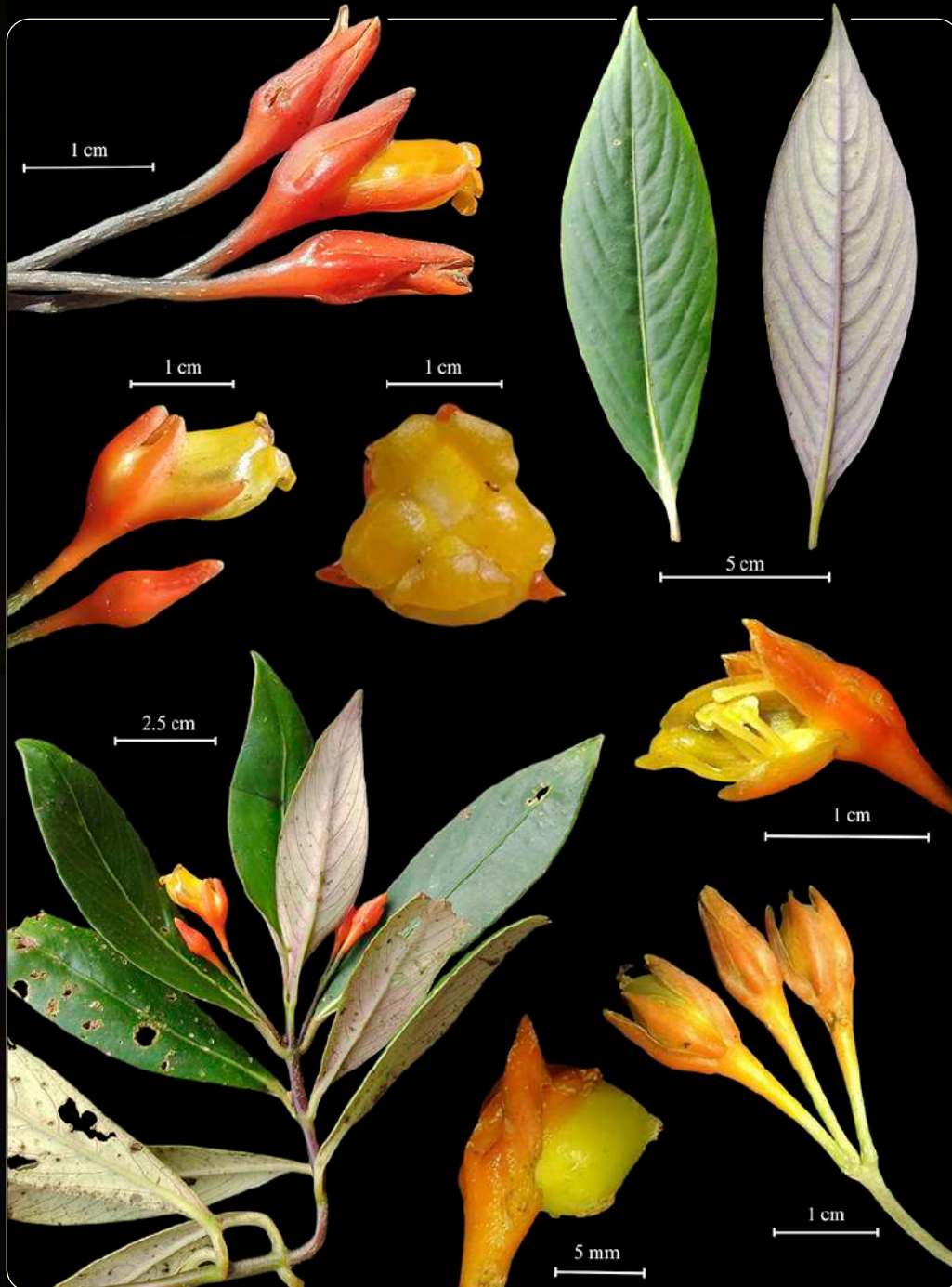




ISSN 0370-3908 · eISSN 2382-4980

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





ISSN 0370-3908 • eISSN 2382-4980

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

Vol. 50 • Número 195 • Págs. 269-574 • Abril - Junio de 2026 • Bogotá - Colombia

90 Años
1936 - 2026

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

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

Ciencias del Comportamiento

- Fernando Cárdenas, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- Ana María Groot de Mahecha, M. Sc.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia
- Marisol Lamprea-Rodríguez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá

Guillermo Páramo, M.Sc.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Ciencias Físicas

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

Ciencias Naturales

- 15 Arturo Acero, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, Colombia
- 15 Gerardo A. Aymard C, Ph. D.
Universidad Nacional de los Llanos Ezequiel Zamora, Venezuela
- 15 Martha R. Campos, M. Sc.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Néstor Hernando Campos-Campos, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe, Colombia
- 15 Jaime Cantera, Doctorat d'Etat
Universidad del Valle, Cali, 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 John Donato, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 José Luis Fernández-Alonso, Ph. D.
Real Jardín Botánico, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, España
- 15 Néstor Julio García, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
- 15 Rocío García-Urueña, Ph. D.
Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia
- 15 Diego Alonso Giraldo-Cañas, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Juan Pablo Gomez-Echeverri, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- 15 Nicolás Hazzi, Ph. D.
Universidad Industrial de Santander, Colombia
- 15 Álvaro Idárraga-Piedrahita, Ph. D.
Herbario, Fundación Jardín Botánico Joaquín Antonio Uribe De Medellín, Colombia
- 15 Luis Eduardo López-Vargas, Ph. D.
Universidad del Cauca, Popayán, Colombia
- 15 Jorge Alberto Molina-Escobar, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- 15 María Eugenia Morales, Ph. D.
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja
- 15 Natalia Ocampo-Peñuela, Ph. D.
Universidad de California, Santa Cruz, Estados Unidos
- 15 Carlos Alberto Parra-Osorio, Ph. D.
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Jorge Andrés Pérez-Zabala, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia
- 15 Martha Patricia Ramírez-Pinilla, Ph. D.
Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia
- 15 Orlando Rangel, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Carolina Romero, M. Sc.
Herbarium, Missouri Botanical Garden, Estados Unidos
- 15 Silvia Villabona, Ph. D.
Universidad Católica de Oriente, Rionegro, Antioquia, Colombia

Ciencias Químicas

- 15 Carmenza Duque-Beltrán, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Luis Fernando Echeverry, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- 15 Diego Gamba, Ph. D.
Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia
- 15 Jesús Humberto Gil-González, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia
- 15 Sonia Moreno-Guaqueta, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Andrés Reyes-Velasco, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Myriam Sánchez de Gómez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Ciencias de la tierra

- 15 Germán Bayona, Ph. D.
Corporación Geológica Ares, Bogotá, Colombia
- 15 Fabiany Herrera, Ph. D.
Field Museum, Chicago
- 15 Carlos Alberto Jaramillo-Muñoz, Ph. D.
Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá
- 15 Santiago León, Ph. D.
GFZ Helmholtz Centre for Geosciences, Alemania
Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá
- 15 Camila Martínez, Ph. D.
Universidad Eafit, Medellín, Colombia
- 15 Camilo Montes, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- 15 José Daniel Pabón, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 José Gregorio Portilla, Ph. D.
Observatorio Astronómico Nacional de Colombia,
Bogotá, Universidad Nacional, Colombia
- 15 Germán A. Prieto, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Santiago Vargas-Dominguez, Ph. D.
Observatorio Astronómico Nacional de Colombia,
Bogotá, Universidad Nacional, Colombia

Matemáticas

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

Comité científico internacional

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

Reseñada en los siguientes índices nacionales e internacionales:

Dialnet

DOAJ

Emerging Sources Citation Index (ESCI)

Latindex

Online Computer Library Center (OCLC)

Publindex, Colciencias

SCOPUS

SciELO, Colombia

Web of Sciences (WoS)

Zentralblatt für Mathematik

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 integralmente, 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 autorización por escrito del titular de los derechos de explotación de la misma, y la autorización previa de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.



Nuestra portada / Our cover

Se presenta una composición de imágenes que ilustra la morfología floral y reproductiva de *Besleria bella* (Gesneriaceae), una nueva especie de hierba sufrutescente descrita para la región de la cuenca del Magdalena Medio, en el departamento de Santander, Colombia. *Besleria bella* se distingue de sus congéneres por presentar pedicelos continuos con el cáliz, ambos de color anaranjado, un receptáculo elongado y un ovario con cinco glándulas nectarías, este último un carácter no registrado previamente en el género.

Fotografías por Javier D. Quiroga-Nova. Lámina preparada por Carlos A. Solano-Cordoba.



ISSN 0370-3908 • eISSN 2382-4980

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

Vol. 50 • Número 195 • Págs. 269-574 • Abril - Junio de 2026 • Bogotá - Colombia

90 Años
1936 - 2026

Contenido - Contents

Ciencias Biomédicas

Biomedical Sciences

Original article

Generation of the outer membrane potential in mitochondria by the VDAC-glycerol kinase complexes and its possible metabolic role

Generación del potencial de membrana externa en las mitocondrias por los complejos VDAC-glicerol quinasa y su posible papel metabólico

Viktor V. Lemeshko 275

Artículo original

In silico analysis of the potential of *Bacillus subtilis* CW14 and *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9 probiotics as modulators in the microbiota-gut-brain axis pathologies

Análisis in silico del potencial de los probióticos *Bacillus subtilis* CW14 y *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9 como moduladores en las patologías del eje microbiota-intestino-cerebro

Nicolás Buitrago-Roldán, Jerson Alexander García-Zea, Laura Sierra-Zapata 287

Original article

Effect of high-energy ball milling on the structural, morphological, and magnetic properties of FeSiBPCu nanocrystalline soft magnetic alloy

Efecto de la molienda mecánica de alta energía sobre las propiedades estructurales, morfológicas y magnéticas de la aleación magnética blanda nanocrystalina FeSiBPCu

Darling Perea-Cabarcas, Indry Milena Saavedra-Gaona, Andrés Rosales-Rivera, Carlos Arturo Parra-Vargas, Felix Echeverría, Francisco Bolívar 303

Artículo original

Superceldas y patrones de Moiré gobernados por simetría: generalización para n redes cuadradas y hexagonales

Supercells and symmetry-governed Moiré patterns: Generalization for n square and hexagonal lattices

Freddy Mendoza-Villa, Kevin M. Amiquero-Bravo 316

Ciencias Físicas

Physical Sciences

Original article

Assessing quinoa's resilience to Martian UV radiation through germination and chlorophyll analysis

Evaluación de la resiliencia de la quinua frente a la radiación UV marciana mediante el análisis de la germinación y la clorofila

Erika Paola Puentes-León, Andrea Lizeth López-Rodríguez, Zaida Zarely Ojeda-Pérez, Santiago Vargas-Domínguez 336

Artículo original

Patrones temporales y estructura acústica de anuros en lagunas artificiales del bosque seco tropical en el nororiente de Colombia

Temporal patterns and acoustic structure of anurans in tropical dry forest artificial ponds in northeastern Colombia

Giovany Díaz, Sergio A. García-Mieles, Karol J. Baez, Claudia M. Quintero-Parales, Dario Arrieta-García, Aldemar A. Acevedo 353

Artículo original

Retos de la conservación y el conocimiento de los primates en el departamento de Tolima, Colombia

Challenges for the conservation and knowledge of primates in the department of Tolima, Colombia

Melissa F. Forero-Castellanos, Daniel E. Campos-Gonzalez, Edison D. Bonilla-Liberato 366

Original article

Natural diet and efficiency of baits for the capture of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae) in the lower Amazonas River, Brazil

Dieta natural y eficacia de los cebos para la captura de *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae) en el curso inferior del río Amazonas, Brasil

Sting Silva Duarte, Jô de Farias Lima, Luziany Camilly Rodrigues, Sheyla Regina Marques Couceiro 382

Artículo original

Identificación de nematodos fitoparásitos en cultivos de *Musa* AAB (subgrupo plátano) 'Hartón' en el municipio de Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia

Identification of plant-parasitic nematodes in *Musa* AAB (Plantain subgroup) 'Hartón' crops in Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia

Jhon Jairo Díaz-Camacho, Óscar Adrián Guzmán-Piedrahita 393

Artículo original

Efecto de la experiencia del investigador y el conocimiento local en la representatividad del muestreo de epífitas en el Parque Natural Regional El Vínculo – Buga

The effect of researcher expertise and local knowledge on sampling representativeness and epiphyte diversity at Parque Natural Regional El Vínculo-Buga

Nathalia Cepeda-Luna, Karen Noguera-Uni, Edier Soto-Medina 404

Artículo original

Respuesta del ensamblaje de algas fitoperifíticas a la introducción de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en quebradas andinas

Response of phytoplanktonic algal assemblages to the introduction of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Andean streams

Adriana Marcela Forero-Céspedes, Francisco Antonio Villa-Navarro 416

Artículo original

Primer registro de *Passiflora smilacifolia* J.M.MacDougal (Passifloraceae: Decaloba: Decaloba) en Colombia

First record of *Passiflora smilacifolia* J.M.MacDougal (Passifloraceae: Decaloba: Decaloba) for Colombia

David Lozano-Cifuentes, Jeniffer Díaz-Rodríguez, Eliana Parra, Esteban Rojas-Mejía, Natalia Romero-Álvarez 425

**Ciencias
Naturales**
Natural Sciences

Artículo original

Dieta y consumo incidental de microplásticos en bagres de la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano

Diet and incidental consumption of microplastics in catfish from Tumaco Bay, Colombian Pacific

María Camila Becerra-Rodríguez, Diego Gamboa-García, Guillermo Duque-Nivia 434

Artículo original

Composición y diversidad de tricópteros (Insecta: Trichoptera) en la región andino-amazónica colombiana

Composition and diversity of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in the Colombian Andean-Amazonian region

Jhonatan Gutiérrez-Garaviz, Odete Rocha, Marlon Peláez-Rodríguez 456

Original article

Two new species of *Besleria* (Gesneriaceae) from the Department of Santander, Eastern Cordillera of the Colombian Andes

Dos nuevas especies de *Besleria* (Gesneriaceae) del departamento de Santander en la cordillera oriental de los Andes colombianos

Carlos A. Solano-C, Daniel Ruiz-Molina, Javier David Quiroga-N 469

Original article

Tracing the past: The invasive marine gastropod *Eualetes tulipa* (Mollusca: Vermetidae) in the Colombian Caribbean

El rastro del pasado: el gasterópodo marino invasor *Eualetes tulipa* (Mollusca: Vermetidae) en el Caribe colombiano

Adriana Gracia C., Alex Paternina-Ramos 482

**Ciencias
Químicas**
Chemical Sciences

Original article

Technology for obtaining potassium titanate by ilmenite alkaline leaching with potassium hydroxide

Tecnología de obtención de titanato de potasio mediante lixiviación alcalina de ilmenita con hidróxido de potasio

Snizhana Kucheruk, Oleksandr Kaminskyi, Roman Denysiuk, Olena Anichkina, Olena Yevdochenko, Olga Avdieieva 495

Artículo original

Clasificación morfométrica de domos lunares mediante agrupamiento no supervisado y descriptores ortogonales

Morphometric classification of lunar domes using unsupervised clustering and orthogonal descriptors

Laura Daniela Jiménez-Prada, Javier Eduardo Suárez-Valencia 510

Artículo original

Diversidad sísmica de profundidad intermedia: Colombia, un laboratorio natural

Intermediate-depth earthquake diversity: Colombia, a natural laboratory

Germán A. Prieto 526

Artículo original

Elementos precursores asociados con sistemas convectivos de mesoescala: casos de estudio en el noroeste de Suramérica

Precursor factors associated with mesoscale convective systems: cases in Northwestern South America

Juan C. Camacho-Manco, J. Alejandro Martínez, Paola A. Arias 540

Enfoque y alcance

Focus and Scope 562

**Ciencias
de la Tierra**
Earth Sciences

Original article

Generation of the outer membrane potential in mitochondria by the VDAC-glycerol kinase complexes and its possible metabolic role

Generación del potencial de membrana externa en las mitocondrias por los complejos VDAC-glicerol quinasa y su posible papel metabólico

Viktor V. Lemeshko

Grupo de Biofísica, Escuela de Física, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Medellín, Colombia

Abstract

Mitochondrial outer membrane plays a crucial role in the regulation of energy metabolism in aerobic cells, controlling the exchange of various charged metabolites and inorganic ions through its voltage-dependent anion channels (VDACs). Several possible mechanisms of generation of the outer membrane potential (OMP) have been proposed. One of them, the VDAC-hexokinase (VDAC-HK) mechanism, explained the Warburg and Crabtree effects as a result of an electrical suppression of mitochondria by the metabolically dependent OMP. This work proposes a new VDAC-glycerol kinase (VDAC-GK) mechanism for OMP generation, taking into account that glycerol kinase competes with hexokinase for the same binding site on VDAC. The computational model developed demonstrated the possibility of OMP generation. The OMP magnitude predicted by the model depends on the intracellular concentrations of glycerol and glycerol-3-phosphate. According to the thermodynamic analysis, a relatively high positive OMP should accelerate the oxidation of external glycerol-3-phosphate by the glycerol-3-phosphate dehydrogenase (GPD2) localized on the outer side of the mitochondrial inner membrane. The possible physiological and pathophysiological roles of generated OMP in cell metabolism regulation through the “electrical crossroad” of lipid metabolism, glycolysis, and oxidative phosphorylation are subjects for future experimental study.

Keywords: VDAC; Glycerol kinase; Glycerol-3-phosphate dehydrogenase, GPD2; Mitochondrial outer membrane; Membrane potential.

Resumen

La membrana mitocondrial externa desempeña un papel crucial en la regulación del metabolismo energético en las células aeróbicas al controlar el intercambio de diversos metabolitos cargados e iones inorgánicos a través de sus canales aniónicos dependientes de voltaje (*voltage-dependent anion channels*, VDAC). Se han propuesto diversos mecanismos para la generación del potencial de membrana externa (OMP). Uno de ellos, el mecanismo VDAC-hexoquinasa (VDAC-HK), permitió explicar los efectos Warburg y Crabtree como resultado de una supresión eléctrica de las mitocondrias por el OMP dependiente del metabolismo. Se propone aquí un nuevo mecanismo, el VDAC-glicerol quinasa (VDAC-GK), para la generación del OMP, considerando que la glicerol quinasa compete con la hexoquinasa por el mismo sitio de unión en los VDAC. El modelo computacional desarrollado demostró la posibilidad de generar el OMP. La magnitud del OMP predicha por el modelo depende de las concentraciones intracelulares de glicerol y glicerol-3-fosfato. Según el análisis termodinámico, un OMP positivo relativamente alto, generado por los complejos VDAC-GK, debería acelerar la oxidación del glicerol-3-fosfato externo por acción de la glicerol-3-fosfato deshidrogenasa (GPD2), localizada en el lado externo de la membrana

Citation: Lemeshko VV. Generation of the outer membrane potential in mitochondria by the VDAC-glycerol kinase complexes and its possible metabolic role. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):275-286, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.3491>

Editor: Luis Fernando García

Corresponding autor:

Viktor V. Lemeshko;
vvasilie@unal.edu.co

Received: November 11, 2025

Accepted: January 27, 2026

Published on line: April 8, 2026



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

mitocondrial interna. Las posibles funciones fisiológicas y fisiopatológicas del OMP generado en la regulación del metabolismo celular a través de la «encrucijada eléctrica» del metabolismo lipídico, la glucólisis y la fosforilación oxidativa, constituyen temas para futuros estudios experimentales.

Palabras clave: VDAC; Glicerol quinasa; Deshidrogenasa de glicerol-3-fosfato GPD2; Membrana mitocondrial externa; Potencial de membrana.

Introduction

Mitochondrial outer membrane (MOM) plays a crucial role in the regulation of the exchange of negatively charged metabolites and inorganic ions between the mitochondria and the cytoplasm of aerobic cells, mainly through the voltage-dependent anion channels VDAC1, VDAC2, and VDAC3 (Colombini & Mannella, 2012; Lemasters, 2017; Rostovtseva *et al.*, 2021; Lemeshko, 2023). The preferential direct access to the mitochondrial ATP is realized through the interaction of kinases such as creatine kinase or hexokinase, with some VDACs in MOM (Lemeshko, 2023). In the heart, for example, creatine kinase-VDAC (CK-VDAC) complexes are part of the creatine phosphate-creatine shuttle, providing fast transfer of the energy from mitochondria to sarcomeres (Wallimann *et al.*, 2011). In cancer cells, the hexokinase (HK) activity associated with the mitochondrial VDACs is more than two orders of magnitude higher than in normal cells (Arora & Pedersen, 1988; Mathupala *et al.*, 2009). Considering VDAC-HK complexes as a biological battery that generates OMP using the Gibbs free energy of HK reaction, the Warburg type metabolism and Crabtree effect may be explained as consequences of an electrical suppression of mitochondria (Lemeshko, 2021, 2023).

Interestingly, glycerol kinase (GK) is able to compete with HK for the same binding site on VDAC (Adams *et al.*, 1991). Both GK and HK are rate-limiting enzymes in glycerol and glucose metabolism, respectively (Kaneko & Ishibashi, 1985). A relatively high quantity of GK associated with mitochondria has been reported for the brain, for example (Kaneko & Ishibashi, 1985; Ostlund *et al.*, 1983). Glycerol-3-phosphate ($G3P^{2-}$) produced by the GK reaction is oxidized by the glycerol-3-phosphate dehydrogenase (GPD2) localized on the outer surface of the mitochondrial inner membrane (MIM) in some normal tissues (Ostlund *et al.*, 1983; Mráček *et al.*, 2013) and cancers (Mráček *et al.*, 2013; Oh *et al.*, 2023, 2024; Gaertner *et al.*, 2025). If we assume that VDAC-GK complexes in MOM generate positive OMP, as suggested for the VDAC-HK complexes (Lemeshko, 2021, 2023), we may conclude that they can cause a strong electrical control of the $G3P^{2-}$ oxidation rate in mitochondria, which is known as an important lipid crossroad of metabolism, glycolysis, and oxidative phosphorylation (Mráček *et al.*, 2013; Oh *et al.*, 2023, 2024; Gaertner *et al.*, 2025).

Here, I propose the mechanism of VDAC-GK-dependent generation of OMP (Figure 1) and estimate its possible magnitudes using a computational model. Based on the thermodynamic analysis performed, the model demonstrated that OMP generated under physiological concentrations of glycerol and $G3P^{2-}$ depends on the occupancy of mitochondrial VDACs by GK, on the voltage-gating properties of free VDACs (non-bound to GK), and the quantity of voltage-insensitive VDAC3 in MOM. According to the estimations, the generated positive OMP should strongly accelerate the $G3P^{2-}$ mitochondrial oxidation rate.

In general, OMP generation by the VDAC-GK, VDAC-HK, and CK-VDAC complexes may play a crucial physiological role in the crossroad of lipid metabolism, glycolysis, and oxidative phosphorylation. Such a new “electrical crossroad” in the regulation of cell energy metabolism under physiological and pathophysiological conditions seems interesting for further experimental study.

Materials and methods

Computational model of VDAC-glycerol kinase-dependent generation of OMP

Mitochondrial outer membrane contains various VDAC isoforms (Figure 1), some of which (VDAC1) form VDAC1-GK complexes. The total conductance of all VDACs in their open state (gT) was equated to 100 arbitrary units (a.u.). This total conductance (gT)

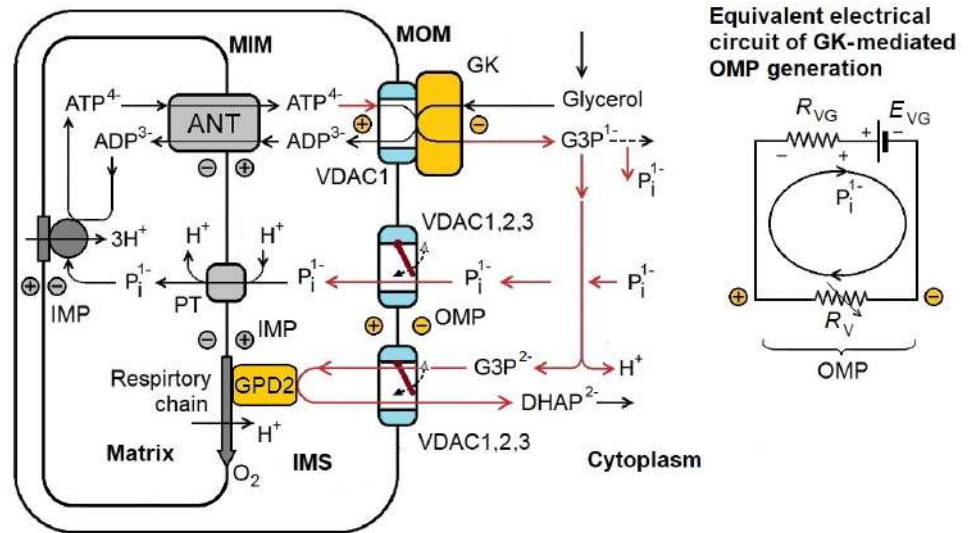


Figure 1. Possible mechanism of the VDAC1-GK-dependent generation of OMP and the electrical potentiation of G3P²⁻ oxidation in mitochondria. According to the equivalent electrical circuit, OMP is a voltage drop on the R_V resistance of free VDACs in MOM. The E_{VG} voltage of the VDAC1-GK battery depends on the Gibbs free energy of the GK reaction; the internal R_{VG} resistance of this battery depends on the quantity of VDAC1-GK complexes in MOM, and is lower at larger quantities of these complexes.

included the N_{VG} conductance of the VDAC1 fraction forming VDAC1-GK complexes, the N_{vs} conductance of the remaining VDAC1 fraction, and the VDAC2 fraction, as well as the N_{ns} conductance of the VDAC3 voltage-insensitive fraction (**Figure 1**):

$$N_{VG} + N_{vs} + N_{ns} = gT \quad (1)$$

The N_{ns} fraction was taken at gT 10%, although some estimations were also performed at 5%, 15%, and 20%. The N_{VG} fraction was taken at 4% for most estimations, but also at 3.5% and 3.0%.

The total MOM conductance (permeability) gV_p for P_i^{1-} and G3P²⁻ through the free VDAC1 and VDAC2 N_{vs} fraction, non-bound to GK, and the VDAC3 N_{ns} fraction (**Figure 1**) was expressed in a.u. by a bell-shaped function of OMP (**Figure 2**):

$$gV_p = N_{ns} + N_{vs} \cdot [g_c + (1 - g_c) \cdot \exp(-S \cdot OMP^2)], \quad (2)$$

where g_c is the relative conductance of electrically closed VDAC1 and VDAC2, S is their voltage-gating sensitivity, taken at $S=0.04 \text{ mV}^{-1}$, $S=0.035 \text{ mV}^{-1}$, and $S=0 \text{ mV}^{-1}$. OMP is expressed in mV.

The functioning of the VDAC1-GK complexes in MOM may be considered as a biological battery that uses the Gibbs free energy of the GK reaction to move the negatively charged P_i^{1-} across MOM from ATP⁴⁻ in MIM to glycerol in the cytoplasm, thus generating positive OMP. The voltage E_{VG} of this battery (**Figure 1**) is:

$$E_{VG} = - \left(\frac{\Delta G_{GK}^\circ}{F} + \frac{RT}{F} \ln \frac{[G3P]_o}{([ATP]_i/[ADP]_i) \cdot [G]_o} \right), \quad (3)$$

where $\Delta G_{GK}^\circ = -21.3 \text{ kJ/mol}$ is the standard Gibbs free energy of GK reaction, F is the Faraday constant, R is the universal gas constant, and $T = 310 \text{ K}$. $[ATP]_i$ and $[ADP]_i$ are concentrations of ATP⁴⁻ and ADP³⁻, respectively, in the mitochondrial intermembrane space (IMS). The ratio $[ATP]_i/[ADP]_i$ in IMS was taken at 200 for all estimations. $[G]_o$ is the concentration of glycerol and $[G3P]_o$ that of glycerol-3-phosphate in the cytoplasm.

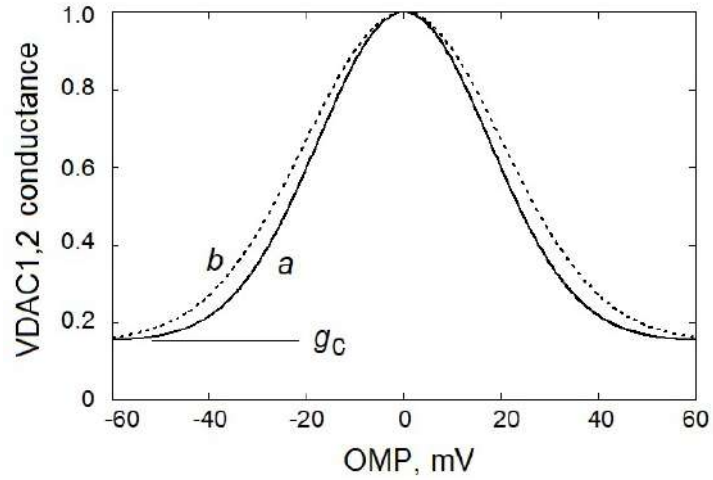


Figure 2. The voltage-gating properties of VDAC1 and VDAC2 in MOM were used at (a) a voltage-gating sensitivity of $S=0.04 \text{ mV}^{-1}$, and (b) of $S=0.035 \text{ mV}^{-1}$. g_c : relative conductance of electrically closed VDACS (eq. 2)

The gVG conductance of the VDAC1-GK complexes (N_{VG} fraction) for P_i^{1-} depends on the activity of GK bound to VDAC1:

$$gVG = \frac{v_{m,VG} \cdot N_{VG} \cdot [G]_o}{K_{m,G} + [G]_o}. \quad (4)$$

Here, $v_{m,VG} \cdot N_{VG}$ is the maximum GK activity of MOM (P_i^{1-} conductance of the VDAC1-GK complexes), where $v_{m,VG}=1.0$ for the control. To estimate an 80% effect of inhibition of this activity, it was taken that $v_{m,VG}=0.2$. The Michaelis–Menten constant was taken at $K_{m,G} = 4 \text{ } \mu\text{M}$ glycerol (Seltzer & McCabe, 1984). $[G]_o$ is the concentration of glycerol in the cytoplasm.

The circulation of P_i^{1-} across MOM may be presented as an electrical current I_p (Figure 1). According to Ohm's law, the voltage E_{VG} (eq. 3) of the VDAC1-GK battery is the sum of OMP and the voltage drop on the internal resistance $R_{VG}=1/gVG$ of the VDAC1-GK battery:

$$E_{VG} = OMP + \frac{I_p}{gVG}. \quad (5)$$

OMP is the voltage drop on the resistance $R_v=1/gV_p$ of all free VDACS in MOM non-bound to GK (Figure 1):

$$OMP = \frac{I_p}{gV_p}. \quad (6)$$

The system of equations 1-6 allowed the estimation of generated OMP as a function of glycerol and glycerol-3-phosphate concentrations, depending on the VDACS characteristics in MOM mentioned above. It was assumed that the steady state electroneutral exchange $G3P^{2-}/DHAP^{2-}$ across MOM (Figure 1) did not influence OMP generation.

OMP-dependent oxidation of glycerol-3-phosphate in mitochondria

The $G3P^{2-}$ oxidation rate in mitochondria with GPD2 localized on the other side of MIM should depend on the OMP that influences $G3P^{2-}$ concentration in IMS (Figure 1). Let us represent GPD2 activity as the rate of a unidirectional reaction:

$$v = \frac{v_m \cdot [G3P]_i}{K_{m,GP} + [G3P]_i} \quad (7)$$

where $[G3P]_i$ is the concentration of $G3P^{2-}$ in IMS, v_m is the maximum GPD2 activity taken at 100 a.u., and $K_{m,GP}$ is the Michaelis-Menten constant taken at 1 mM (Beleznai *et al.*, 1988) or 18 mM (Patole *et al.*, 1986).

According to the Goldman equation, the J_{G3P} of $G3P^{2-}$ flux across MOM depends on OMP and $G3P^{2-}$ concentrations in the cytoplasm ($[G3P]_o$) and IMS ($[G3P]_i$):

$$J_{G3P} = -gV_p \cdot \frac{n \cdot F \cdot OMP}{R \cdot T} \frac{[G3P]_i - [G3P]_o \cdot \exp\left(\frac{-n \cdot F \cdot OMP}{R \cdot T}\right)}{1 - \exp\left(\frac{-n \cdot F \cdot OMP}{R \cdot T}\right)} \quad (8)$$

where F is the Faraday constant, R is the gas constant, and $T = 310$ K, $n = -2$ is the $G3P^{2-}$ valence.

In a steady state, the v rate (eq. 7) should be equal to J_{G3P} (eq. 8):

$$v = J_{G3P} \quad (9)$$

The system of eqs. 1,2,7-9 was solved assuming the total conductance: $gT=100$ a.u., $N_{VG}=4\%$ of gT , and $N_{ns}=10\%$ of gT (eqs. 1,2). OMP for these estimations was changed in a range of -50 mV to +50 mV.

VDAC-glycerol kinase-mediated electrical modulation of glycerol-3-phosphate oxidation rate in mitochondria

In this section, the $G3P^{2-}$ oxidation rate in mitochondria was calculated using the full system of eqs. 1-9 as a function of OMP generated by the VDAC1-GK complexes in MOM at various glycerol and $G3P^{2-}$ concentrations for the VDACs characteristics in MOM indicated in figure legends.

All calculations were performed by numerical methods using the licensed software Mathcad Professional 2001i (MathSoft, Cambridge, MA).

Results

The OMP estimations generated by the VDAC1-GK complexes of MOM (eqs. 1-6) are shown in **Figure 3** as functions of glycerol at a fixed concentration of $G3P^{2-}=0.5$ mM. The data indicated that OMP magnitude strongly decreased when the quantity of VDAC1-GK complexes in MOM decreased from $N_{VG}=4\%$ (**Figure 3A**) to $N_{VG}=3.5\%$ (**Figure 3C**) and to $N_{VG}=3\%$ (**Figure 3D**) at the VDAC's voltage-gating sensitivity parameter of $S=0.04$ mV⁻¹. Additionally, a remarkable decrease in OMP (**Figure 3**) was revealed when the percentage of permanently open VDAC3 (N_{ns}) increased. All these were predicted even for the range of relatively low glycerol concentrations.

The effect of a decrease in the voltage-gating sensitivity of free VDAC1,2 from $S=0.04$ mV⁻¹ (**Figure 3A**) to $S=0.035$ mV⁻¹ (**Figure 3B**) at the same $N_{VG}=4\%$ is essentially similar to that revealed by the quantity of the VDAC1-GK complexes N_{VG} decreasing from 4% (**Figure 3A**) to 3.5% (**Figure 3C**) at $S=0.04$ mV⁻¹. On the other hand, very low magnitudes of OMP with no abrupt rise parallel to glycerol concentration increase were seen for $S=0$ mV⁻¹, even for the case of relatively low VDAC3 quantity at $N_{ns}=10\%$ (**Figure 3A**).

When positive inside, OMP should increase the rate of $G3P^{2-}$ oxidation in mitochondria (**Figure 1**) according to the data shown in **Figure 4** for the cases of $K_{m,GP}=1$ mM $G3P^{2-}$ (**Figure 4A**) and $K_{m,GP}=18$ mM $G3P^{2-}$ (**Figure 4B**) of mitochondrial GPD2 (eq. 7). OMP-dependent increase in the $G3P^{2-}$ oxidation rate, most pronounced at $G3P^{2-}$ low concentrations, may be attributed to a significant decrease of apparent $K_{m,GP}$. At OMP=+30 mV, for example, $K_{m,GP}$ decreased from 1 mM to an apparent $K_{m,GP}$ of approximately 0.1 mM (**Figure 4A**), or from 18 mM to approximately 1.8 mM (**Figure 4B**). This apparent decrease in $K_{m,GP}$ answers to the OMP-dependent capture of cytoplasmic $G3P^{2-}$ into IMS, which thus increases its concentration near GPD2 (**Figure 1**).

OMP generated by the mitochondria VDAC1-GK complexes (at $N_{VG}=4\%$) was calculated as a function of glycerol and $G3P^{2-}$ concentrations in the cytoplasm (**Figure 5**). The corresponding impact of this OMP on the rate of mitochondrial oxidation of $G3P^{2-}$ for

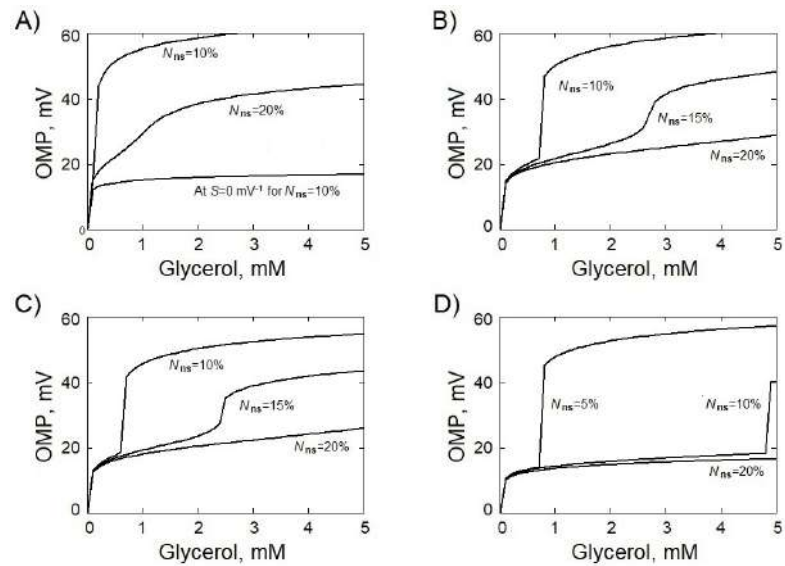


Figure 3. Glycerol-dependent generation of OMP by the VDAC1-GK complexes of MOM (eqs. 1-6) at $N_{VG}=4\%$ (A, B), $N_{VG}=3.5\%$ (C), $N_{VG}=3\%$ of gT (D) (eq. 1), and at various quantities of the voltage-insensitive VDAC3 in MOM (N_{ns}). A, C, D: at VDAC's voltage-gating sensitivity of $S=0.04 \text{ mV}^{-1}$ and, only in A, also at $S=0 \text{ mV}^{-1}$ for $N_{ns}=10\%$; B: at $S=0.035 \text{ mV}^{-1}$. Cytoplasmic concentration of $G3P^{2-}=0.5 \text{ mM}$, $K_{m,G}=4 \text{ }\mu\text{M}$ glycerol, and $v_{m,VG}=1.0$ (eq. 4)

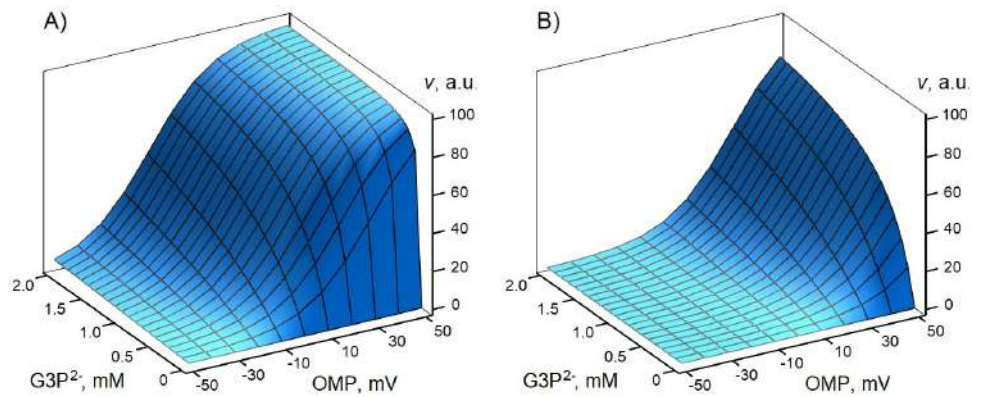


Figure 4. Influence of OMP on the rate of $G3P^{2-}$ oxidation in mitochondria (eqs. 1,2,7-9). A: at $K_{m,GP}=1 \text{ mM}$; B: at $K_{m,GP}=18 \text{ mM}$ (eq. 7). $gT=100 \text{ a.u.}$, $N_{VG}=4\%$, $N_{ns}=10\%$ (eq. 1), and $S=0.04 \text{ mV}^{-1}$. “ $G3P^{2-}$, mM” is $[G3P]_0$ in eq. 8.

$K_{m,GP}=1 \text{ mM}$ $G3P^{2-}$ was also estimated (Figure 5A and C, respectively) and for $K_{m,GP}=18 \text{ mM}$ $G3P^{2-}$ (Figure 5B and D, respectively). The full system of eqs. 1-9 was used for such estimations, showing equal results for OMP generated at $K_{m,GP}=1 \text{ mM}$ $G3P^{2-}$ and $K_{m,GP}=18 \text{ mM}$ $G3P^{2-}$ (Figure 5A and C, respectively), because OMP generation does not depend on the $G3P^{2-}$ oxidation that produces dihydroxy acetone phosphate ($DHAP^{2-}$) of the same valence (Figure 1). At the critical increasing glycerol concentrations and the critical $G3P^{2-}$ decreasing concentration, OMP strongly increased, abruptly switching the rates of mitochondrial oxidation of cytoplasmic $G3P^{2-}$ to significantly higher levels (Figure 5B and D). The prediction was that this would be most pronounced for the case of $K_{m,GP}=18 \text{ mM}$ (Figure 5D).

The computational model also demonstrated that the critical concentrations of glycerol for an abrupt increase in the OMP generated at lower VDAC1,2 voltage-gating sensitivity ($S=0.035 \text{ mV}^{-1}$) shifted to significantly higher concentrations at any given G3P^{2-} concentration, thus causing a remarkable abrupt increase in the rate of mitochondrial oxidation of cytoplasmic G3P^{2-} (**Figure 6A and B**, respectively).

Very low magnitudes of OMP with no abrupt increase were predicted when the maximum activity of the VDAC1-attached GK was reduced from $v_{m,VG}=1$ to $v_{m,VG}=0.2$ (eq. 4), as it would be at an 80% restriction of the conductance gVG of the VDAC1-GK complexes for P_i^{1-} (eq. 3) by GK attached to the VDAC1 N_{VG} fraction. That explained why a several-fold increase in the quantity of the VDAC1-GK complexes, from $N_{VG}=4\%$ to $N_{VG}=16\%$, was needed to reveal an abrupt glycerol concentration-dependent increase in OMP and in the mitochondrial G3P^{2-} oxidation rate (**Figure 6C and D**, respectively), compared with the corresponding results obtained at $v_{m,VG}=1$ (**Figure 5C and D**, respectively).

These results, based on the thermodynamic estimations, demonstrated a high probability of glycerol-dependent generation of OMP by the VDAC-GK complexes in MOM and a strong electrical acceleration of the G3P^{2-} oxidation rate in mitochondria containing GPD2.

Discussion

Glycerol kinase transforms glycerol into glycerol-3-phosphate, which is also the product of glycolysis. Glycerol-3-phosphate is oxidized in mitochondria containing GPD2, thus providing a direct link of lipid metabolism and glycolysis to the oxidative phosphorylation system through the glycerol-3-phosphate shuttle (**Ostlund et al.**, 1983; **Mráček et al.**,

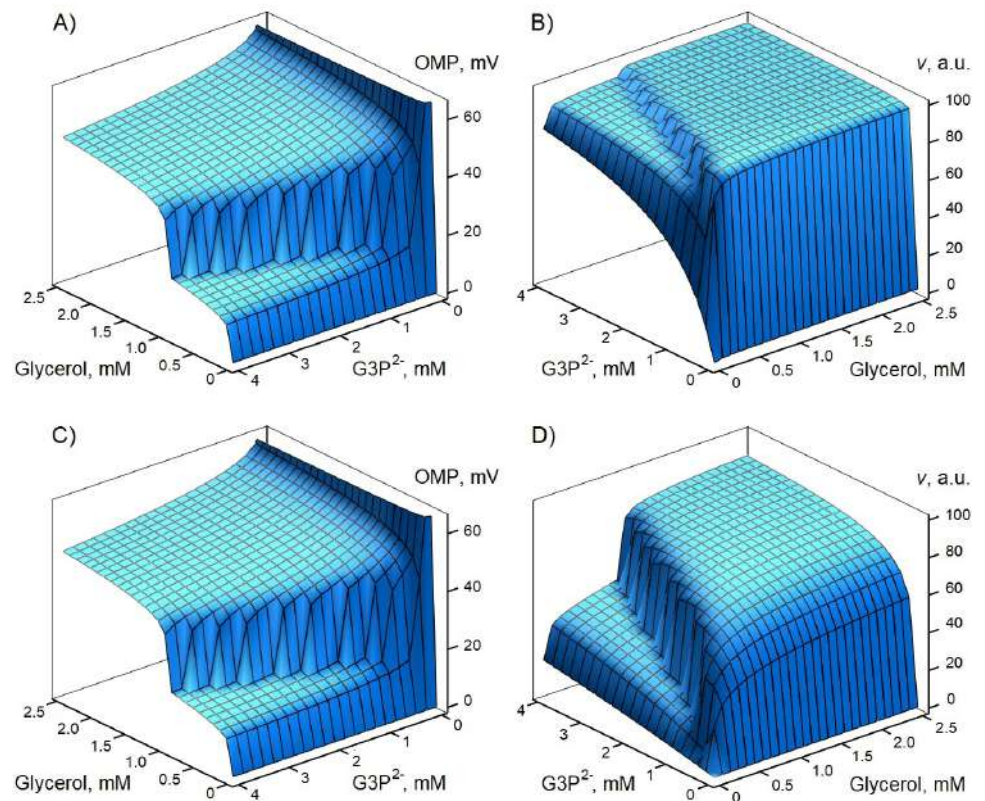


Figure 5. Glycerol-dependent generation of OMP by the VDAC1-GK complexes (**A,C**), and the electrical, OMP-dependent modulation of the rate of G3P^{2-} oxidation in mitochondria (**B, D**) (eqs. 1-9). **A, B:** at $K_{m,GP}=1 \text{ mM}$ G3P^{2-} ; **C, D:** at $K_{m,GP}=18 \text{ mM}$ G3P^{2-} (eq. 7); $S=0.04 \text{ mV}^{-1}$. $gT=100 \text{ a.u.}$, $N_{VG}=4\%$, $N_{ns}=10\%$ (eq. 1), $K_{m,G}=4 \text{ }\mu\text{M}$ glycerol and $v_{m,VG}=1.0$ (eq. 4)

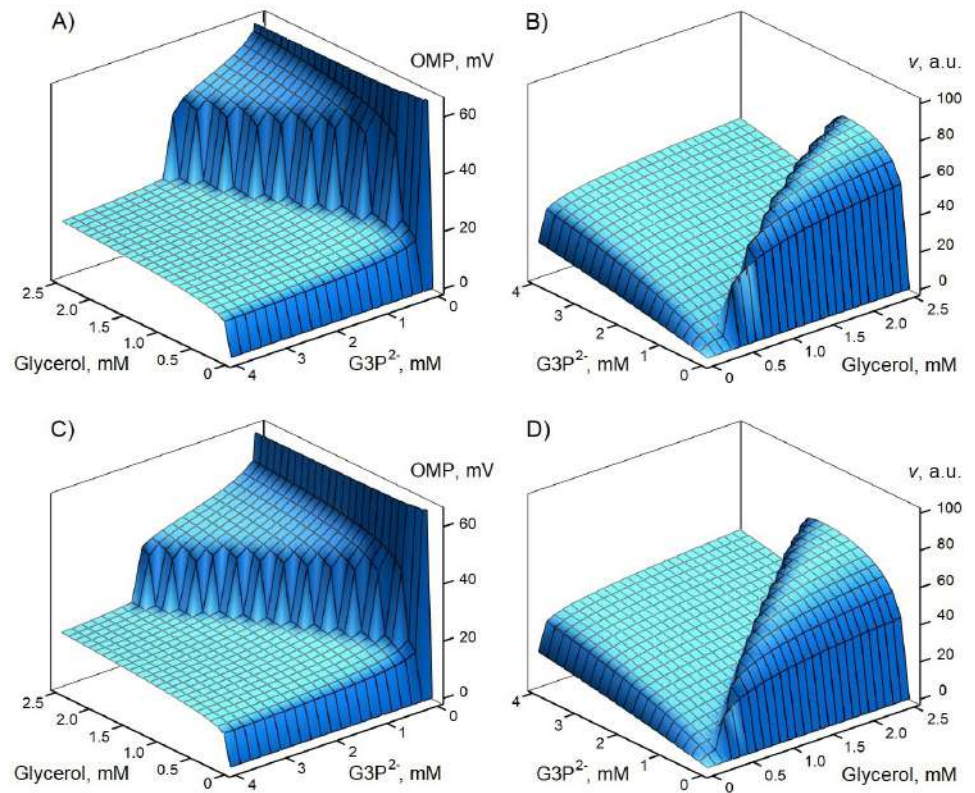


Figure 6. Glycerol-dependent generation of OMP by the VDAC1-GK complexes (**A, C**) and OMP-dependent modulation of the rate of G3P²⁻ oxidation in mitochondria (**B, D**) (eqs. 1-9) at a decreased VDAC voltage-gating sensitivity, $S=0.035 \text{ mV}^{-1}$ (**A, B**), and decreased GK activity (**C, D**): **A, B:** at $S=0.035 \text{ mV}^{-1}$. $gT=100 \text{ a.u.}$, $N_{VG}=4\%$, and $v_{m,VG}=1.0$. **C, D:** at $S=0.04 \text{ mV}^{-1}$. $gT=100 \text{ a.u.}$, $N_{VG}=16\%$ and $v_{m,VG}=0.2$ (eq. 4); $K_{m,GP}=18 \text{ mM}$ G3P²⁻, $K_{m,G}=4 \text{ }\mu\text{M}$ glycerol, and $N_{ns}=10\%$ (eq. 1)

2013; *Oh et al.*, 2023, 2024; *Gaertner et al.*, 2025). Alterations of this shuttle have been implicated in thermogenesis, cell growth, and several pathologies (*Adams et al.*, 1991; *Mráček et al.*, 2013; *Oh et al.*, 2023, 2024; *Gaertner et al.*, 2025).

Glycerol kinase associated with MOM VDACs in the mitochondria of some tissues might function as a biological battery, using its Gibbs' free energy for the generation of OMP (**Figure 1**). This idea is based on the thermodynamic estimations showing the possibility of generation of relatively high positive OMP, depending on the glycerol concentration at a given quantity of G3P²⁻ (**Figure 3**), the occupancy of mitochondrial VDACs with GK (**Figure 3A, C, D**), the quantity of voltage-insensitive VDAC3 in MOM (**Figure 3**), and the voltage-gating sensitivity of VDAC1,2 (**Figure 3A, B**). These data allow the assumption that 10–40 mV OMP, sufficiently high to modulate MOM permeability (**Figure 2**), might be generated by the VDAC-GK complexes in the range of physiological concentrations of glycerol and G3P²⁻.

Interestingly, according to a recent short communication, the possibility of the VDAC-HK-dependent generation of relatively high mitochondrial OMP, hypothesized earlier (*Lemeshko*, 2014), has been confirmed in experiments with HeLa cells (*Abrantes et al.*, 2024). On the other hand, the magnitude of the plasma membrane potential in many tumors has been reported to be significantly diminished (*Yang & Brackenbury*, 2013; *Yu et al.*, 2017). Both the decreased negative plasma membrane potential and the highly positive OMP generated should lead to a more pronounced accumulation of membrane-permeable lipophilic anions in IMS of mitochondria in cancer cells than in normal cells. If such a

lipophilic anion can cause mitochondrial dysfunction, it might be selectively toxic for cancer cells at certain concentrations without significant damage to normal cells, although some toxicity may yet be revealed for the heart and brain, for which relatively high positive OMP has also been predicted (**Lemeshko**, 2018, 2021). In this respect, the lipophilic anionic flavonoid morin, which has the capacity to uncouple oxidative phosphorylation and inhibit the mitochondrial respiratory chain and ATP/ADP exchange (**Nanami et al.**, 2025), has been shown to suppress the progression of colorectal cancer (**Li et al.**, 2025).

The new, very important effect of OMP might consist in the modulation of the $G3P^{2-}$ mitochondrial oxidation rate produced in the cytoplasm and/or by the mitochondrial VDAC-GK complexes. Estimations of a possible influence of generated OMP on the rate of mitochondrial oxidation of cytoplasmic $G3P^{2-}$, performed for $K_{m,GP}=1$ mM and $K_{m,GP}=18$ mM of GPD2 (eq. 7), predict that the positive OMP should strongly accelerate $G3P^{2-}$ oxidation (Fig. 4), by decreasing an apparent $K_{m,GP}$.

The activity of GPD2, which is the rate-limiting step of the $G3P$ shuttle, is elevated in many cancers and has been considered as a factor increasing the growth of various human tumors (**Oh et al.**, 2023, 2024; **Lu et al.**, 2020). In this respect, recent experimental work has suggested that glycerol, even in the amounts possibly derived from some foods and beverages, might promote the growth of prostate cancer (**DeGuzman et al.**, 2022).

According to the estimations in this study (**Figure 5**), mitochondrial oxidation of $G3P^{2-}$ may be strongly activated by the positive OMP generated by the VDAC-GK complexes in MOM. Such a VDAC-GK-mediated electrical acceleration of the $G3P$ shuttle might contribute to the growth of human tumors and to the promoting effect of glycerol on the growth of prostate cancer already mentioned.

Even a relatively small change in the VDAC voltage-gating sensitivity might strongly influence this effect (**Figure 6A, B**). NADH, for example, is one of the natural modulators of the VDAC voltage-gating properties (**Lee et al.**, 1996). A several-fold decrease in the maximum activity of GK attached to VDAC1 requires an almost proportional increase in the quantity of the VDAC-GK complexes in MOM to recover glycerol-dependent generation of high OMP (**Figure 6C, D**). Thus, the thermodynamic estimations performed (**Figures 5 and 6**) demonstrated the possibility of a VDAC-GK-dependent generation of a relatively high positive OMP and a remarkable activation by this potential of the rate of mitochondrial oxidation of cytoplasmic $G3P^{2-}$.

On the other hand, a strong inhibition of the $G3P^{2-}$ oxidation in *Saccharomyces cerevisiae* mitochondria has been reported at high NADH concentrations oxidizing NADH dehydrogenase on the outer side of the MIM (**Påhlman et al.**, 2002; **Bunoust et al.**, 2005). These experimental data were interpreted as a result of $G3P^{2-}$ electrons and NADH dehydrogenases competing to enter the respiratory chain, but only for the case of the respiration rate monitoring (**Bunoust et al.**, 2005). No competition was observed using ferricyanide (Fe^{3+}) as a final acceptor of electrons, which was converted into ferrocyanide (Fe^{4+}) (**Bunoust et al.**, 2005).

I would propose an alternative explanation of these experimental data based on my previously published model of NADH-dependent generation of the negative OMP in mitochondria of *S. cerevisiae* of up to -35 mV as a result of a steady state $NADH^{2-}/NAD^1$ exchange across MOM (**Lemeshko**, 2017). The negative OMP generated by the oxidation of external NADH should strongly decrease $G3P^{2-}$ concentration in MIM and, consequently, the rate of its oxidation. Additionally, NADH should increase VDAC's voltage-gating sensitivity (**Lee et al.**, 1996), favoring OMP generation. The negative OMP might be canceled by a simultaneous steady state Fe^{3+}/Fe^{4+} exchange across MOM, thus preventing inhibition of mitochondria oxidation of $G3P^{2-}$ by the oxidation of NADH as reported in **Påhlman et al.** (2002) and **Bunoust et al.** (2005). Finally, the experimental data interpreted as a competition of electrons to enter the respiratory chain from $G3P^{2-}$ and NADH dehydrogenases (**Bunoust et al.**, 2005) can be explained as an OMP-dependent electrical competition between these negatively charged metabolites to enter the IMS of mitochondria.

Overall, the G3P²⁻ mitochondrial oxidation dependent on OMP generated by the VDAC-GK complexes (**Figures 5 and 6**) or/and by the VDAC-HK and CK-VDAC complexes (**Lemeshko, 2014, 2018, 2021, 2023**), or even by the direct oxidation of external NADH (**Lemeshko, 2017**), may represent a new “electrical crossroad” of lipid metabolism, glycolysis, and the oxidative phosphorylation system. This opens a new field of experimental study of a possible OMP-dependent regulation of cell metabolism under normal and pathophysiological conditions.

Conclusions

The thermodynamic analysis of the proposed VDAC-GK mechanism of OMP generation in mitochondria demonstrated a strong dependence of OMP on the quantity of the VDAC-GK complexes in MOM, their maximum GK activity, the glycerol concentrations, and G3P²⁻ in the cytoplasm, and the voltage-gating properties of free VDACS in MOM. According to the computational model, the positive OMP generated by the VDAC-GK complexes, or by other mechanisms (**Lemeshko, 2023**), should strongly activate mitochondrial oxidation of G3P²⁻, known as the crossroad of lipid metabolism, glycolysis, and the oxidative phosphorylation system. Such a new, “electrical crossroad” in the regulation of cell metabolism is interesting for future experimental studies under various physiological and pathophysiological conditions.

Conflicts of interest

The author declares that he has no competing financial interests or personal relationships that could have influenced the work reported in this paper.

References

- Abrantes, K., Bezrukov, S.M., Rostovtseva, T.K., Rajendran, M.** (2024). Measuring the mitochondrial outer membrane potential in live cells. *Biophysical Journal*, 123(3 Suppl 1), 523A. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2023.11.3165>
- Adams, V., Griffin, L., Towbin, J., Gelb, B., Worley, K., McCabe, E.R.** (1991). Porin interaction with hexokinase and glycerol kinase: metabolic microcompartmentation at the outer mitochondrial membrane. *Biochemical Medicine and Metabolic Biology*, 45(3), 271-291. [https://doi.org/10.1016/0885-4505\(91\)90032-g](https://doi.org/10.1016/0885-4505(91)90032-g)
- Arora, K.K. & Pedersen, P.L.** (1988). Functional significance of mitochondrial bound hexokinase in tumor cell metabolism. Evidence for preferential phosphorylation of glucose by intramitochondrially generated ATP. *Journal of Biological Chemistry*, 263, 17422-17428 (PubMed: 3182854)
- Beleznai, Z., Szalay, L., Jancsik, V.** (1988). Ca²⁺ and Mg²⁺ as modulators of mitochondrial L-glycerol-3-phosphate dehydrogenase. *European Journal of Biochemistry*, 170(3), 631-636. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1988.tb13744.x>
- Bunoust, O., Devin, A., Avéret, N., Camougrand, N., Rigoulet, M.** (2005). Competition of electrons to enter the respiratory chain: a new regulatory mechanism of oxidative metabolism in *Saccharomyces cerevisiae*. *Journal of Biological Chemistry*, 280(5), 3407-3413. <https://doi.org/10.1074/jbc.M407746200>
- Colombini, M. & Mannella, C.A.** (2012). VDAC, the early days. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*, 1818(6), 1438-1443. <https://doi.org/10.1016/j.bbmem.2011.11.014>
- DeGuzman, A., Lorensen, M.Y., Walker, A.M.** (2022). Bittersweet: relevant amounts of the common sweet food additive, glycerol, accelerate the growth of PC3 human prostate cancer xenografts. *BMC Research Notes*, 15(1), 101. <https://doi.org/10.1186/s13104-022-05990-9>
- Gaertner, K., Terzioglu, M., Michell, C., Tapanainen, R., Pohjoismäki, J., Dufour, E., Saari, S.** (2025). Species differences in glycerol-3-phosphate metabolism reveals trade-offs between metabolic adaptations and cell proliferation. *Biochimica et Biophysica Acta – Bioenergetics*, 1866(2), 149530. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2024.149530>
- Kaneko, M. & Ishibashi, S.** (1985). Changes during development in the activities and intracellular locations of glycerol kinase and hexokinase in rat brain and liver: (brain/liver/enzyme localization/glycerol kinase/hexokinase). *Development Growth and Differentiation*, 27(6), 745-749. <https://doi.org/10.1111/j.1440-169X.1985.00745.x>

- Lee, A.C., Xu, X., Colombini, M.** (1996). The role of pyridine dinucleotides in regulating the permeability of the mitochondrial outer membrane. *Journal of Biological Chemistry*, 271(43), 26724-26731. <https://doi.org/10.1074/jbc.271.43.26724>
- Lemasters, J.J.** (2017). Evolution of voltage-dependent anion channel function: from molecular sieve to governor to actuator of ferroptosis. *Frontiers in Oncology*, 7, 303. <https://doi.org/10.3389/fonc.2017.00303>
- Lemeshko, V.V.** (2014). VDAC electronics: 1. VDAC-hexo(glucokinase) generator of the mitochondrial outer membrane potential. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*, 1838, 1362-1371. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2014.01.001>
- Lemeshko, V.V.** (2017). VDAC electronics: 4. Novel electrical mechanism and thermodynamic estimations of glucose repression of yeast respiration. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*, 1859(11), 2213–2223. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2017.09.001>
- Lemeshko, V.V.** (2018). VDAC electronics: 5. Mechanism and computational model of hexokinase-dependent generation of the outer membrane potential in brain mitochondria. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*, 1860(12), 2599-2607. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2018.10.004>
- Lemeshko, V.V.** (2021). Electrical control of the cell energy metabolism at the level of mitochondrial outer membrane. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*, 1863(1), 183493. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2020.183493>
- Lemeshko, V.V.** (2023). VDAC as a voltage-dependent mitochondrial gatekeeper under physiological conditions. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*, 1865(6), 184175. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2023.184175>
- Li, R., Wang, F., Huang, L., Zhao, L., Qin, T., Liu, S., Xu, K., Wang, B., Li, L., He, S.** (2025). Morin inhibits the progression of 5-fluorouracil-resistant colorectal cancer by suppressing autophagy. *International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 185, 106783. <https://doi.org/10.1016/j.biocel.2025.106783>
- Lu, J., Xu, Z., Duan, H., Ji, H., Zhen, Z., Li, B., Wang, H., Tang, H., Zhou, J., Guo, T., Wu, B., Wang, D., Liu, Y., Niu, Y., Zhang, R.** (2020). Tumor-associated macrophage interleukin- β promotes glycerol-3-phosphate dehydrogenase activation, glycolysis and tumorigenesis in glioma cells. *Cancer Science*, 111(6), 1979-1990. <https://doi.org/10.1111/cas.14408>
- Mathupala, S.P., Ko, Y.H., Pedersen, P.L.** (2009). Hexokinase-2 bound to mitochondria: cancer's stygian link to the “Warburg effect” and a pivotal target for effective therapy. *Seminars in Cancer Biology* 19, 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.semcancer.2008.11.006>
- Mráček, T., Drahotka, Z., Houštěk, J.** (2013). The function and the role of the mitochondrial glycerol-3-phosphate dehydrogenase in mammalian tissues. *Biochimica et Biophysica Acta – Bioenergetics*, 1827(3), 401-410. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.11.014>
- Nanami, L.F., Klosowski, E.M., Mito, M.S., Machado Esquissato, G.N., Viana, G.A., Oliveira Abido, A.C., da Silva, M.C., da Silva Mendonça, A.P., Romano de Melo, G.S., Alves Bueno, P.S., Garcia, F.P., Bidoia, D.L., Nakamura, T.U., Nakamura, C.V., Ishii-Iwamoto, E.L., Ferro, A.P., Dos Santos, W.D., Ferrarese-Filho, O., Marchiosi, R., Constantin, R.P.** (2025). Morin as a modulator of hepatic glucose fluxes: A balance between antihyperglycemic potential and mitochondrial toxicity. *Journal of Biochemical and Molecular Toxicology*, 39(7), e70386. <https://doi.org/10.1002/jbt.70386>
- Oh, S., Jo, S., Bajzikova, M., Kim, H.S., Dao, T.T.P., Rohlena, J., Kim, J.M., Neuzil, J., Park, S.** (2023). Non-bioenergetic roles of mitochondrial GPD2 promote tumor progression. *Theranostics* 13(2), 438-457. <https://doi.org/10.7150/thno.75973>
- Oh, S., Mai, X.L., Kim, J., de Guzman, A.C.V., Lee, J.Y., Park, S.** (2024). Glycerol 3-phosphate dehydrogenases (1 and 2) in cancer and other diseases. *Experimental and Molecular Medicine*, 56(5), 1066-1079. <https://doi.org/10.1038/s12276-024-01222-1>
- Ostlund, A.K., Göhring, U., Krause, J., Brdiczka, D.** (1983). The binding of glycerol kinase to the outer membrane of rat liver mitochondria: its importance in metabolic regulation. *Biochemical Medicine*, 30(2), 231-245. [https://doi.org/10.1016/0006-2944\(83\)90089-3](https://doi.org/10.1016/0006-2944(83)90089-3)
- Påhlman, I.L., Larsson, C., Averét, N., Bunoust, O., Boubekour, S., Gustafsson, L., Rigoulet, M.** (2002). Kinetic regulation of the mitochondrial glycerol-3-phosphate dehydrogenase by the external NADH dehydrogenase in *Saccharomyces cerevisiae*. *Journal of Biological Chemistry*, 277(31): 27991-27995. <https://doi.org/10.1074/jbc.M204079200>
- Patole, M.S., Swaroop, A., Ramasarma, T.** (1986). Generation of H₂O₂ in brain mitochondria. *Journal of Neurochemistry*, 47(1), 1-8. <https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1986.tb02823.x>

-
- Rostovtseva, T.K., Bezrukov, S.M., Hoogerheide, D.P.** (2021). Regulation of mitochondrial respiration by VDAC is enhanced by membrane-bound inhibitors with disordered polyanionic C-terminal domains. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(14), 7358. <https://doi.org/10.3390/ijms22147358>
- Seltzer, W.K. & McCabe, E.R.** (1984). Subcellular distribution and kinetic properties of soluble and particulate-associated bovine adrenal glycerol kinase. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 64(1), 51-61. <https://doi.org/10.1007/BF00420928>
- Wallimann, T., Tokarska-Schlattner, M., Schlattner, U.** (2011). The creatine kinase system and pleiotropic effects of creatine. *Amino Acids*, 40(5), 1271-1296. <https://doi.org/10.1007/s00726-011-0877-3>
- Yang, M. & Brackenbury, W.J.** (2013). Membrane potential and cancer progression. *Frontiers in Physiology*, 4, 185. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00185>
- Yu, H.G., McLaughlin, S., Newman, M., Brundage, K., Ammer, A., Martin, K., Coad, J.** (2017). Altering calcium influx for selective destruction of breast tumor. *BMC Cancer*, 17(1), 169. <https://doi.org/10.1186/s12885-017-3168-x>

Original article

In silico analysis of the potential of *Bacillus subtilis* CW14 and *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9 probiotics as modulators in the microbiota-gut-brain axis pathologies

Análisis in silico del potencial de los probióticos *Bacillus subtilis* CW14 y *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9 como moduladores en las patologías del eje microbiota-intestino-cerebro

✉ Nicolás Buitrago-Roldán¹, ✉ Jerson Alexander García-Zea^{1,*}, ✉ Laura Sierra-Zapata²

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Aplicadas e Ingeniería, Universidad EAFIT

² Cibiop, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Aplicadas e Ingeniería, Universidad EAFIT

Abstract

Gut microbiota comprises more than 100 trillion microorganisms and plays critical roles in immunity, metabolism, and homeostasis. Its imbalance (dysbiosis) has been associated with gastrointestinal, metabolic, autoimmune, and neurological disorders. On the other hand, probiotics are live microorganisms with beneficial effects that have emerged as a promising therapeutic strategy. Here, we analyzed the impact of *Bacillus subtilis* CW14 and *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9 probiotics on intestinal epithelial cells from the Caco-2 and HT-29 cell lines, respectively. Using an integrative approach based on bioinformatics tools, we examined differentially expressed genes and protein-protein interactions (PPIs) to establish the impact of these probiotics on gene modulation and their relationship with various human pathologies. The results showed specific effects for each probiotic: *B. subtilis* CW14 primarily modulated a coordinated and controlled immune response involving chemokines and inflammatory factors, while *P. freudenreichii* ITG P9 elicited a transcriptional response characterized by the modulation of genes associated with cell cycle control and stress. The pleiotropic effect of both probiotics on genes linked to metabolic, neurological, and autoimmune diseases was established, with many cases involving the regulation of genes with immunomodulatory, neuroprotective, or antitumor properties. Furthermore, key molecular mechanisms related to immunomodulation emerged from the results, including innate receptors such as TLR and NOD, and signaling pathways like NF- κ B and MAPK, which, based on the transcriptomic data, support the relevance of the gut-brain axis connection as a framework for future investigation.

Keywords: Functional enrichment; Probiotics; Microbiota; Bioinformatics; Transcriptome.

Resumen

La microbiota intestinal comprende más de 100 billones de microorganismos y desempeña funciones críticas en la inmunidad, el metabolismo y la homeostasis. Su desequilibrio (disbiosis) se ha asociado con trastornos gastrointestinales, metabólicos, autoinmunes y neurológicos. Por otra parte, los probióticos, microorganismos vivos con efectos beneficiosos, han surgido como una estrategia terapéutica prometedora. Analizamos aquí el impacto de los probióticos *Bacillus subtilis* CW14 y *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9 en células epiteliales intestinales de las líneas celulares Caco-2 y HT-29, respectivamente. Mediante un enfoque integrador basado en herramientas bioinformáticas, se examinaron genes expresados diferencialmente e interacciones proteína-proteína (IPP) para establecer el impacto de estos probióticos en la modulación génica y su relación con diversas patologías humanas. Los resultados mostraron efectos específicos para cada probiótico: *B. subtilis* CW14 moduló principalmente una respuesta inmunitaria coordinada y controlada que involucró quimiocinas y factores inflamatorios, en tanto que *P. freudenreichii* ITG P9 provocó una

Citation: Buitrago-Roldán N, et al. In silico analysis of the potential of *Bacillus subtilis* CW14 and *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9 probiotics as modulators in the microbiota-gut-brain axis pathologies. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):287-302, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.4034>

Editor: María Mercedes Zambrano

***Corresponding autor:**

Jerson Alexander García-Zea;
jagarciaz2@eafit.edu.co

Received: January 24, 2026

Accepted: April 20, 2026

Published on line: May 14, 2026



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

respuesta transcripcional caracterizada por la modulación de genes asociados al control del ciclo celular y el estrés. Se estableció el efecto pleiotrópico de ambos probióticos en genes vinculados a enfermedades metabólicas, neurológicas y autoinmunes, regulando en muchos casos genes con propiedades inmunomoduladoras, neuroprotectoras o antitumorales. De los resultados emergieron, además, mecanismos moleculares claves relacionados con la inmunomodulación, incluidos receptores innatos como el TLR y el NOD, y vías de señalización como la NF- κ B y la MAPK, lo que respalda la relevancia de la conexión del eje intestino-cerebro a partir de los datos transcriptómicos como marco de futuras investigaciones.

Palabras clave: Enriquecimiento funcional; Probióticos; Microbiota; Bioinformática; Transcriptoma.

Introduction

The human gut harbors a complex microbial ecosystem comprising over 100 trillion symbiotic microorganisms that outnumber host cells (Dekaboruah *et al.*, 2020). This system, known as the gut microbiota, interacts dynamically with the immune system, 70% of which originates in the gut, regulating critical functions such as digestion, vitamin synthesis, metabolism, and defense against pathogens (Hou *et al.*, 2022). Under homeostatic conditions, the microbiota acts as a functional organ, promoting equilibrium through the epithelial barrier, competitive exclusion of pathogens, and the modulation of immune responses (Hashemi *et al.*, 2023; Hou *et al.*, 2022). Its imbalance (dysbiosis), however, is associated with gastrointestinal, metabolic (e.g., diabetes, obesity), autoimmune (e.g., inflammatory bowel disease), and even neurological disorders (Richard & Sokol, 2019). In this context, probiotics, live microorganisms with beneficial effects, have emerged as promising therapeutic tools to restore microbial symbiosis (Cremon *et al.*, 2018). These organisms not only compete with pathogens and reinforce the intestinal barrier but also modulate innate and adaptive immunity through diverse interactions (Zmora *et al.*, 2019). Among the most studied strains are lactic acid bacteria (LAB) such as *Lactobacillus*, *Bifidobacterium*, and *Propionibacterium freudenreichii*, which are generally recognized as safe (GRAS) and are known for their immunomodulatory properties (McFarland *et al.*, 2018). Their ability to alter microbial composition and regulate disease-associated gene expression underscores their translational potential (Trejo & Sanz, 2013).

The exact mechanisms by which probiotics influence specific gene networks remain an active area of investigation. Here, we employed an *in-silico* approach to analyze the impact of two probiotic strains, *Bacillus subtilis* CW14 and *Propionibacterium freudenreichii* ITG P9, on intestinal epithelial cells (Caco-2 and HT-29), using transcriptomic data from the Gene Expression Omnibus (GEO) repository (Clough & Barrett, 2016). Through differentially expressed gene (DEG) analysis and protein-protein interaction (PPI) networks, two axes were explored: 1) the relationship of DEGs with proteins implicated in human diseases, and 2) gene-modulation mechanisms linked to immune and physiological responses. This integrative approach aims to elucidate how these strains regulate genes associated with metabolic, autoimmune, and neurological pathologies, identifying key molecular targets (e.g., chemokines, cell cycle factors) and shared signaling pathways.

Materials and methods

Data acquisition and differential expression analysis

We conducted a comprehensive search for differential gene expression data in the GEO database (Clough & Barrett, 2016). We used a series of keywords (https://github.com/nicolasbroldan/Protocolo_Reposicionamiento_Probioticos) to filter the studies. We selected two datasets meeting the following inclusion criteria: 1) use of colon adenocarcinoma cell lines as the experimental model, 2) evaluation of effects on the colon, and 3) probiotic-based treatments. The chosen datasets comprised Caco-2 cells treated with *B. subtilis* CW14 (GSE115081) (Peng *et al.*, 2019) and HT-29 cells treated with *P. freudenreichii* ITG P9 (GSE67033) (Cousin *et al.*, 2016).

For GSE115081, we obtained raw RNA-seq counts from 12 samples, six of which were selected for analysis: three untreated controls (GSM3164863, GSM3164864, GSM3164865) and three treated with *B. subtilis* CW14 (GSM3164866, GSM3164867, GSM3164868). For GSE67033, we obtained microarray data from 24 samples; the analysis focused on four untreated controls (NT replicates 1–4) and four treated with *P. freudenreichii* ITG P9 (SN replicates 1–4). In both datasets, three or four biological replicates per condition were available, ensuring adequate statistical power.

We performed a differential expression analysis using the DESeq2 package (Love *et al.*, 2014) for RNA-seq data (GSE115081) and the limma package (Ritchie *et al.*, 2015) for microarray data (GSE67033). In both analyses, the experimental design was defined as a single factor with two levels (control vs. treatment), and the condition variable was set with the control as the reference level. No batch effects were identified in the original studies, as samples were processed simultaneously under identical conditions, and, therefore, batch correction was not required.

We performed a principal component analysis (PCA) on variance-stabilized transformed (VST) counts for RNA-seq data and on normalized log₂-transformed expression values for microarray data to visualize group separation and assess overall variability between treatment groups and controls (Love *et al.*, 2014).

Before differential expression testing, low-expression genes were filtered to reduce noise and multiple-testing burden. For the RNA-seq dataset, genes with a total read count of less than 10 across all samples were excluded from the analysis. For the microarray dataset, probes with signal intensity below background in all samples were removed based on the manufacturer's detection thresholds.

Differentially expressed genes (DEGs) were defined using an adjusted p-value (FDR) ≤ 0.05 and an absolute log₂ fold change (log₂FC) ≥ 2.0 for RNA-seq data. For microarray data, DEGs were selected with an adjusted p-value ≤ 0.05 and an absolute log₂FC ≥ 1.5 due to their lower dynamic range. All p-values were adjusted for multiple testing using the Benjamini–Hochberg (BH) procedure to control the false discovery rate.

For integrative purposes, DEG gene symbols were converted to Entrez IDs via the Ensembl (Yates *et al.*, 2016) and UniProt (Bateman *et al.*, 2025) databases, facilitating cross-database queries and annotations. To avoid redundancies and statistical inflation during multi-database integration, only unique gene symbols were retained after conversion, and duplicate entries from overlapping databases were manually curated and consolidated. Enrichment and disease-association analyses were performed on the final non-redundant gene sets.

Functional and pathway enrichment analysis

Gene Ontology (GO) functional enrichment was performed using Enrichr (Chen *et al.*, 2013), focusing on the GO Biological Process 2023 terms. Biological pathway identification for DEGs was carried out against the KEGG 2021 Human (Ogata *et al.*, 1999) and Elsevier Pathway Collection (Elsevier, 2020) databases. Enrichment analyses were considered significant at an adjusted p-value (Padj) ≤ 0.05 .

Association of differentially expressed genes with human diseases

DEGs were annotated for association with human diseases using DisGeNET (Piñero *et al.*, 2019), GeDiNet 2023 (Qumsiyeh *et al.*, 2022), Virus-Host PPI P-HIPSTer 2020 (Lasso *et al.*, 2019), and Orphanet Augmented (Rath *et al.*, 2012) databases. Those associations with an adjusted p-value ≤ 0.05 were deemed significant. It is important to note that these databases compile reported associations between genes and diseases from the literature, including genetic, text-mining, and curated sources; such associations do not imply direct biological causality but rather indicate prior documented links. To minimize redundancy and potential inflation of associations, results from multiple databases were merged by gene symbol and disease concept, retaining unique entries. The associations with an adjusted p-value ≤ 0.05 were deemed significant.

Protein–protein interaction (PPI) networks and visualization

PPI analysis of DEGs and disease-associated proteins was performed using STRING (Szkarczyk *et al.*, 2023), BioGRID (Oughtred *et al.*, 2021), and IntAct (del Toro *et al.*, 2022) databases. Interaction thresholds were set at a combined score, quantitative score, and confidence value ≥ 0.9 , respectively. Interactions from the three databases were merged, and non-redundant high-confidence interactions were retained for network construction. Resulting networks were visualized in Cytoscape (Shannon *et al.*, 2003), applying $\text{Padj} \leq 0.05$ for network filtering.

The entire protocol can be replicated by following these steps: https://github.com/nicolasbroldan/Protocolo_Reposicionamiento_Probioticos.git

Results

Caco-2 and HT-29 cell lines treated with *B. subtilis* CW14 and *P. freudenreichii* ITG P9 exhibit differential mRNA expression

The principal component analysis (PCA) revealed pronounced transcriptional responses to both probiotics (Figure 1). *P. freudenreichii* ITG P9 displayed exceptionally high variance, with PC1 accounting for 94%, clearly separating treated samples from controls. In contrast, PC1 for *B. subtilis* CW14 explained 68% of the variance, indicating a substantial contribution of this axis to group separation. These findings suggest that treatment effects differ by probiotic strain, with a more pronounced response elicited by *P. freudenreichii* ITG P9, and highlight high mRNA heterogeneity as evidenced by the spatial distribution and intra-group variability of treated samples. Treatment with *P. freudenreichii* ITG P9 yielded 2,337 DEGs, 1,457 (62.34%) of which were up-regulated and 880 (37.66%) down-regulated. For *B. subtilis* CW14, 198 DEGs were identified: 136 (68.69%) up-regulated and 62 (31.31%) down-regulated. In both cases, there was a clear trend toward gene activation (Figure 1).

Functional enrichment analysis of biological processes and pathways

DEG sets from Caco-2 cells treated with *B. subtilis* CW14 and HT-29 cells treated with *P. freudenreichii* ITG P9 were filtered using thresholds of $\log_2\text{FC} \geq 2$, $\text{FDR} \leq 0.05$, and Padj

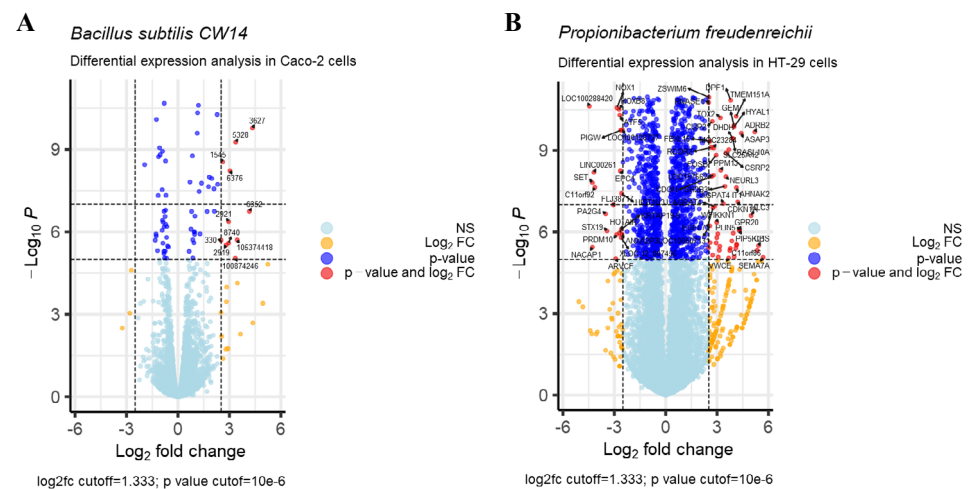


Figure 1. Volcano plot analysis for Caco-2 and HT-29 cells treated with probiotics. In panel A (for *B. subtilis* CW14), the x-axis shows the logarithmic change in gene expression ($\log_2\text{FC}$), and the y-axis shows the $-\log_{10}$ of the p-value. Red points represent genes with both significant $\log_2\text{FC}$ and significant p-value; blue points represent genes with a significant p-value; yellow points represent genes with a significant $\log_2\text{FC}$, and grey points represent non-significant genes. A cutoff of 1,333 for $\log_2\text{FC}$ and a p-value threshold of 10^{-6} were applied for the plots. **Panel B** (for *P. freudenreichii* ITG P9) follows the same criteria.

≤ 0.05. This selection highlighted genes involved in key biological processes, including cell cycle regulation, immunity, adhesion, inflammation, and transport, as well as critical metabolic and signaling pathways. Full enrichment results for GO terms (Enrichr), KEGG pathways, and Elsevier Pathway Collection are provided in **Tables S1**, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/4034/5340>, **S2**, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/4034/5341> and **S3**, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/4034/5342>, respectively.

In Caco-2 cells exposed to *B. subtilis* CW14, a coordinated up-regulation of immune signaling and defense mechanisms was observed. Notably, chemokines and immune-stimulating factors were overexpressed: CCL4 (+5.24), CSF2 (+5.03), CSF3 (+4.95), NFKBIZ (+2.28), LTB (+3.07), and PLA2G2B (+3.36). This profile suggests activation of the NF-κB pathway, likely promoting T-cell and neutrophil recruitment, as well as macrophage and granulocyte differentiation, processes that facilitate pathogen clearance and epithelial repair (Anderson, 2023; Peng *et al.*, 2019). Elevated expression of CXCL8 (+4.65), CXCL10 (+4.34), CXCL11 (+2.82), and CX3CL1 (+3.01) further indicate enhanced neutrophil chemotaxis, mast cell activation, and a coordinated antimicrobial response. Up-regulation of CCL5 (+4.16), together with modulation of CCL22 (+2.51) and CCL2 (+2.55), points to recruitment of monocytes and regulatory T cells (Tregs) and polarization of macrophages toward a reparative phenotype, potentially mitigating epithelial damage during inflammation. Additional regulators such as TNFAIP3 (+2.31) and TNFSF14 (+2.95) may help control intestinal inflammation via NF-κB inhibition or induction of apoptosis (Krause *et al.*, 2014).

Simultaneously, genes related to stress response and metabolic activity were modulated. Overexpression of CYP1B1 (+2.61) suggests induction of detoxification pathways for xenobiotic neutralization, while up-regulation of BIRC3 (+2.51) and down-regulation of RGS2 (-2.11) imply engagement of anti-apoptotic mechanisms that enhance epithelial cell survival under oxidative stress (Pauletto *et al.*, 2020). Conversely, decreased HSPA6 expression (-2.72) may reflect cellular adaptation to stress by reallocating resources in a demanding gastrointestinal environment that requires both immune activation and repair (Chen *et al.*, 2022; Neurath, 2014). Representative DEGs for *B. subtilis* CW14 ($\log_2FC \geq 2$) are listed in **Table 1**; comprehensive results appear in **Tables S1-S3**.

Table 1. Functional enrichment of positively regulated genes in Caco-2 cells treated with *B. subtilis* CW14

Genes	Term	Adjusted P-value	Log2 fold change
CCL4	Cytokine-cytokine receptor interaction, viral protein interaction with cytokine and cytokine receptor	1.86e-17, 3.08e-16	5.23
CSF2	TNF signaling pathway, rheumatoid arthritis, cytokine-cytokine receptor interaction	7.38e-21, 5.01e-18, 1.86e-17	5.02
CSF3	Cytokine-cytokine receptor interaction, IL-17 signaling pathway, malaria, coronavirus disease	1.86e-17, 2.86e-15, 4.92e-07	4.95
CXCL8	Rheumatoid arthritis, cytokine-cytokine receptor interaction, viral protein interaction with cytokine and cytokine receptor, IL-17 signaling pathway, NF-kappa B signaling pathway	5.01e-18, 1.86e-17, 3.08e-16, 2.86e-15, 1.15e-14	4.64
CXCL10	TNF signaling pathway, cytokine-cytokine receptor interaction, viral protein interaction with cytokine and cytokine receptor, IL-17 signaling pathway, chemokine signaling pathway, toll-like receptor signaling pathway	7.38e-21, 1.86e-17, 3.08e-16, 2.86e-15, 1.02e-09, 3.49e-08	4.34

Table 1 summarizes the key genes identified in the transcriptomic analysis, their associated enriched biological pathways, the adjusted p-values for these enrichments, and the corresponding \log_2FC in gene expression, highlighting their potential roles in immune signaling pathways and inflammatory responses.

Association of probiotic-modulated DEGs with human pathologies

The annotation of probiotic-modulated DEGs revealed their involvement in dysbiosis (**Table S4**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5343>), neurological disorders (**Table S5**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5344>), and rare/orphan syndromes (**Table S6**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5345>) using criteria of $\log_2FC \geq 2$, $FDR \leq 0.05$, and $Padj \leq 0.05$. In Caco-2 cells treated with *B. subtilis* CW14, several pro-inflammatory and immunomodulatory genes were up-regulated ($\log_2FC +2.10$ to $+5.23$; **Table S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5340>), notably CCL4 ($+5.23$), CSF2 ($+5.02$), CSF3 ($+4.95$), CXCL8 ($+4.64$), and CXCL10 ($+4.34$). These DEGs are linked to neurological diseases (e.g., epilepsy, Parkinson's disease, Alzheimer's disease), rare disorders (e.g., amyloidosis, antibody-mediated glomerulonephritis), and metabolic dysbiosis (obesity, IBD, diabetes mellitus) (**Tables S4-S6**), which suggests a dual role in innate immunity activation and pleiotropic mechanisms extending beyond the gut, a hypothesis that requires *in vivo* validation.

Our findings gain significance in the gut-brain axis context, where probiotic strains like *B. subtilis* CW 14 have been shown to modulate intestinal immune responses and could potentially influence neuroinflammatory processes and central nervous system homeostasis (**Sarkar et al.**, 2016). For instance, overexpression of CXCL10 ($+4.34$) and CCL4 ($+5.23$), both associated with autoimmune and neurodegenerative conditions in database annotations, elicits the hypothesis that the gut microbiota might contribute to neuroprotection and blood-brain barrier integrity through controlled regulation of these genes, although it has to be tested in appropriate models (**Vida et al.**, 2025). In this context, the observed up-regulation of these chemokines contrasts with reports linking their sustained elevation to neuroinflammation; thus, the net effect may depend on the timing, magnitude, and cellular context of the modulation. Similarly, up-regulation of CSF2 ($+5.02$) and CSF3 ($+4.95$), which govern immune cell proliferation and differentiation, indicates that *B. subtilis* CW14 might foster a balanced inflammatory response in diseases such as multiple sclerosis or Alzheimer's disease (**Mayer et al.**, 2014), although this remains speculative without *in vivo* validation.

Regarding dysbiosis neuroinflammation links, CXCL8 regulation ($+4.64$) by *B. subtilis* CW14 suggests a potential mechanism whereby this probiotic could contribute to maintaining intestinal homeostasis, which, in turn, might influence systemic inflammation and its impact on neurological disorders (**Mayer et al.**, 2014). This aligns with evidence connecting dysbiosis to alterations in the gut-brain axis, increasing susceptibility to metabolic and neurodegenerative diseases (**Cryan et al.**, 2019). These results underscore the *in silico*-derived potential of *B. subtilis* CW14 as an intestinal immune modulator with cross-pathology effects (**Table S7**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5346>), highlighting the concept of the gut microbiota as a bridge between the immune and nervous systems, which warrants further investigation (**Sarkar et al.**, 2016). A summary of pathology-associated genes is presented in **Figure 2**.

In HT-29 cells treated with *P. freudenreichii* ITG P9, we observed a dual modulation of gene expression, characterized by both up- and down-regulation of specific genes (**Table S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5340>). For example, SH2D3C ($+6.80$) and CORO1A ($+3.79$) are associated with the polyhydramnios-megalencephaly-symptomatic epilepsy syndrome. Likewise, KIFC2 ($+2.14$) has been linked to Charcot-Marie-Tooth disease types 2P and 4B3, as well as adult-onset dystonia-parkinsonism. The gene KIAA0513 ($+4.52$) is implicated in the intellectual disability-obesity-brain malformation-facial dysmorphism syndrome and Alzheimer's disease.

These genes have also been associated with synaptic plasticity, suggesting a potential role in maintaining neuroarchitecture and, consequently, a neuroprotective effect (Biggs *et al.*, 2025). In contrast, KIF20A, a gene enriched in disorders such as citrullinemia type II and primary immunodeficiency with natural killer cell deficiency and adrenal insufficiency, was down-regulated (-2.19). KIF20A down-regulation has been linked to reduced glioblastoma cell invasion and proliferation, suggesting a possible tumor-suppressive mechanism. These findings are relevant to the gut-brain axis, as they indicate a modulation of the intestinal immune response that could, in theory, influence neuroinflammatory processes and central nervous system homeostasis *in vivo*, a possibility that requires experimental validation (Kim *et al.*, 2024). Full results are available in **Tables S4, S5, and S6**, and a summary of pathology-associated genes is shown in **Figure 3**.

The differential expression analysis also revealed a set of pleiotropic genes simultaneously associated with dysbiosis, cancer, neurological diseases, infections, rare disorders, and viral diseases (**Figure 4**) (**Table S7**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/534>). In this context, CCL4, CSF2, CSF3, CXCL8, and CXCL10 emerged as central nodes, exhibiting significant positive log₂FC values and linking with the pathological categories analyzed (**Table S7**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/534>). Notably, these genes exceeded the log₂FC threshold (≥ 2) by 2, suggesting they are potential candidates for further investigation. Furthermore, CCL4, TNF, and CSF2 could serve as central nodes in neurological conditions such as Alzheimer’s disease, Parkinson’s disease, and epilepsy. Overall, these results underscore the critical role of gut microbiota in modulating convergent pathophysiological pathways through the regulation of chemokines, cytokines, and growth factors.

Protein–protein interaction (PPI) networks

DEGs PPI analysis in *B. subtilis* CW14-treated cells identified pleiotropic hub genes (CCL4, CSF2, CSF3, CXCL8, and CXCL10). Network mapping revealed complex interactions with proteins and pathways involved in innate and adaptive immune responses (see **Figure S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5339>, for the CCL4). For instance, CXCL8 (IL-8) and CXCL10, associated with multiple autoimmune and inflammatory diseases, function as potent chemokines mediating

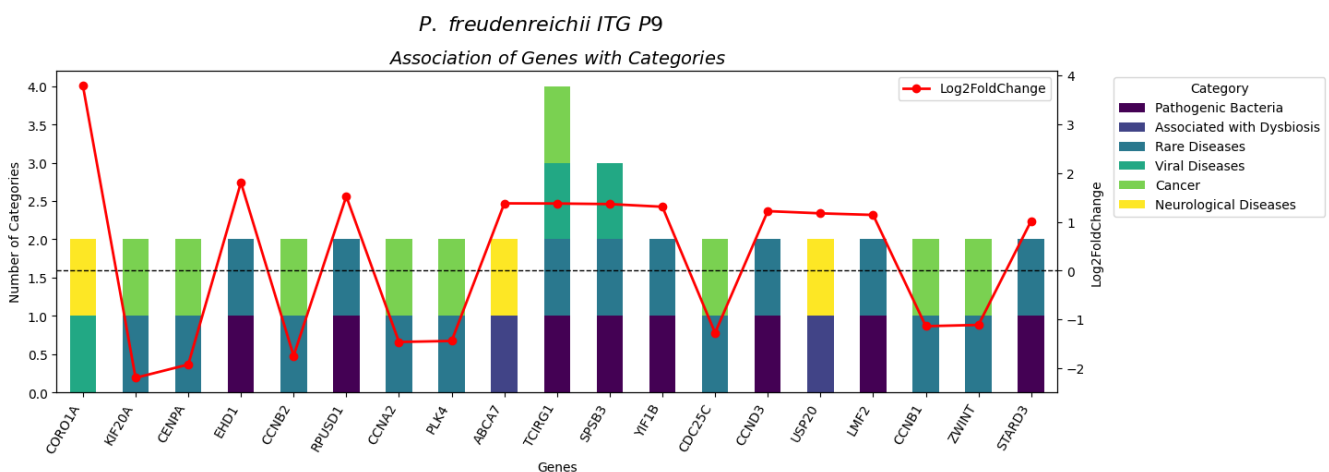


Figure 2. Association of genes with disease categories and log₂ fold change in *B. subtilis* CW14. The graph shows the number of disease categories (left y-axis) associated with each differentially expressed gene following treatment with *B. subtilis* CW14 based on annotations from DisGeNET, Orphanet, and GeDiNet databases. Categories include neurological diseases, pathogenic bacteria, cancer, rare diseases, dysbiosis, and viral diseases. The stacked bars represent the count of associations per category for each gene. The red line indicates the log₂ fold change (log₂FC) of gene expression (right y-axis), with a dotted horizontal line marking log₂FC = 0. The associations reflect database annotations and do not imply direct biological causality or demonstrated therapeutic effects.

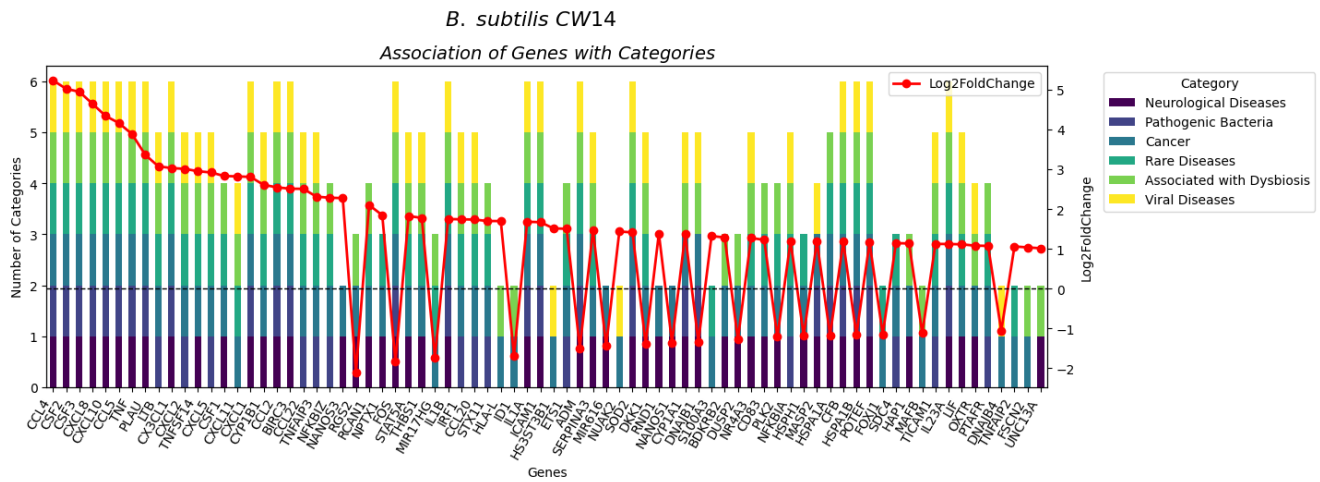


Figure 3. Association of genes with disease categories and \log_2 fold change in *P. freudenreichii* ITG P9. The graph follows the same structure as **Figure 2**, displaying the number of disease categories (left yaxis) associated with each differentially expressed gene after treatment with *P. freudenreichii* ITG P9 based on annotations from DisGeNET, Orphanet, and GeDiNet databases. The stacked bars indicate the count of associations per category for each gene. The red line represents the \log_2 fold change (\log_2 FC) in gene expression (right yaxis), with a dotted horizontal line at \log_2 FC = 0. Here, again, the reported associations are derived from curated databases and should be interpreted as hypothesis-generating rather than evidence of direct biological or therapeutic effects.

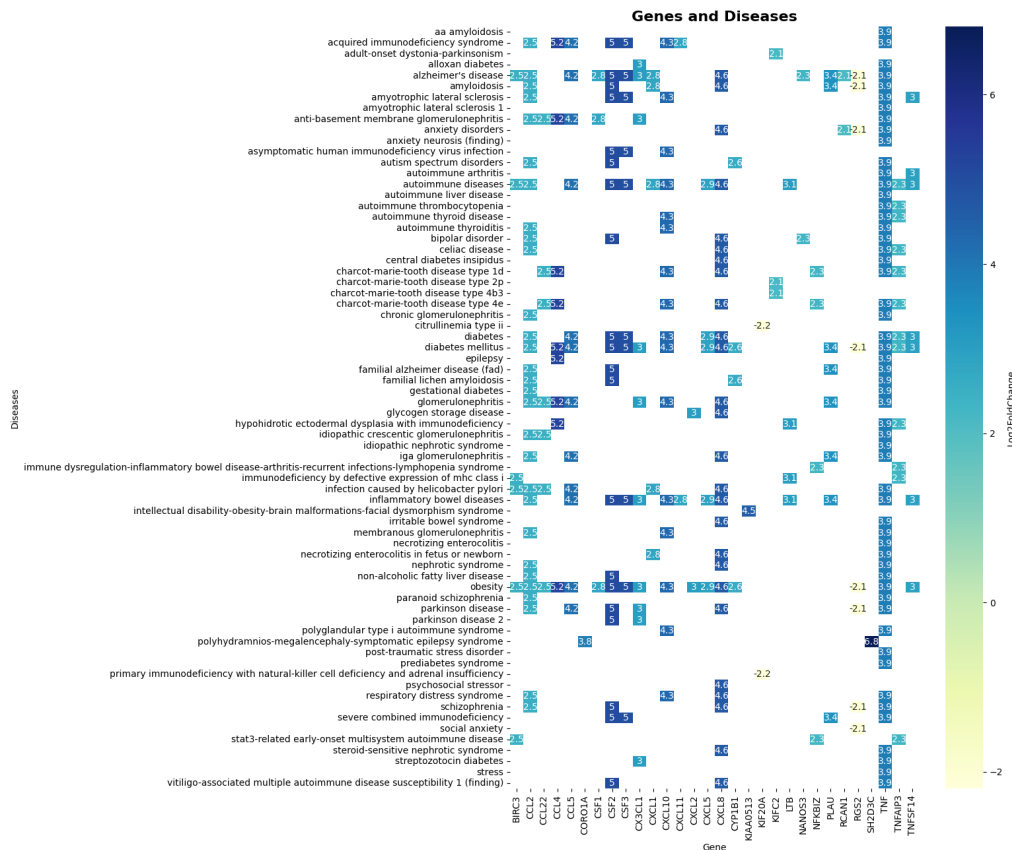


Figure 4. Heatmap of \log_2 FC in gene expression across diseases. The heatmap illustrates the \log_2 FC in gene expression for a range of genes across several diseases. The vertical axis lists the diseases associated, while the horizontal axis displays the genes analyzed. Each cell's color intensity represents the magnitude of the \log_2 FC: deeper blues indicate strong upregulation, whereas yellows reflect downregulation. Numerical values are overlaid on each cell for precise quantification.

leukocyte migration and activation in the intestinal epithelium. CCL4 (MIP-1 β) has a role in regulating inflammatory responses and chronic inflammation by recruiting immune cells in diverse pathological contexts. Terms pointing to ERK1/2 pathway involvement further link inflammation to proliferation, differentiation, and cytokine responses (Chandiok, 2024). CSF2 (GM-CSF) and CSF3 (G-CSF) were connected to diseases characterized by altered immune microenvironments and hematopoiesis. Moreover, these inflammatory and signaling pathways intersect with adaptive immune routes involving IL-1, IL-4, IL-10, and IL-13, suggesting that *B. subtilis* CW14 may exert systemic effects beyond local epithelial responses.

In *P. freudenreichii* ITG P9-treated cells, we identified two principal networks centered on KIF20A and OASL (Figure 5), both involving cell cycle regulation and antiviral responses. KIF20A interacted with cyclins (CCNA2, CCNB1, CCNB2), kinases (AURKA, PLK1, TTK), and centromere components (CENPA, INCENP, NCAPG, NUF2), indicating a key role in cytokinesis, cell cycle progression, and chromosomal stability. OASL was linked to antiviral immunity, interacting with IRF7, IFI44, IFIT3, ISG15, and RNASEL. The direct OASL–RNASEL interaction suggests a mechanism for viral RNA degradation and replication inhibition, as well as modulation of antiviral gene expression via IRF7 (Jung-Rodríguez *et al.*, 2024). The regulation of OASL by *P. freudenreichii* ITG P9 could enhance innate immune defenses, limit viral spread, and protect epithelial cells, thereby strengthening the intestinal immune barrier (Weiss, 2020).

Discussion

The intestinal tract is the largest immune organ in the body, interacting with antigens and immune mechanisms, as approximately 70% of the immune system is generated in the gut (Ygberg & Nilsson, 2012). Consequently, the intestinal epithelium is crucial for maintaining immune homeostasis and preventing uncontrolled uptake of toxic compounds or pathogens (Richard & Sokol, 2019), which can manifest as enhanced barrier integrity, pathogen inhibition, immune modulation and maturation, and reduced inflammatory and carcinogenic processes (do Carmo *et al.*, 2017; Peng *et al.*, 2019).

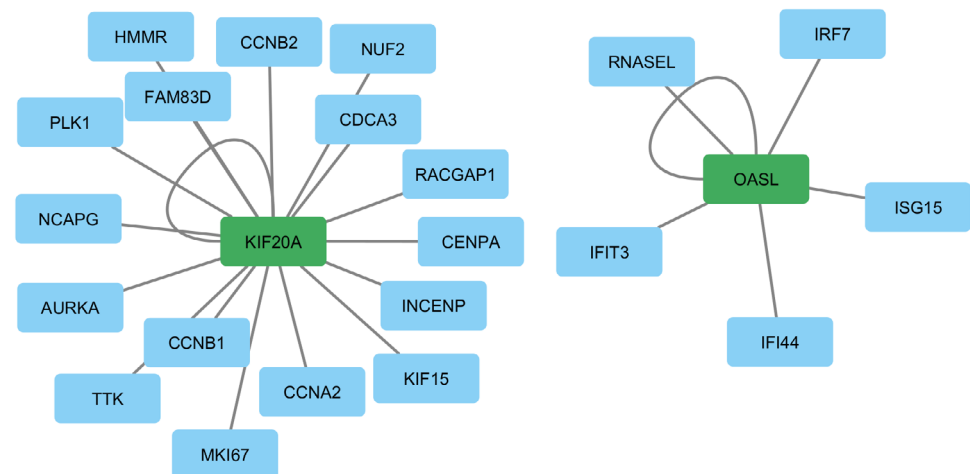


Figure 5. KIF20A and OASL PPI networks in HT-29 cells after treatment with *P. freudenreichii* ITG P9. The image illustrates two protein-protein interaction (PPI) networks derived from the analysis of *P. freudenreichii* ITG P9. Network 1, centered on KIF20A (in green), connects with genes including CCNA2, CCNB1, CCNB2, AURKA, PLK1, TTK, CENPA, INCENP, NCAPG, and NUF2, suggesting a role in cytokinesis, cell cycle progression, and chromosomal stability. Network 2, centered on OASL (in green), interacts with IRF7, IFI44, IFIT3, ISG15, and RNASEL, indicating its central role in the antiviral response through viral RNA degradation and the induction of antiviral genes.

Pleiotropic effects and integrated molecular mechanisms

Immune modulation and tissue repair in the intestinal epithelium in Caco-2 cells treated with *B. subtilis* CW14 entailed a coordinated activation of genes involved in inflammatory response and epithelial repair. Overexpression of chemokines such as CXCL1, CXCL2, CCL2, CCL4, CCL5, and CCL22 suggests that this strain recruits and activates multiple immune cell types, including T lymphocytes, neutrophils, macrophages, and NK cells (R. Chen *et al.*, 2022). This dual modulation both enhances local defense against pathogens and promotes NF- κ B pathway activation, reinforced by up-regulation of NFKBIZ, which, besides driving inflammation, facilitates tissue repair and regeneration of intestinal crypts (Feng *et al.*, 2023; Liu *et al.*, 2022; Yamazaki *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2019).

The ability to induce immunological mediators is not only vital for barrier integrity but also has potential systemic repercussions to be explored in future studies. For instance, homeostatic regulation of CCL2 aids in the clearance of protein aggregates, marking it a potential therapeutic target in neurodegenerative diseases such as Alzheimer's and Parkinson's, where protein misfolding and neuroinflammation are central features (Wang *et al.*, 2024). Likewise, the modulation of chemokines CXCL8, CXCL10, CXCL11, and CX3CL2 has been reported to influence blood-brain barrier permeability and microglial activation, implying a role that would extend beyond the gut to neuroimmunomodulation, although this was not evaluated in our *in-silico* model (Wang *et al.*, 2024; Zhu *et al.*, 2021).

Metabolic response and detoxification

CYP1B1 overexpression in Caco-2 cells highlights a pleiotropic effect on xenobiotic detoxification and metabolism. This is mediated in part by the aryl hydrocarbon receptor (AhR) pathway, which is activated by microbially derived metabolites such as tryptophan catabolites (Shah *et al.*, 2019). Such adaptive response not only neutralizes harmful compounds but also adjusts epithelial metabolic balance, with potential implications for metabolic diseases like diabetes and metabolic syndrome, conditions that are characterized by dysregulated detoxification and lipid/steroid hormone metabolism (Shah *et al.*, 2019).

Regulation of apoptosis and cell survival

The modulation of BIRC3, a member of the inhibitor-of-apoptosis family, represents another key mechanism induced by *B. subtilis* CW14. Its overexpression protects the epithelium from apoptotic loss while supporting intestinal cell regeneration and renewal (Hu & Shao, 2022; Pauletto *et al.*, 2020). Conversely, down-regulation of RGS2 suggests attenuation of G-protein-coupled receptor (GPCR) signaling, potentially reducing oxidative stress and inflammation to foster a more stable, resilient cellular environment (Bhuvaneshwar & Gusev, 2024; Pauletto *et al.*, 2020). The reduced expression of HSPA6, a heat-shock protein induced by stress, indicates that, in the absence of external insults, cells can maintain proteostatic homeostasis. Balanced stress-response modulation is essential for preserving integrity in high-turnover tissues such as the intestinal epithelium (Kim *et al.*, 2024).

Cell-cycle regulation and metabolic stress response in HT-29 cells treated with *P. freudenreichii* ITG P9 exhibited transcriptional signatures indicative of cell-cycle control. Up-regulation of cyclin-dependent kinase inhibitors CDKN1A, CDKN2B, and CDKN1C suggests a G₁/S checkpoint arrest, serving as a protective barrier against proliferation of damaged cells and neoplastic transformation (Bueno-Fortes *et al.*, 2021; Cousin *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2023). This is particularly relevant to rare and neoplastic diseases, where cell-cycle dysregulation is etiologically significant. Modulation of genes such as BRSK2 and NES, implicated in G₂/M transition and mitotic spindle organization, further underscores *P. freudenreichii*'s capacity to induce adaptive responses to metabolic stress (Chen *et al.*, 2025). The induction of BRSK2, an AMPK-related kinase, suggests that bacterial metabolites (e.g., short-chain fatty acids) trigger a controlled stress state, prompting cells

to adjust metabolism via the Akt/mTOR pathway (Saiyin *et al.*, 2017). Such a mechanism may preserve cellular integrity under low-energy conditions and has implications for metabolic disorders and rare syndromes linked to aberrant energy-signaling (Chen *et al.*, 2025; Saiyin *et al.*, 2017). NES overexpression indicates the activation of regenerative mechanisms ensuring accurate cell division, contributing to tissue repair under damage, as seen in degenerative prevention (Dicks, 2022; Wang *et al.*, 2021).

Implications for neurological, rare, and metabolic diseases

Neurological disorders: The modulation of chemokines CCL2, CXCL5, CXCL8, CXCL10, and CXCL11 suggests a potential impact on the gut-brain axis that merits further investigation. While these genes have been previously associated with neurological conditions in curated databases, it is important to note that such associations do not establish causality; they simply indicate documented links that may involve either protective or pathogenic roles depending on the biological context. In Alzheimer's and Parkinson's diseases, immune-signaling dysfunction (e.g., p38 MAPK pathway) and blood-brain barrier compromise drive neuroinflammation and neuronal loss (Karin & Razon, 2018; Yu *et al.*, 2021). The direction of transcriptional change observed in our study, for example, up-regulation of CXCL8 and CXCL10, must be interpreted with caution, as these chemokines are often associated with pro-inflammatory states in the central nervous system, yet their controlled modulation at the intestinal level might exert indirect homeostatic effects. The regulation of RGS2, RCAN1, and BIRC3 (the latter linked to neuroprotection via NPD1) raises the hypothesis of neuroprotective mechanisms that could be exploitable in neurodegenerative therapies, though this remains to be demonstrated (Hu & Shao, 2022). By calibrating intestinal inflammation, which might, in turn, influence microglia and barrier permeability, these probiotics are hypothesized to serve as adjuvant strategies in neurological disorders, warranting validation *in vivo*.

Metabolic diseases: The activation of CYP1B1 and AhR-mediated adaptive responses, combined with the regulation of Akt/mTOR via BRSK2 and TNFSF14 signaling through HVEM (TNFRSF14) and LT β R, suggests a basis for considering these strains as candidates for metabolic intervention in future studies. Dysregulation in diabetes, non-alcoholic fatty liver disease, and metabolic syndrome involves impaired metabolic signaling and oxidative stress. Based on our transcriptomic findings, probiotic-mediated rebalancing could hypothetically improve insulin sensitivity and reduce metabolic stress, pointing to complementary therapeutic avenues that require experimental confirmation (Kou *et al.*, 2019).

Rare diseases and autoimmune disorders: Dysregulated cell-cycle control and immune signaling are hallmarks of certain rare syndromes and autoimmune conditions (e.g., ulcerative colitis, Crohn's disease, rheumatoid arthritis, systemic lupus erythematosus) (Ciccacci *et al.*, 2019). *P. freudenreichii*'s modulation of CDKN1A/B/C raises the possibility of preventing aberrant proliferation and restoring checkpoint mechanisms, although this is speculative at this stage. Concurrent up-regulation of anti-inflammatory mediators such as TNFAIP3 and NFKBIZ suggests its potential in managing chronic inflammatory and autoimmunological pathologies, which should be tested in appropriate models (Ciccacci *et al.*, 2019; Feng *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2019).

Potential therapeutic implications and hypotheses derived from functional enrichment

These findings suggest the possibility of exploring pleiotropic effects of *B. subtilis* CW14 and *P. freudenreichii* ITG P9 in various pathologies, though they do not constitute evidence of therapeutic repositioning as defined in pharmacology. In neurological diseases, their gut-brain-immune modulation via controlled chemokine expression and barrier protection could, in theory, inform adjunctive interventions in Alzheimer's, Parkinson's, and related disorders, pending validation *in vivo*. In metabolic conditions, induction of detoxification pathways and regulation of central metabolic signaling suggest prospects for improving insulin sensitivity and mitigating oxidative stress that require further investigation.

Finally, in rare and autoimmune diseases, targeted cell-cycle arrest and anti-inflammatory signaling point to a potential strategy to stabilize cell proliferation and curb chronic inflammation, which remains to be experimentally tested.

Conclusions

The results obtained using an integrative methodology highlight the transcriptomic effects of the probiotics *P. freudenreichii* SN and *B. subtilis* CW14 on intestinal cells, suggesting that each strain may exert specific actions, particularly in pathways related to immunity and the cell cycle. Furthermore, they suggest a pleiotropic association of these probiotics with genes linked to metabolic, neurological, and autoimmune diseases, modulating genes previously described as having neuroprotective or antitumor functions in other contexts. Key molecular mechanisms of immunomodulation also emerged from the data, such as innate TLR and NOD receptors, and signaling pathways including NF- κ B and MAPK. Finally, our findings provide a basis for further exploration of the concept of the microbiota as a dynamic organ with systemic influence and a crucial role in the gut-brain axis.

Supplementary information

Figure S1: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5339>

Table S1: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5340>

Table S2: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5341>

Table S3: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5342>

Table S4: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5343>

Table S5: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5344>

Table S6: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5345>

Table S7: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4034/5346>

Acknowledgements

We would like to thank EAFIT University and the APOLO Scientific Computing Center at EAFIT for the resources provided.

Author contribution

NBR: Writing of the original draft, visualization, validation, software, methodology, data curation, formal analysis, and investigation; **JAGZ:** Writing, review, and editing, supervision, project administration, methodology, and conceptualization; **LSZ:** Writing, review, editing, supervision, methodology.

Funding

The authors received no financial support for the research and/or publication of this article.

Conflicts of interest

The authors have no conflict of interest to declare.

References

- Anderson, G.** (2023). Gut Microbiome and Circadian Interactions with Platelets Across Human Diseases, including Alzheimer's Disease, Amyotrophic Lateral Sclerosis, and Cancer. *Current Topics in Medicinal Chemistry*, 23(28), 2699-2719. <https://doi.org/10.2174/0115680266253465230920114223>
- Bateman, A., Martin, M.-J., Orchard, S., Magrane, M., Adesina, A., Ahmad, S., Bowler-Barnett, E. H., Bye-A-Jee, H., Carpentier, D., Denny, P., Fan, J., Garmiri, P., Gonzáles, L. J. da C., Hussein, A., Ignatchenko, A., Insana, G., Ishtiaq, R., Joshi, V., Jyothi, D., ... Zhang, J.** (2025). UniProt: the Universal Protein Knowledgebase in 2025. *Nucleic Acids Research*, 53(D1), D609-D617. <https://doi.org/10.1093/nar/gkae1010>

- Bhuvaneshwar, K. & Gusev, Y.** (2024). Translational bioinformatics and data science for biomarker discovery in mental health: an analytical review. *Briefings in Bioinformatics*, 25(2), bbae098. <https://doi.org/10.1093/bib/bbae098>
- Biggs, K. E., Fikse, E. N., Anderson, F. L., Kettenbach, A. N., Havrda, M. C.** (2025). Coronin1A Regulates the Trafficking of Alpha Synuclein in Microglia. *The Journal of Neuroscience*, 45(11), e1337242025. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1337-24.2025>
- Bueno-Fortes, S., Muenzner, J. K., Berral-Gonzalez, A., Hampel, C., Lindner, P., Berninger, A., Huebner, K., Kunze, P., Bäuerle, T., Erlenbach-Wuensch, K., Sánchez-Santos, J. M., Hartmann, A., De Las Rivas, J., Schneider-Stock, R.** (2021). A Gene Signature Derived from the Loss of CDKN1A (p21) Is Associated with CMS4 Colorectal Cancer. *Cancers*, 14(1), 136. <https://doi.org/10.3390/cancers14010136>
- Chandiok, T.** (2024). ERK 1/2 Pathways: Discoveries in Disease Causation and Developments in Their Treatment. *International Journal of Research and Review*, 11(6), 808-817. <https://doi.org/10.52403/ijrr.20240687>
- Chen, E. Y., Tan, C. M., Kou, Y., Duan, Q., Wang, Z., Meirelles, G. V., Clark, N. R., Ma'ayan, A.** (2013). Enrichr: interactive and collaborative HTML5 gene list enrichment analysis tool. *BMC Bioinformatics*, 14(1), 128. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-14-128>
- Chen, R., Ma, L., Jiang, C., Zhang, S.** (2022). Expression and potential role of CCL4 in CD8+T cells in NSCLC. *Clinical and Translational Oncology*, 24(12), 2420-2431. <https://doi.org/10.1007/s12094-022-02913-9>
- Chen, Z., Tang, M., Wang, N., Liu, J., Tan, X., Ma, H., Luo, J., Xie, K.** (2025). Genetic variation reveals the therapeutic potential of BRSK2 in idiopathic pulmonary fibrosis. *BMC Medicine*, 23(1), 22. <https://doi.org/10.1186/s12916-025-03848-y>
- Ciccacci, C., Latini, A., Perricone, C., Conigliaro, P., Colafrancesco, S., Ceccarelli, F., Priori, R., Conti, F., Perricone, R., Novelli, G., Borgiani, P.** (2019). TNFAIP3 Gene Polymorphisms in Three Common Autoimmune Diseases: Systemic Lupus Erythematosus, Rheumatoid Arthritis, and Primary Sjogren Syndrome—Association with Disease Susceptibility and Clinical Phenotypes in Italian Patients. *Journal of Immunology Research*, 2019, 1-6. <https://doi.org/10.1155/2019/6728694>
- Clough, E. & Barrett, T.** (2016). The Gene Expression Omnibus Database. In: Mathé, E., Davis, S. (eds) *Statistical Genomics. Methods in Molecular Biology*, 1418. Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3578-9_5
- Cousin, F. J., Jouan-Lanhout, S., Théret, N., Brenner, C., Jouan, E., Le Moigne-Muller, G., Dimanche-Boitrel, M.-T., Jan, G.** (2016). The probiotic *Propionibacterium freudenreichii* as a new adjuvant for TRAIL-based therapy in colorectal cancer. *Oncotarget*, 7(6), 7161-7178. <https://doi.org/10.18632/oncotarget.6881>
- Cremon, C., Barbaro, M. R., Ventura, M., Barbara, G.** (2018). Pre- and probiotic overview. *Current Opinion in Pharmacology*, 43, 87-92. <https://doi.org/10.1016/j.coph.2018.08.010>
- Cryan, J. F., O'Riordan, K. J., Cowan, C. S. M., Sandhu, K. V., Bastiaansen, T. F. S., Boehme, M., Codagnone, M. G., Cusotto, S., Fulling, C., Golubeva, A. V., Guzzetta, K. E., Jaggar, M., Long-Smith, C. M., Lyte, J. M., Martin, J. A., Molinero-Perez, A., Moloney, G., Morelli, E., Morillas, E., ... Dinan, T. G.** (2019). The Microbiota-Gut-Brain Axis. *Physiological Reviews*, 99(4), 1877-2013. <https://doi.org/10.1152/physrev.00018.2018>
- Dekaboruah, E., Suryavanshi, M. V., Chettri, D., Verma, A. K.** (2020). Human microbiome: an academic update on human body site specific surveillance and its possible role. *Archives of Microbiology*, 202(8), 2147-2167. <https://doi.org/10.1007/s00203-020-01931-x>
- del Toro, N., Shrivastava, A., Ragueneau, E., Meldal, B., Combe, C., Barrera, E., Perfetto, L., How, K., Ratan, P., Shirodkar, G., Lu, O., Mészáros, B., Watkins, X., Pundir, S., Licata, L., Iannuccelli, M., Pellegrini, M., Martin, M. J., Panni, S., ... Hermjakob, H.** (2022). The IntAct database: efficient access to fine-grained molecular interaction data. *Nucleic Acids Research*, 50(D1), D648-D653. <https://doi.org/10.1093/nar/gkab1006>
- Dicks, L. M. T.** (2022). Gut Bacteria and Neurotransmitters. *Microorganisms*, 10(9), 1838. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10091838>
- do Carmo, F. L. R., Rabah, H., Huang, S., Gaucher, F., Deplanche, M., Dutertre, S., Jardin, J., Le Loir, Y., Azevedo, V., Jan, G.** (2017). *Propionibacterium freudenreichii* Surface Protein SlpB Is Involved in Adhesion to Intestinal HT-29 Cells. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1033. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01033>
- Feng, Y., Chen, Z., Xu, Y., Han, Y., Jia, X., Wang, Z., Zhang, N., Lv, W.** (2023). The central inflammatory regulator IκB ζ : induction, regulation and physiological functions. *Frontiers in Immunology*, 14, 1188253. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2023.1188253>

- Hashemi, B., Abdollahi, M., Abbaspour-Aghdam, S., Hazrati, A., Malekpour, K., Meshgi, S., Kafil, H. S., Ghazi, F., Yousefi, M., Roshangar, L., Ahmadi, M. (2023). The effect of probiotics on immune responses and their therapeutic application: A new treatment option for multiple sclerosis. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 159, 114195. <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2022.114195>
- Hou, K., Wu, Z.-X., Chen, X.-Y., Wang, J.-Q., Zhang, D., Xiao, C., Zhu, D., Koya, J. B., Wei, L., Li, J., Chen, Z.-S. (2022). Microbiota in health and diseases. *Signal Transduction and Targeted Therapy*, 7(1), 135. <https://doi.org/10.1038/s41392-022-00974-4>
- Hu, M. & Shao, Z. (2022). *Lactobacillus pentosus* Alleviates Lipopolysaccharide-Induced Neuronal Pyroptosis via Promoting BIRC3-Mediated Inactivation of NLRP4. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2022, 1-9. <https://doi.org/10.1155/2022/2124876>
- Jung-Rodríguez, E., Barbault, F., Bignon, E., Monari, A. (2024). Molecular bases and specificity behind the activation of the immune system OAS/RNase L pathway by viral RNA. *bioRxiv*, 2024.07.08.602453 <https://doi.org/10.1101/2024.07.08.602453>
- Karin, N. & Razon, H. (2018). Chemokines beyond chemo-attraction: CXCL10 and its significant role in cancer and autoimmunity. *Cytokine*, 109, 24-28. <https://doi.org/10.1016/j.cyto.2018.02.012>
- Kim, H., Jo, J.-H., Lee, H.-G., Park, W., Lee, H.-K., Park, J.-E., Shin, D. (2024). Inflammatory response in dairy cows caused by heat stress and biological mechanisms for maintaining homeostasis. *PLOS ONE*, 19(3), e0300719. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0300719>
- Kou, Y., Liu, Q., Liu, W., Sun, H., Liang, M., Kong, F., Zhang, B., Wei, Y., Liu, Z., Wang, Y. (2019). LIGHT/TNFSF14 signaling attenuates beige fat biogenesis. *The FASEB Journal*, 33(2), 1595-1604. <https://doi.org/10.1096/fj.201800792R>
- Krause, P., Zahner, S. P., Kim, G., Shaikh, R. B., Steinberg, M. W., Kronenberg, M. (2014). The Tumor Necrosis Factor Family Member TNFSF14 (LIGHT) Is Required for Resolution of Intestinal Inflammation in Mice. *Gastroenterology*, 146(7), 1752-1762.e4. <https://doi.org/10.1053/j.gastro.2014.02.010>
- Lasso, G., Mayer, S. V., Winkelmann, E. R., Chu, T., Elliot, O., Patino-Galindo, J. A., Park, K., Rabadan, R., Honig, B., Shapira, S. D. (2019). A Structure-Informed Atlas of Human-Virus Interactions. *Cell*, 178(6), 1526-1541.e16. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.08.005>
- Liu, Z., Zhao, J., Sun, R., Wang, M., Wang, K., Li, Y., Shang, H., Hou, J., Jiang, Z. (2022). *Lactobacillus plantarum* 23-1 improves intestinal inflammation and barrier function through the TLR4/NF- κ B signaling pathway in obese mice. *Food & Function*, 13(11), 5971-5986. <https://doi.org/10.1039/D1FO04316A>
- Love, M. I., Huber, W., Anders, S. (2014). Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biology*, 15(12), 550. <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>
- Mayer, E. A., Knight, R., Mazmanian, S. K., Cryan, J. F., Tillisch, K. (2014). Gut Microbes and the Brain: Paradigm Shift in Neuroscience. *The Journal of Neuroscience*, 34(46), 15490-15496. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3299-14.2014>
- McFarland, L. V., Evans, C. T., Goldstein, E. J. C. (2018). Strain-Specificity and Disease-Specificity of Probiotic Efficacy: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Frontiers in Medicine*, 5, 124. <https://doi.org/10.3389/fmed.2018.00124>
- Nesterova, A.P., Klimov, E.A., Zharkova, M., Sozin, S., Sobolev, V. Ivanikova, N.V., Shkrob, M., Yuryev, A. (2020). *Disease Pathways*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/C2018-0-00586-1>
- Neurath, M. F. (2014). Cytokines in inflammatory bowel disease. *Nature Reviews Immunology*, 14(5), 329-342. <https://doi.org/10.1038/nri3661>
- Ogata, H., Goto, S., Sato, K., Fujibuchi, W., Bono, H., Kanehisa, M. (1999). KEGG: Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes. *Nucleic Acids Research*, 27(1), 29-34. <https://doi.org/10.1093/nar/27.1.29>
- Oughtred, R., Rust, J., Chang, C., Breitkreutz, B., Stark, C., Willems, A., Boucher, L., Leung, G., Kolas, N., Zhang, F., Dolma, S., Coulombe-Huntington, J., Chatr-aryamontri, A., Dolinski, K., Tyers, M. (2021). The <sc>BioGRID</sc> database: A comprehensive biomedical resource of curated protein, genetic, and chemical interactions. *Protein Science*, 30(1), 187-200. <https://doi.org/10.1002/pro.3978>
- Pauletto, M., Elgendy, R., Ianni, A., Marone, E., Giantin, M., Grotta, L., Ramazzotti, S., Bennato, F., Dacasto, M., Martino, G. (2020). Nutrigenomic Effects of Long-Term Grape Pomace Supplementation in Dairy Cows. *Animals*, 10(4), 714. <https://doi.org/10.3390/ani10040714>

- Peng, M., Liu, J., Liang, Z.** (2019). Probiotic *Bacillus subtilis* CW14 reduces disruption of the epithelial barrier and toxicity of ochratoxin A to Caco-2 cells. *Food and Chemical Toxicology*, 126, 25-33. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2019.02.009>
- Piñero, J., Ramírez-Anguita, J. M., Saüch-Pitarch, J., Ronzano, F., Centeno, E., Sanz, F., Furlong, L. I.** (2019). The DisGeNET knowledge platform for disease genomics: 2019 update. *Nucleic Acids Research*, 48, D845-D855. <https://doi.org/10.1093/nar/gkz1021>
- Qumsiyeh, E., Showe, L., Yousef, M.** (2022). GediNET for discovering gene associations across diseases using knowledge based machine learning approach. *Scientific Reports*, 12(1), 19955. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-24421-0>
- Rath, A., Olry, A., Dhombres, F., Brandt, M. M., Urbero, B., Ayme, S.** (2012). Representation of rare diseases in health information systems: The orphanet approach to serve a wide range of end users. *Human Mutation*, 33(5), 803-808. <https://doi.org/10.1002/humu.22078>
- Richard, M. L. & Sokol, H.** (2019). The gut mycobiota: insights into analysis, environmental interactions and role in gastrointestinal diseases. *Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology*, 16, 331-345. <https://doi.org/10.1038/s41575-019-0121-2>
- Ritchie, M. E., Phipson, B., Wu, D., Hu, Y., Law, C. W., Shi, W., Smyth, G. K.** (2015). limma powers differential expression analyses for RNA-sequencing and microarray studies. *Nucleic Acids Research*, 43(7), e47-e47. <https://doi.org/10.1093/nar/gkv007>
- Saiyin, H., Na, N., Han, X., Fang, Y., Wu, Y., Lou, W., Yang, X.** (2017). BRSK2 induced by nutrient deprivation promotes Akt activity in pancreatic cancer via downregulation of mTOR activity. *Oncotarget*, 8(27), 44669-44681. <https://doi.org/10.18632/oncotarget.17965>
- Sarkar, A., Lehto, S. M., Hartly, S., Dinan, T. G., Cryan, J. F., Burnet, P. W. J.** (2016). Psychobiotics and the Manipulation of Bacteria–Gut–Brain Signals. *Trends in Neurosciences*, 39(11), 763-781. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2016.09.002>
- Shah, B. R., Xu, W., Mraz, J.** (2019). Cytochrome P450 1B1: role in health and disease and effect of nutrition on its expression. *RSC Advances*, 9(36), 21050-21062. <https://doi.org/10.1039/C9RA03674A>
- Shannon, P., Markiel, A., Ozier, O., Baliga, N. S., Wang, J. T., Ramage, D., Amin, N., Schwikowski, B., Ideker, T.** (2003). Cytoscape: A Software Environment for Integrated Models of Biomolecular Interaction Networks. *Genome Research*, 13(11), 2498-2504. <https://doi.org/10.1101/gr.1239303>
- Szklarczyk, D., Kirsch, R., Koutrouli, M., Nastou, K., Mehryary, F., Hachilif, R., Gable, A. L., Fang, T., Doncheva, N. T., Pyysalo, S., Bork, P., Jensen, L. J., von Mering, C.** (2023). The STRING database in 2023: protein–protein association networks and functional enrichment analyses for any sequenced genome of interest. *Nucleic Acids Research*, 51(D1), D638-D646. <https://doi.org/10.1093/nar/gkac1000>
- Trejo, F. & Sanz, Y.** (2013). Intestinal bacteria and probiotics: effects on the immune system and impacts on human health. In: Philip C. Calder, Parveen Yaqoob (Eds.). *Diet, Immunity and Inflammation* (pp. 267–291). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1533/9780857095749.3.267>
- Vida, H., Sahar, M., Nikdouz, A., Arezoo, H.** (2025). Chemokines in neurodegenerative diseases. *Immunology & Cell Biology*, 103(3), 275-292. <https://doi.org/10.1111/imcb.12843>
- Wang, C., Wang, J., Zhu, Z., Hu, J., Lin, Y.** (2024). Spotlight on pro-inflammatory chemokines: regulators of cellular communication in cognitive impairment. *Frontiers in Immunology*, 15, 1421076. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2024.1421076>
- Wang, Q., Wu, H., Hu, J., Fu, H., Qu, Y., Yang, Y., Cai, K. Q., Efimov, A., Wu, M., Yen, T., Wang, Y., Yang, Z.-J.** (2021). Nestin Is Required for Spindle Assembly and Cell-Cycle Progression in Glioblastoma Cells. *Molecular Cancer Research*, 19(10), 1651-1665. <https://doi.org/10.1158/1541-7786.MCR-20-0994>
- Weiss, S. R.** (2020). Activation and Antagonism of the OAS–RNase L Pathway. *Proceedings*, 50(1), 14. <https://doi.org/10.3390/proceedings2020050014>
- Yamazaki, S., Inohara, N., Ohmuraya, M., Tsuneoka, Y., Yagita, H., Katagiri, T., Nishina, T., Mikami, T., Funato, H., Araki, K., Nakano, H.** (2022). IκBζ controls IL-17-triggered gene expression program in intestinal epithelial cells that restricts colonization of SFB and prevents Th17-associated pathologies. *Mucosal Immunology*, 15(6), 1321-1337. <https://doi.org/10.1038/s41385-022-00554-3>
- Yang, R.-Y., Tan, J.-Y., Liu, Z., Shen, X.-L., Hu, Y.-J.** (2023). Lappaol F regulates the cell cycle by activating CDKN1C/p57 in human colorectal cancer cells. *Pharmaceutical Biology*, 61(1), 337-344. <https://doi.org/10.1080/13880209.2023.2172048>

- Yates, A., Akanni, W., Amode, M. R., Barrell, D., Billis, K., Carvalho-Silva, D., Cummins, C., Clapham, P., Fitzgerald, S., Gil, L., Girón, C. G., Gordon, L., Hourlier, T., Hunt, S. E., Janacek, S. H., Johnson, N., Juettemann, T., Keenan, S., Lavidas, I., ... Flicek, P.** (2016). Ensembl 2016. *Nucleic Acids Research*, *44*(D1), D710-D716. <https://doi.org/10.1093/nar/gkv1157>
- Ygberg, S. & Nilsson, A.** (2012). The developing immune system – from foetus to toddler. *Acta Paediatrica*, *101*(2), 120-127. <https://doi.org/10.1111/j.1651-2227.2011.02494.x>
- Yu, M., Ma, X., Jiang, D., Wang, L., Zhan, Q., Zhao, J.** (2021). CXC chemokine ligand 5 (CXCL5) disrupted the permeability of human brain microvascular endothelial cells via regulating p38 signal. *Microbiology and Immunology*, *65*(1), 40-47. <https://doi.org/10.1111/1348-0421.12854>
- Zhang, W., Yi, Z., Wei, C., Keung, K. L., Sun, Z., Xi, C., Woytovich, C., Farouk, S., Gallon, L., Menon, M. C., Magee, C., Najafian, N., Samaniego, M. D., Djamali, A., Alexander, S. I., Rosales, I. A., Smith, R. N., O'Connell, P. J., Colvin, R., ... Murphy, B.** (2019). Pretransplant transcriptomic signature in peripheral blood predicts early acute rejection. *JCI Insight*, *4*(11): e127543. <https://doi.org/10.1172/jci.insight.127543>
- Zhu, Y., Yang, S., Zhao, N., Liu, C., Zhang, F., Guo, Y., Liu, H.** (2021). CXCL8 chemokine in ulcerative colitis. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, *138*, 111427. <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2021.111427>
- Zmora, N., Suez, J., Elinav, E.** (2019). You are what you eat: diet, health and the gut microbiota. *Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology*, *16*(1), 35-56. <https://doi.org/10.1038/s41575-018-0061-2>

Original article

Effect of high-energy ball milling on the structural, morphological, and magnetic properties of FeSiBPCu nanocrystalline soft magnetic alloy

Efecto de la molienda mecánica de alta energía sobre las propiedades estructurales, morfológicas y magnéticas de la aleación magnética blanda nanocrystalina FeSiBPCu

Darling Perea-Cabarcas^{1,2}, Indry Milena Saavedra-Gaona², Andrés Rosales-Rivera³, Carlos Arturo Parra-Vargas^{2,*}, Felix Echeverría¹, Francisco Bolívar¹

¹ Centro de Investigación, Innovación de Desarrollo de Materiales – CIDEMAT, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

² Grupo de Física de Materiales (GFM), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Colombia

³ Laboratorio de Magnetismo y Materiales Avanzados, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Manizales, Manizales, Colombia

Abstract

We used high-energy ball milling (HEBM) to produce nanocrystalline powders from a FeSiBPCu soft magnetic alloy. We examined the influence of milling time on the structural evolution, particle morphology, and magnetic properties. Our results show that, under the applied milling conditions, the powders reached a steady state characterized by a narrow particle size distribution. The quantitative X-ray diffraction analysis using the Rietveld method revealed a progressive refinement of the α -Fe(Si) crystallite size from 27.6 to 12.8 nm with increasing milling time. Simultaneously, the high mechanical energy input promoted partial crystallization of the residual amorphous phase, leading to the formation of Fe₃B₂P and Fe₃(B,P) secondary phases. The magnetic measurements performed by vibrating sample magnetometry indicated that these microstructural changes significantly affected the magnetic response, resulting in a reduction of saturation magnetization and an increase in coercivity due to milling-induced defects and severe plastic deformation. Despite the degradation of magnetic softness compared to annealed ribbons, the powders obtained retained a typical soft magnetic behavior and properties comparable to Fe-based nanocrystalline powders used in soft magnetic composite cores. These results demonstrate the potential of mechanically processed FeSiBPCu powders for the fabrication of soft magnetic components with complex geometries.

Keywords: High energy ball milling; Nanocrystalline alloy; Soft magnetic powders; Structural analysis.

Resumen

Se empleó molienda mecánica de alta energía (HEBM) para producir polvos nanocrystalinos a partir de la aleación magnética blanda FeSiBPCu. La influencia del tiempo de molienda sobre la evolución estructural, la morfología de las partículas y las propiedades magnéticas se investigó de manera sistemática. Los resultados muestran que, bajo las condiciones de molienda aplicadas, los polvos alcanzaron un estado estacionario caracterizado por una distribución estrecha del tamaño de la partícula. El análisis cuantitativo de difracción de rayos X mediante el método de Rietveld reveló un refinamiento progresivo del tamaño del cristalito de la fase α -Fe(Si) de 27,6 a 12,8 nm a medida que aumentó el tiempo de molienda. Simultáneamente, la elevada energía mecánica introducida promovió la cristalización parcial de la fase amorfa residual, dando lugar a la formación de las fases secundarias Fe₃B₂P y Fe₃(B,P). Las mediciones magnéticas mediante magnetometría de muestra vibrante indicaron que estos cambios microestructurales afectaron significativamente la respuesta magnética, resultando en una disminución de la magnetización de saturación y un aumento de la coercitividad debido a los defectos inducidos por la molienda y a una acusada deformación plástica.

Citation: Perea-Cabarcas D, *et al.* Effect of high-energy ball milling on the structural, morphological, and magnetic properties of FeSiBPCu nanocrystalline soft magnetic alloy. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):303-315, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3599>

Editor: Rafael González Hernández

***Corresponding autor:**
Carlos Arturo Parra-Vargas;
carlos.parra@upte.edu.co

Received: November 25, 2025

Accepted: January 14, 2026

Published on line: May 6, 2026



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

A pesar del deterioro de la suavidad magnética en comparación con las cintas recocidas, los polvos obtenidos conservaron el comportamiento magnético blando típico y presentaron propiedades comparables a las de polvos nanocristalinos a base de Fe utilizados en núcleos compuestos magnéticos blandos. Estos resultados demuestran el potencial de los polvos FeSiBPCu procesados mecánicamente para la fabricación de componentes magnéticos blandos con geometrías complejas.

Palabras clave: Molienda de alta energía; Aleación nanocristalina; Polvos magnéticos blandos; Análisis estructural.

Introduction

Iron-based nanocrystalline soft magnetic alloys have attracted sustained scientific and technological interest due to their favorable combination of high permeability, low coercivity, and reduced core losses. Commercial materials such as Finemet, Vitroperm, and Nanoperm, which belong to the Fe–Si–B–Nb–Cu family, are widely used in electromagnetic devices and power electronics applications (Herzer, 1996; Yoshihito Yoshizawa *et al.*, 1994). However, the presence of Nb significantly increases the material cost, limiting the economic competitiveness of these alloys for large-scale applications. In response to this limitation, FeSiBPCu alloys have emerged as a promising alternative, offering good glass-forming ability and the potential to develop nanocrystalline structures with suitable soft magnetic properties after thermal treatment (Li *et al.*, 2010; Makino *et al.*, 2009a; Makino *et al.*, 2009b). Additionally, the use of alloying elements common in the steel industry substantially reduces raw material costs compared to Nb-containing systems. Consequently, FeSiBPCu alloys have been increasingly studied as cost-effective nanocrystalline soft magnetic materials.

Among these, FeSiBPCu nanocrystalline alloys have attracted significant attention due to their relatively high ability to form glass and develop nanocrystalline structures with desirable soft magnetic properties after appropriate thermal processing. The pioneering work by Makino *et al.* (2009a) demonstrated that melt-spun FeSiBPCu alloys with heterogeneous amorphous structures containing a high density of α -Fe clusters exhibit high saturation magnetic flux densities ($B_s \sim 1.88$ – 1.94 T) and low coercivity, rivaling commercial crystalline soft magnetic alloys while reducing reliance on expensive alloying elements. More recent studies have further explored compositional optimization within this family, for example, through carbon co-alloying and segmented annealing, which can enhance the amorphous forming ability (AFA), broaden the crystallization window, and improve magnetic performance, achieving B_s values up to ~ 1.85 T, and significantly improved permeability and reduced core losses (Chen *et al.*, 2025). Other studies have examined the effects of P and C co-alloying on the glass-forming ability, nanocrystal density, and thermal stability of Fe-based nanocrystalline alloys, highlighting the synergistic role of metalloid additions in refining microstructure and enhancing soft magnetic properties (Xie *et al.*, 2024).

Despite these advances in ribbon-based nanocrystalline alloys, components produced by melt spinning are inherently limited to thin ribbons (typically 20–30 μm thick) and simple geometries, which restrict their utility in applications requiring complex shapes or larger material volumes. Powder-based processing offers a promising alternative by enabling the fabrication of soft magnetic components with complex geometries and tailored properties through powder metallurgy techniques. Such powder-derived soft magnetic composite cores exhibit improved high-frequency performance and flexible design capabilities, as shown in recent studies on nanocrystalline powder cores and soft magnetic composites prepared from mechanically milled powders (Wang *et al.*, 2024).

Here, we focused on the mechanical production of nanocrystalline Fe–Si–B–P–Cu powders via high-energy ball milling, starting from a $\text{Fe}_{77}\text{Si}_8\text{B}_{10}\text{P}_5$ master alloy with a controlled Cu addition following the $(\text{FeSiBPCu})_{100-x}\text{Cu}_x$ formulation ($x = 0.75$ at.%), which preserves the ratio of glass-forming elements and enables the development of a favorable nanocrystalline structure. The evolution of the structural and magnetic properties

induced by ball milling was systematically examined, as it represents an important advance toward the development of Fe-based powder soft magnetic cores with enhanced design flexibility and magnetic performance.

Materials and methods

The amorphous alloy ($\text{Fe}_{77}\text{Si}_{8}\text{B}_{10}\text{P}_5$)_{99,25} $\text{Cu}_{0,75}$ (at. %) was obtained by melt spinning and heat-treated using isothermal annealing at 798K to develop a structure consisting of nanocrystals of α -Fe(Si) embedded in an amorphous matrix. The annealed sample was ground in a Retsch Emax high-energy ball mill using zirconia balls in zirconia-coated stainless-steel containers, maintaining a 5:1 ball/powder weight ratio. The grinding was done in two stages: first, we ground at 1000 r.p.m. for 5 hours using 10 mm balls, and then at 1000 r.p.m. using 3 mm balls for 3 hours. The Emax mill has a cooling system for the grinding vessels and a temperature sensor that warns about overheating during the process, which we set at a limit of 323 K to regulate the temperature of the containers. The grinding was conducted in 15-minute cycles with 5-minute breaks between them to facilitate heat extraction, reversing the direction of rotation in each cycle to avoid agglomeration. Within these operating parameters, the highest temperature recorded was 311.15 K.

To avoid the material from reacting with oxygen, which would cause its oxidation, and to prevent a pyrophoric behavior due to its high phosphorus content, both grinding processes were conducted in a high-purity argon atmosphere by handling the grinding jars and powders in a glove box. To prevent contamination of the material and, thus, introduce defects that could alter its properties, no process-control agent was used.

The annealing temperature was determined from a thermal analysis that identified the characteristic temperatures of the amorphous alloy in a TA Instruments SDT Q600 differential scanning calorimeter (DSC) equipped with a DSC-TGA module. The analysis was performed in the presence of a continuous argon flow of 100 ml/min through the heating chamber at a rate of 20 K/min.

The formation of the amorphous phase, the structural evolution, and the development of the crystalline phases during the heat treatment and subsequent grinding of the ribbons were evaluated by transmission electron microscopy (TEM) and X-ray diffraction (XRD). Here, we used the standard reflection mode in a PANalytical Empyrean diffractometer configured with Bragg-Brentano geometry and equipped with a $\text{Co-K}\alpha$ source ($\lambda = 0.178897 \text{ \AA}$). The same conditions were applied for all samples: voltage: 40kV, current: 40mA, and interval to record the diffraction intensities (2θ) between 30 and 110 degrees, with a 0.02° step. XRD patterns were analyzed using the General Structure Analysis System (GSAS) software.

The morphology and size distribution estimation of the milled nanocrystalline alloy was studied using a JEOL JSM-6490LV scanning electron microscope (SEM). The particle size distribution was measured from SEM analysis using the ImageJ software. The hysteresis loops were recorded at 300 K between -20 kOe and 20 kOe in a Quantum Design vibrating sample magnetometer (VSM).

Results and discussion

The DSC analysis curve of the amorphous alloy obtained by melt spinning (**Figure 1a**) shows the two crystallization peaks characteristic of amorphous Fe-based alloys, which have the ability to develop nanocrystalline structures (**Willard & Daniil, 2013**). The annealing process was conducted at 798 K as indicated by the dotted line between the two crystallization peaks; at this temperature, only the precipitation of the phase that crystallizes in the first thermal event is expected to occur, in this case, the α -Fe (Si) phase.

Figure 1b shows the XRD patterns of the as-cast and annealed samples. The as-cast sample shows no characteristic diffraction peaks; instead, it exhibits a broad halo, indicating an amorphous structure. The successful formation of the amorphous state by rapid cooling can be attributed to the alloy design, which satisfied the three empirical

rules proposed by **Inoue** (2000). In contrast, the heat-treated sample exhibited diffraction peaks corresponding to the α -Fe(Si) phase (ICSD 98-063-3555), with a lattice parameter of 2.8560 Å, slightly lower than that of pure Fe (2.8660 Å). This reduction reflected the diffusion of smaller Si atoms into the α -Fe(Si) lattice, leading to a decrease in the lattice parameter *a*. Furthermore, the addition of Cu to the base FeSiBP alloy promoted the nucleation and growth of the α -Fe(Si) solid solution during the first crystallization stage, while suppressing the formation of intermetallic compounds such as Fe₂B and Fe₃(B,P) (**Herzer**, 1997; **Li et al.**, 2010; **Yoshizawa & Yamauchi**, 1990).

Figure 2a displays the XRD patterns of the (Fe₇₇Si₈B₁₀P₅)_{99.25}Cu_{0.75} (at. %) powders at different grinding times and ball diameters, showing the occurrence of two simultaneous phenomena, one of which includes the appearance of two crystalline phases different from the α -Fe(Si) obtained by heat treatment, identified as Fe₃(B,P) (ICSD 98-061-4141) and

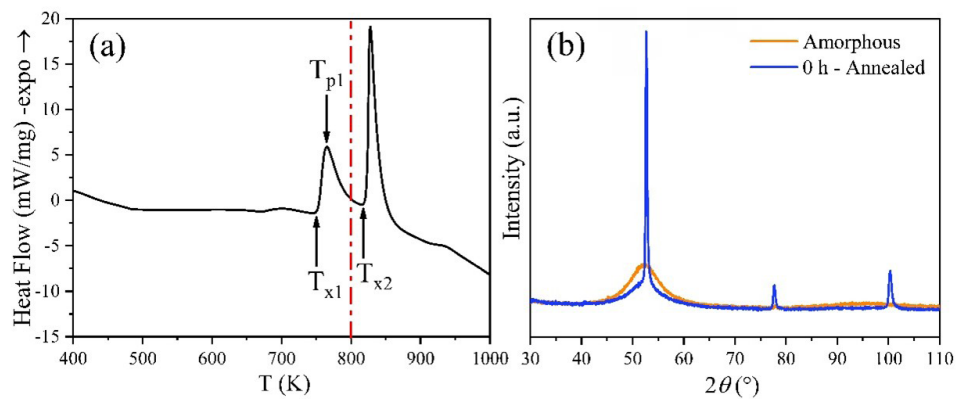


Figure 1. (a) DSC analysis of ribbons. (b) XRD patterns of amorphous (as-cast) and annealed sample at 798K

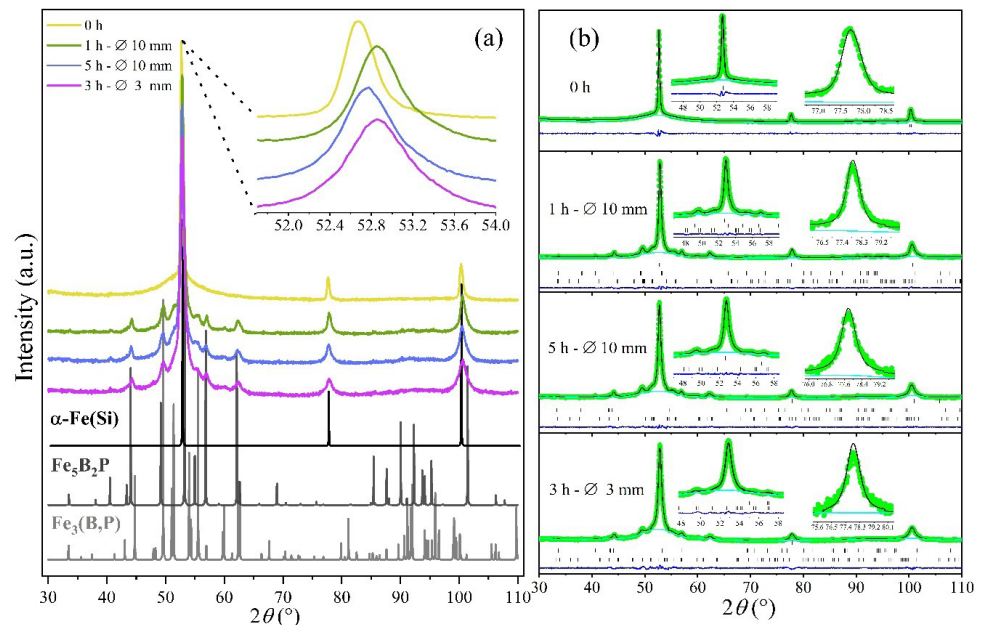


Figure 2. (a) XRD patterns of (Fe₇₇Si₈B₁₀P₅)_{99.25}Cu_{0.75} compound. Inset: Enlarged region of the main signal in the 2θ 51.7 – 54.0° range. (b) Refinement Rietveld for all powders; experimental pattern (• green), calculated pattern (black line), background (cyan line), difference (blue line) and Bragg position (|)

$\text{Fe}_5\text{B}_2\text{P}_1$ (ICSD 98-060-1531). These two phases are formed from the remaining amorphous phase as a consequence of the energy transmitted to the material by the impact of the balls (Koch, 1997). The energy transmitted to the material can produce local temperature increases associated with shear bands due to the effect of the plastic deformation process (Huang *et al.*, 1995), or to an improvement in diffusion due to the deformation induced in the material that produces the decomposition of the metastable phase, the latter being considered the most feasible method (Kwon *et al.*, 2010; Ramasamy *et al.*, 2017; Trudeau, 1994; Zhang *et al.*, 2008). The other phenomenon observed was the deformation of the crystalline phase present in the material, i.e., the widening and intensity reduction of the α -Fe (Si) phase peaks. This behavior is also observed in amorphization processes and mechanical alloying by milling, where the widening and intensity reduction of the peaks arise as an effect of the decrease in crystallite size and the accumulation of microstrains due to the continuous deformation to which the material is subjected (Bahrami *et al.*, 2006; Eckert *et al.*, 1993; Nowroozi & Shokrollahi, 2013; Surinach *et al.*, 1991; Suryanarayana, 2001). To avoid the crystallization of unwanted phases, an option would be the use of powders obtained from the grinding of amorphous ribbons. However, authors such as Zhang *et al.* (2013) have shown that the use of powders obtained from as-cast ribbons is not recommended because it requires a high-energy milling process that considerably deteriorates the magnetic properties of the material compared to the powders obtained from annealed ribbons.

The inset in Figure 2a shows the magnified region of the main signal corresponding to the (110) plane of the α -Fe (Si) phase in the 52° to 54° 2θ range. The intensity reduction of the signals obtained, the observed shift toward higher 2θ values, and the broadening of the peaks (increase in FWHM) at longer milling times demonstrate the unit cell size reduction of the α -Fe (Si) phase. Here, we employed the Rietveld refinement method using the GSAS software to confirm and quantify the identified phases; we also evaluated the various structural parameters. The refined patterns in Figure 2b show that the fit parameters (χ^2 and $R(F^2)$) confirmed the stability of the phases, which was evident given that the best fit to the experimental data is confirmed by a Chi-square factor (χ^2) value close to 1.4 and an unweighted structure factor ($R(F^2)$) of around 10%. Our results evidenced, therefore, an excellent agreement between calculation and observation, indicating a good refinement of the identified structures.

Table 1 summarizes the structural parameters obtained from Rietveld refinement and complementary estimation methods. The lattice parameters (a , b , and c), phase fractions, and unit cell volume were determined by this refinement, while the degree of crystallinity was calculated from the ratio between the integrated area of crystalline peaks and the total area of both the crystalline and amorphous contributions, as defined in equation 1.

$$\text{Degree of Crystallinity (\%)} = \frac{\text{Area of crystalline region}}{\text{Total area (crystalline + amorphous)}} \times 100 \quad (1)$$

The average crystallite size, L , was calculated using the Scherrer estimation method:

$$L = \frac{K\lambda}{\beta \cos\theta}, \quad (2)$$

where λ is the wavelength of the incident beam, β is the full width at half maximum (FWHM), θ is the reflection angle of the most intense signal, and K depends on the shape of the crystallite size, which is equivalent to 0.89 assuming a circular grain. The crystallite size was estimated from the measured FWHM values using the Scherrer equation without explicit correction for instrumental broadening; therefore, these values should be considered as approximate and are used mainly for comparative purposes. Using the integral peak breath (average volume) in the Williamson-Hall method, the deformation induced in the powders due to crystal imperfection and distortion was calculated with:

$$\varepsilon = \frac{\beta}{4 \tan(\theta)} \quad (3).$$

Table 1. Structural parameters of the $(\text{Fe}_{77}\text{Si}_8\text{B}_{10}\text{P}_5)_{99.25}\text{Cu}_{0.75}$ nanocrystalline powders

Samples	Phases	% Phase	Lattice parameters (Å)			Cell volume (Å ³)	α -Fe(Si) crystallite size (nm)	Refinement parameters		Degree of crystallinity (%)	ϵ (%)
			<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>			χ^2	R(F ²)		
0h	α -Fe(Si)	100	2.860 (8)			23.386 (2)	27.6	1.563	0.0350	73.70	0.33
1h - Ø10 mm	α -Fe(Si)	69	2.856 (1)			23.259 (3)	18.2	1.035	0.0802	89.99	0.49
	$\text{Fe}_5\text{B}_2\text{P}$	17	5.557 (7)	10.467 (1)		323.212 (1)					
	$\text{Fe}_3(\text{B},\text{P})$	14	8.727 (4)	4.295 (2)		327.143 (4)					
5h - Ø 10 mm	α -Fe(Si)	69	2.852 (7)			23.206 (2)	15.6	1.094	0.1097	93.22	0.57
	$\text{Fe}_5\text{B}_2\text{P}$	12	5.514 (6)	10.375 (1)		315.438 (1)					
	$\text{Fe}_3(\text{B},\text{P})$	19	8.777 (2)	4.352 (1)		335.220 (3)					
3h - Ø 3 mm	α -Fe(Si)	76	2.852 (4)			23.207 (1)	12.8	1.258	0.1391	94.56	0.69
	$\text{Fe}_5\text{B}_2\text{P}$	15	5.478 (7)	10.320 (2)		309.687 (0)					
	$\text{Fe}_3(\text{B},\text{P})$	9	8.859 (1)	4.269 (9)		335.039 (1)					

According to the structural parameters obtained by the refinement shown in **Table 1**, a decrease in lattice parameters *a*, *b*, and *c* was observed in all phases, which is consistent with the displacement at higher angles, resulting in a decrease in cell volume. The reduction in the unit cell volume can be attributed to the severe plastic deformation experienced by the powders, which is characterized by the accumulation of defects and work hardening of the particles as the milling process progresses, embrittling the material and favoring particle fracture. For this reason, a structural analysis would reflect this phenomenon by a reduction in peak intensities corresponding to the crystalline phases and a broadening of the peaks. By increasing the milling time, a structure composed of nanometric grains immersed in an amorphous matrix could be achieved, or the material could even be completely amorphized (Neamțu *et al.*, 2016).

Table 1 also shows an increase in the overall percentage of the α -Fe(Si) phase and a decrease in the percentage of the $\text{Fe}_3(\text{B},\text{P})$ and $\text{Fe}_5\text{B}_2\text{P}_1$ phases in the second stage of the milling process. The broadening of the peaks and the reduction in their intensity suggest a severe plastic deformation in all phases, causing, again, the amorphization of the small grains of the secondary phases. On the other hand, both Scherrer and Rietveld methods revealed the effect of plastic deformation with a reduction in crystallite size of the α -Fe(Si) phase from 27.6 to 12.8 nm in the annealed sample and the second milling stage, respectively.

It is worth noting that during the final milling stage (3 h with 3 mm balls), the continuous shift of the α -Fe(Si) diffraction peaks toward higher 2θ values tended to stabilize, as reflected by the nearly constant lattice parameter observed between the 5 h and 3 h milling conditions. This behavior suggests a competition between two concurrent mechanisms: On the one hand, severe plastic deformation promotes lattice compression through the accumulation of defects and microstrains. On the other hand, the mechanically induced crystallization of the residual amorphous matrix contributes to the formation of new α -Fe(Si) nanocrystals with a less distorted lattice. As a result, the effective lattice parameter reaches a quasi-stationary state, accompanied by an increase of approximately 7% in the volume fraction of the α -Fe(Si) phase, as evidenced by the Rietveld refinement results.

The transmission electron microscopy (TEM) analysis of the annealed alloy showed uniform crystallization. **Figure 3a** shows a high-resolution electron microscopy (HREM) image of one edge of the sample, where a large number of grains ranging from 12 to 40 nm embedded in an amorphous matrix can be observed. This structure formed due to the presence of Cu and P, which determined the crystallization behavior of the alloy during

the decomposition of the amorphous phase, as Cu atoms act as a heterogeneous nucleation site for the α -Fe(Si) phase grains and P stabilizes the amorphous phase by restricting the formation of Fe, B, and P crystalline phases, while limiting the growth of α -Fe(Si) grains (Cui *et al.*, 2009; Makino *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2011). **Figure 3b** shows the selected area electron diffraction (SAED) pattern, where two slightly diffuse continuous rings can be seen with multiple spots indicating the presence of nanometer crystalline phases. We calculated interplanar distances of 2.008Å and 1.4048Å, corresponding to the (110) and (200) planes of the α -Fe(Si) phase, respectively, by measuring the diameter of the rings and using the equation of the camera constant: $\lambda L = d_{hkl} R$.

Next to the electron microscope beam stopper, a small dot can be observed (indicated with a red arrow), which corresponds to a crystalline plane with an interplanar distance of 2.98 Å, very close to that of plane (112) of the $\text{Fe}_3(\text{B,P})$ compound, this being one of the equilibrium phases. We found no other evidence to confirm the presence of this phase, which was neither confirmed by XRD. Its detection was possible because TEM is quite punctual and allows finding detailed phases or compound particles that, due to their size or concentration, cannot be detected by X-ray diffraction. No major evidence of the $\text{Fe}_3(\text{B,P})$ compound was found; however, this small plane may mean that during the time the sample was subjected to the thermal treatment, a small amount of this equilibrium phase precipitated from the remaining amorphous phase. In fact, this alloy has a uniform, nanometer-sized grain, but not as small as the grains between 10 and 20 nm reported for Finemet alloys (Kulik *et al.*, 2005; Yoshizawa *et al.*, 1988).

The grinding process was followed by SEM analysis. The heat treatment of the amorphous ribbons significantly reduced the mechanical properties of the material, which became brittle, so we were able to crush them manually and introduce them into the grinding jars. The debris obtained had straight edges, revealing a brittle fracture with no plastic deformation, as shown in the SEM image in **Figure 3c**. The first grinding stage

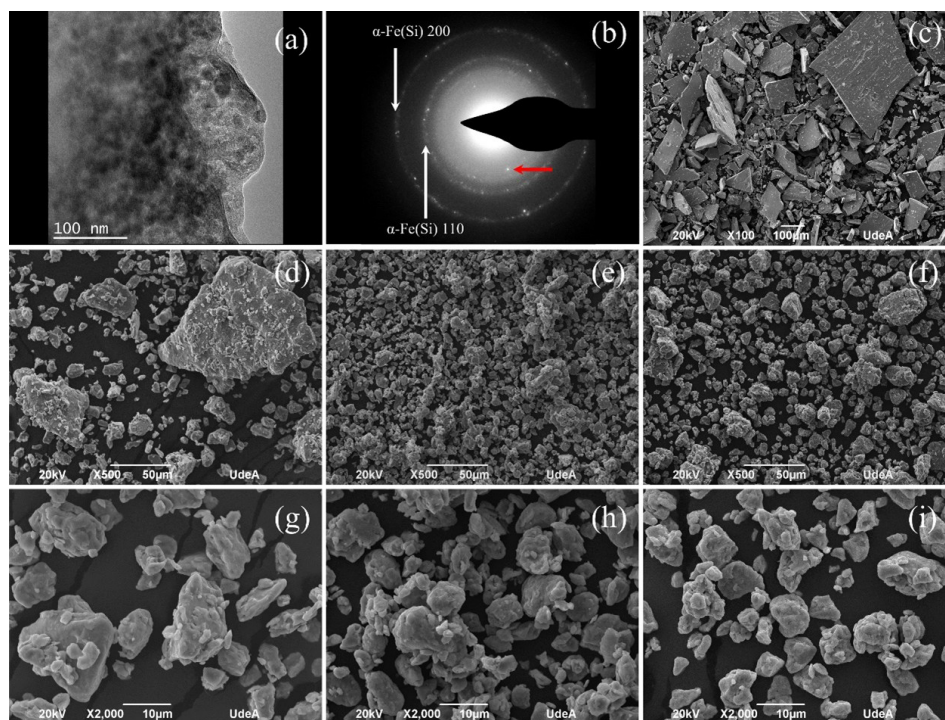


Figure 3. (a) TEM image of nanocrystalline alloy after annealing at 798K. (b) SAED pattern of annealed sample. (c-i) SEM images of powders: (c) crushed ribbons, 0h milling; (d and g) milled for 1h, 10mm balls; (e and h) 5h of milling, 10mm balls; (f and i) 3h of milling with 3mm balls

consisted of 5 hours using 10 mm diameter balls. After the first hour, the ribbons were destroyed, and 3 to 125 μm -wide particles were obtained, as can be observed in **Figure 3d, g**. After 5 hours of grinding, the particle size was reduced to a narrower range of 1 to 20 μm with a mean value of 6 μm (**Figure 3e, h**). As a result of the plastic deformation to which the material was subjected, the particles obtained had a ductile appearance with rounded edges, and the particle agglomerates began to form. In the second stage of the milling process, we used 3-mm grinding bodies to disaggregate the agglomerates formed and continued the size reduction. The results after 3 hours of grinding with 3 mm balls are shown in **Figure 3f, i**, where the predominant mechanism is the size reduction, reaching a range of 0.9 to 24 μm . However, longer times resulted in particle agglomeration, leading to a variation in the size distribution towards values greater than those observed at the end of the first stage. At this point, the predominant phenomenon was the growth of particle size from the cold welding of the smallest particles. Such growth occurred because, during the fracture of the fragilized particles due to the high degree of plastic deformation, fracture surfaces were created that favor cold welding with other newly created surfaces. After, the steady state was reached and the rate at which the particles were welded together equaled the rate at which they were fractured, narrowing the size distribution range (**Benjamin, 1976; Benjamin & Volin, 1974; Suryanarayana *et al.*, 2001**).

Figure 4 shows the isotherms of the $(\text{Fe}_{77}\text{Si}_8\text{B}_{10}\text{P}_5)_{99.25}\text{Cu}_{0.75}$ (at.%) powders at room temperature and different milling times. The powders exhibited typical soft magnetic properties, high saturation magnetization (M_s), and low coercivity (H_c). The insets show the variation of M_s , H_c , and a magnification of the hysteresis loops. The coercivity of the samples underwent a sharp increase at the beginning of the process and maintained an almost constant value until the end, while M_s decreased as the milling time increased. On the other hand, magnetization increased sharply with the applied magnetic field (H) for $H < 5.0$ kOe and then gradually reached saturation, indicating ferromagnetic behavior. As shown in the figure, the sample with 0 h (annealed, no grinding) had the highest flux density at the same applied magnetic field strength (H). The saturation magnetization for the samples with 1 and 5 h of grinding with 10 mm balls was similar, M_s being slightly higher with 5-hour grinding than with 1 h. On the other hand, M_s for the sample with 3 h-grinding and 3 mm balls was lower compared to the other samples' M_s .

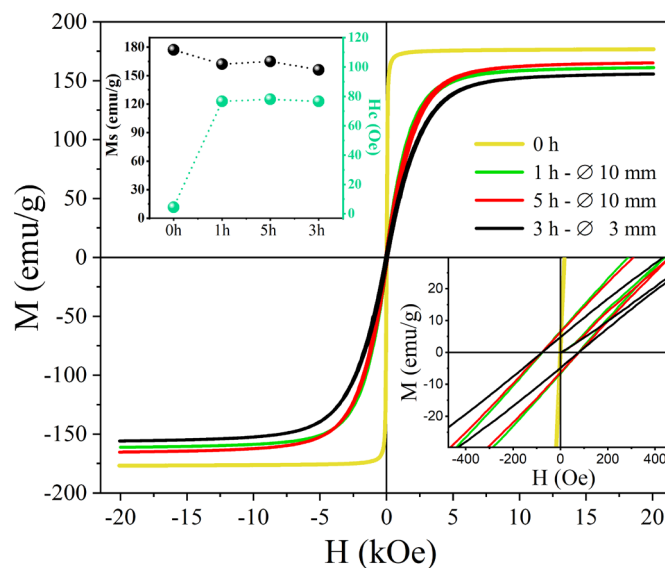


Figure 4. Hysteresis loops of $(\text{Fe}_{77}\text{Si}_8\text{B}_{10}\text{P}_5)_{99.25}\text{Cu}_{0.75}$ nanocrystalline powders at 300 K. Magnetic parameters M_s and H_c as a function of milling time (upper left inset) and extended hysteresis loops (lower right inset)

The coercive field of powders is mainly influenced by the plastic deformations they undergo during milling. The smaller particles have a higher content of structural defects related to their size than larger ones, which leads to an improvement in domain-wall attachment and is the main reason for the increase in coercive field (**Huang et al.**, 2015; **Nowosielski et al.**, 2005; **Nuetzel et al.**, 1999). Another effect of milling on the magnetic properties is the reduction in permeability with particle size; however, in the fabrication of devices from powders, a small particle size with an adequate amount of binder can improve core performance at high frequency (**Nuetzel et al.**, 1999).

The hysteresis loop onset slope for 1 h and 5 h was relatively the same, and was less than that of the annealed sample (with 0 h) but greater than that for 3 h of grinding with 3 mm balls. This indicates that the annealed sample was softer than the others, whose domains are more easily oriented with the applied magnetic field, i.e., the domain walls move more easily with the field. Phase formation with boron and phosphorus, Fe₃(B, P) and Fe₅B₂P, reduced the soft magnetic properties, maybe associated with an increase in the magneto-elastic anisotropy in the powders obtained, which was more significant in the 3h-milling sample with 3mm balls. In other words, in the annealed sample, with no phase formation with B and P, the α -Fe(Si) phase was predominant at the nanoscale level, favoring the good soft magnetic behavior, i.e., the formation of these secondary phases degraded the good soft magnetic behavior (**Le et al.**, 2006).

We must emphasize that the degradation observed in the DC magnetic properties, namely the increase in coercivity and the reduction in saturation magnetization, represents an intrinsic physical trade-off associated with the powder processing route. The severe plastic deformation and particle isolation required to obtain free-flowing powders inevitably introduce defects and interparticle boundaries that affect magnetic softness. However, this powder morphology enables the consolidation of the material into soft magnetic cores with complex geometries and electrically insulated particles. Such characteristics are crucial for high-frequency (AC) applications, as they significantly reduce eddy current losses, which are the dominant loss mechanism in bulk or ribbon-based materials. Therefore, the mechanically processed FeSiBPCu powders are better suited for high-frequency applications, primary industrial use of soft magnetic powder cores, despite the deterioration in DC magnetic properties.

The magnetic behavior of the (Fe₇₇Si₈B₁₀P₅)_{99.25}Cu_{0.75} (at.%) powders processed by high-energy ball milling showed both similarities and clear differences compared with FeSiBPCu nanocrystalline alloys reported in recent literature. For melt-spun FeSiBPCu ribbons subjected to optimized heat treatments, saturation magnetization values in the range of 1.85-1.94 T and coercivities below 10 A/m have been reported, which are attributed to the formation of a homogeneous nanocrystalline α -Fe(Si) structure with low defect density and minimal magnetoelastic anisotropy (**Makino et al.**, 2009). In contrast, the powders we obtained exhibited lower M_s and higher H_c , which is consistent with the fundamentally different processing route based on mechanical milling.

Recent studies on FeSiBPCu alloys modified by carbon addition or segmented annealing have shown that careful control of crystallization kinetics can preserve high B_s while maintaining low coercivity by suppressing secondary phase formation (**Chen et al.**, 2025). Unlike these thermally optimized ribbon-based systems, the mechanical energy introduced during ball milling in the present study promoted partial crystallization of the residual amorphous phase into Fe₃(B,P) and Fe₅B₂P phases. Similar phase transformations induced by high-energy milling have been reported in FeBP-based nanocrystalline powders, where the appearance of boron- and phosphorus-rich phases has led to a reduction in saturation magnetization and an increase in coercivity due to enhanced magnetoelastic anisotropy and domain wall pinning.

Although the magnetic performance of the powders we obtained was inferior to that of ribbon-based FeSiBPCu nanocrystalline alloys, it is comparable to values reported for Fe-based nanocrystalline powders used in powder core applications, where a compromise between magnetic softness and processability is unavoidable. Recent studies on soft

magnetic powder cores emphasize that reduced permeability and increased coercivity at the powder level can be partially compensated at the component level by appropriate particle size control, insulation, and binder content, leading to improved high-frequency performance (Nützel *et al.*, 1999; Hu *et al.*, 2024). In this sense, the present work extends the FeSiBPCu alloy concept from ribbons to powders, providing experimental evidence that mechanically processed FeSiBPCu powders retain ferromagnetic behavior and constitute a viable starting material for advanced soft magnetic core fabrication.

Conclusions

The experimental results showed that a combined process involving the controlled thermal decomposition of the amorphous phase in the $(\text{Fe}_{77}\text{Si}_8\text{B}_{10}\text{P}_5)_{99.25}\text{Cu}_{0.75}$ (at.%) amorphous alloy, followed by a high-energy ball milling, provided a route to obtain metallic powders with a high content of α -Fe(Si) nanocrystalline grains embedded in an amorphous matrix. The steady state was the determining factor in the success of powder processing. No significant changes in particle-size distribution were observed between 5h grinding with 10 mm balls and 3h grinding with 3 mm balls; however, the second grinding stage showed a reduction in the soft magnetic properties of the material. Structural defects induced during the high-energy ball milling process in the α -Fe(Si) phase and the formation of $\text{Fe}_3(\text{B}, \text{P})$ and $\text{Fe}_5\text{B}_2\text{P}$ caused a slight deterioration of magnetic properties compared with the as-annealed ribbons. The structure obtained adequately combines high saturation magnetization and low coercive field, making it a promising candidate for the fabrication of soft magnetic powder cores.

Our results confirmed that thermal treatment combined with high-energy ball milling enables the production of FeSiBPCu nanocrystalline powders with a high fraction of α -Fe(Si) embedded in an amorphous matrix. Compared to commercial ribbon-based nanocrystalline alloys, such as Finemet or Vitroperm, the powders obtained exhibited lower saturation magnetization and higher coercivity, mainly attributed to milling-induced structural defects and the formation of $\text{Fe}_3(\text{B}, \text{P})$ and $\text{Fe}_5\text{B}_2\text{P}$ secondary phases. Despite this reduction in magnetic softness, the magnetic properties achieved are comparable to those reported for Fe-based nanocrystalline powders used in soft magnetic composite cores, where powder processability and geometrical flexibility are prioritized over maximum magnetic performance, which highlights the relevance of the proposed processing route for applications requiring complex-shaped magnetic components. Future works will focus on optimizing milling parameters and post-milling thermal treatments to suppress secondary phase formation and reduce defect density, and on the fabrication and evaluation of consolidated powder cores to assess their performance under high-frequency operating conditions.

Data availability statement

The data used are presented in the manuscript.

Acknowledgments

We want to thank the Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación for the support received through its call for proposals 891 of 2020, mechanism 2, and the Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – UPTC, for its administrative support and resource administration.

Author contributions

D.P.: Experimental work, analysis of results, writing of the manuscript. I.M.S.: XRD analysis and refinement. A.R. VSM measurement and analysis. C.A.P.: Supervision and revision of the manuscript. F.B.: Discussion, analysis of results, and revision of the manuscript. F.E.: Discussion, analysis of results, and revision of the manuscript. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Conflicts of interests

The authors declare no conflict of interest.

References

- Bahrami, A., Madaah Hosseini, H. R., Abachi, P., Miraghaei, S.** (2006). Structural and soft magnetic properties of nanocrystalline Fe₈₅Si₁₀Ni₅ powders prepared by mechanical alloying. *Materials Letters*, 60(8), 10681070. <https://doi.org/10.1016/j.matlet.2005.10.078>
- Benjamin, J. S.** (1976). Mechanical alloying. *Scientific American*, 234, 4049. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0576-40>
- Benjamin, J. S. & Volin, T. E.** (1974). The mechanism of mechanical alloying. *Metallurgical Transactions*, 5(8), 19291934. <https://doi.org/10.1007/BF02644161>
- Chen, X., Zheng, Z., Yu, B., Xiao, B., Qiu, Z., Zeng, D.** (2025). The enhanced soft magnetic properties of FeSiBPCu nanocrystalline alloys by doping C and segmented annealing. *Journal of Alloys and Compounds*, 1032, 181225. <https://doi.org/10.1016/j.jallcom.2025.181225>
- Cui, L., Men, H., Makino, A., Kubota, T., Yubuta, K., Qi, M., Inoue, A.** (2009). Effect of Cu and P on the Crystallization Behavior of Fe-Rich Hetero-Amorphous FeSiB Alloy. *Materials Transactions*, 50(11), 25152520. <https://doi.org/10.2320/matertrans.M2009206>
- Eckert, J., Holzer, J. C., Krill, C. E., Johnson, W. L.** (1993). Mechanically driven alloying and grain size changes in nanocrystalline Fe-Cu powders. *Journal of Applied Physics*, 73(6), 27942802. <https://doi.org/10.1063/1.353055>
- Herzer, G.** (1996). Nanocrystalline soft magnetic materials. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*, 157158, 133136. [https://doi.org/10.1016/0304-8853\(95\)01126-9](https://doi.org/10.1016/0304-8853(95)01126-9)
- Herzer, G.** (1997). Nanocrystalline soft magnetic alloys. Dans K. H. J. Buschow (Ed), *Handbook of Magnetic Materials* (vol. 10, p. 415462). Elsevier Science B.V. [https://doi.org/10.1016/S1567-2719\(97\)10007-5](https://doi.org/10.1016/S1567-2719(97)10007-5)
- Huang, B., Pérez, R. J., Crawford, P. J., Sharif, A. A., Nutt, S. R., Lavernia, E. J.** (1995). Mechanically induced crystallization of metglas Fe₇₈B₁₃Si₉ during cryogenic high energy ball milling. *Nanostructured Materials*, 5(5), 545553. [https://doi.org/10.1016/0965-9773\(95\)00261-C](https://doi.org/10.1016/0965-9773(95)00261-C)
- Huang, Ch., Liu, Tc., Wang, Xy., Lu, Cw., Li, Dr., Lu, Zc.** (2015). Magnetic properties of nanocrystalline powder cores fabricated by mechanically crushed powders. *Journal of Iron and Steel Research International*, 22(1), 6771. [https://doi.org/10.1016/S1006-706X\(15\)60011-5](https://doi.org/10.1016/S1006-706X(15)60011-5)
- Idzikowski, B., Švec, P., Miglierini, M. (Ed.).** (2005). Nanocrystalline Alloys from Amorphous Precursors. Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on Properties and Applications of Nanocrystalline Alloys from Amorphous Precursors, Budmerice. *Springer Dordrecht*. <https://doi.org/10.1007/1-4020-2965-9>
- Inoue, A.** (2000). Stabilization of metallic supercooled liquid and bulk amorphous alloys. *Acta Materialia*, 48(1), 279306. [https://doi.org/10.1016/S1359-6454\(99\)00300-6](https://doi.org/10.1016/S1359-6454(99)00300-6)
- Koch, C. C.** (1997). Synthesis of nanostructured materials by mechanical milling: problems and opportunities. *Nanostructured Materials*, 9(18), 1322. [https://doi.org/10.1016/S0965-9773\(97\)00014-7](https://doi.org/10.1016/S0965-9773(97)00014-7)
- Kulik, T., Ferenc, J., Kowalczyk, M., Xiubing, L., Nedelko N.** (2005). Magnetically Soft Nanocrystalline Materials Obtained by Devitrification of Metallic Glasses. *Journal of Magnetism*, 9, 65–8. <https://doi.org/10.4283/JMAG.2004.9.2.065Kulik>
- Kwon, Y.-S., Kim, J.-S., Kim, J.-C., Kwon, Y.-J., Povstugar, I., Yelsukov, E., Kim, C.-E., Lee, H.-S.** (2010). Crystallization of Amorphous Fe₉₀Zr₁₀ under ball milling. *Journal of Nanoscience and Nanotechnology*, 10(1), 336339. <https://doi.org/10.1166/jnn.2010.1527>
- Le, A. T., Kim, C. O., Chau, N., Duy Cuong, N., Duc Tho, N., Quang Hoa, N., Lee, H.** (2006). Soft magnetic properties and giant magneto-impedance effect of Fe_{73.5-x}Cr_xSi_{13.5}B₉Nb₃Au₁ (x=1-5) alloys. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*, 307(2), 178185. <https://doi.org/10.1016/j.jmmm.2006.03.066>
- Li, X., Kato, H., Yubuta, K., Makino, A., Inoue, A.** (2010). Effect of Cu on nanocrystallization and plastic properties of FeSiBPCu bulk metallic glasses. *Materials Science and Engineering A*, 527(1011), 25982602. <https://doi.org/10.1016/j.msea.2009.12.026>
- Makino, A., Li, X., Yubuta, K., Chang, C., Kubota, T., Inoue, A.** (2009a). The effect of Cu on the

- plasticity of Fe-Si-B-P-based bulk metallic glass. *Scripta Materialia*, 60(5), 277280. <https://doi.org/10.1016/j.scriptamat.2008.09.008>
- Makino, A., Men, H., Kubota, T., Yubuta, K., Inoue, A.** (2009b). FeSiBPCu Nanocrystalline Soft Magnetic Alloys with High Bs of 1.9 Tesla Produced by Crystallizing Hetero-Amorphous Phase. *Materials Transactions*, 50(1), 204209. <https://doi.org/10.2320/matertrans.MER2008306>
- Makino, A., Men, H., Yubuta, K., Kubota, T.** (2009c). Soft magnetic FeSiBPCu heteroamorphous alloys with high Fe content. *Journal of Applied Physics*, 105(1), 15. <https://doi.org/10.1063/1.3060579>
- Makino, A., Men, H., Kubota, T., Yubuta, K., Inoue, A.** (2009d). New Fe–metalloids–based nanocrystalline alloys with high Bs of 1.9 T and excellent magnetic softness. *Journal of Applied Physics*, 105(7), 07A308. <https://doi.org/10.1063/1.3058624>
- Neamtu, B. v., Chicinaş, H. F., Marinca, T. F., Isnard, O., Pană, O., Chicinaş, I.** (2016). Amorphisation of Fe-based alloy via wet mechanical alloying assisted by PCA decomposition. *Materials Chemistry and Physics*, 183, 8392. <https://doi.org/10.1016/j.matchemphys.2016.08.005>
- Nowosielski, R., Wyslocki, J. J., Wnuk, I., Sakiewicz, P., Gramatyka, P.** (2005). Ferromagnetic properties of polymer nanocomposites containing Fe 78Si9B13 powder particles. *Journal of Materials Processing Technology*, 162163 (SPEC. ISS.), 242247. <https://doi.org/10.1016/j.jmatprotec.2005.02.010>
- Nowroozi, M. A. & Shokrollahi, H.** (2013). Magnetic and structural properties of amorphous/nanocrystalline Fe 42Ni28Zr8Ta2B10C 10 soft magnetic alloy produced by mechanical alloying. *Advanced Powder Technology*, 24(6), 11001108. <https://doi.org/10.1016/j.apt.2013.03.016>
- Nuetzel, D., Rieger, G., Wecker, J., Petzold, J., Mueller, M.** (1999). Nanocrystalline soft magnetic composite-cores with ideal orientation of the powder-flakes. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*, 196, 327329. [https://doi.org/10.1016/S0304-8853\(98\)00736-7](https://doi.org/10.1016/S0304-8853(98)00736-7)
- Ramasamy, P., Shahid, R. N., Scudino, S., Eckert, J., Stoica, M.** (2017). Influencing the crystallization of Fe 80 Nb 10 B 10 metallic glass by ball milling. *Journal of Alloys and Compounds*, 725, 227236. <https://doi.org/10.1016/j.jallcom.2017.07.160>
- Surinach, S., Baro, M. D., Segura, J., Clavaguera, M. T., Clavaguera, N.** (1991). Amorphization of Soft Magnetic-Alloys by the Mechanical Alloying Technique. *Materials Science And Engineering A-Structural Materials Properties Microstructure And Processing*, 134, 13681371. [https://doi.org/10.1016/0921-5093\(91\)90992-V](https://doi.org/10.1016/0921-5093(91)90992-V)
- Suryanarayana, C.** (2001). Mechanical alloying and milling. *Progress in Materials Science*, 46(12), 1184. [https://doi.org/10.1016/S0079-6425\(99\)00010-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6425(99)00010-9)
- Suryanarayana, C., Ivanov, E., Boldyrev, V. V.** (2001). The science and technology of mechanical alloying. *Materials Science and Engineering: A*, 304, 151158. [https://doi.org/10.1016/S0921-5093\(00\)01465-9](https://doi.org/10.1016/S0921-5093(00)01465-9)
- Trudeau, M. L.** (1994). Deformation induced crystallization due to instability in amorphous FeZr alloys. *Applied Physics Letters*, 64(26), 36613663. <https://doi.org/10.1063/1.111953>
- Wang, A. D., Men, H., Shen, B. L., Xie, G. Q., Makino, A., Inoue, A.** (2011). Effect of P on crystallization behavior and soft-magnetic properties of Fe83.3Si4Cu0.7B12-xPx nanocrystalline soft-magnetic alloys. *Thin Solid Films*, 519(23), 82838286. <https://doi.org/10.1016/j.tsf.2011.03.110>
- Wang, P., Zhu, Z., Liu, J., Wang, H., Pang, J., Zhang, J.** (2024). Finemet nanocrystalline magnetic powder cores: Application of binder and warm compaction process. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*, 596, 171985. <https://doi.org/10.1016/j.jmmm.2024.171985>
- Willard, M. A. & Daniil, M.** (2013). *Nanocrystalline Soft Magnetic Alloys Two Decades of Progress. Handbook of Magnetic Materials* (1^{re} éd., vol. 21). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59593-5.00004-0>
- Xie, L., Li, Q., Chang, C., Fan, X., He, A., Cai, Y., Dong, Y.** (2024). Influence of P and C co-alloying on soft magnetic properties and crystallization behavior of FeSiBPCCu nanocrystalline alloys. *Journal of Materials Research and Technology*, 33, 3106-3116. <https://doi.org/10.1016/j.jmrt.2024.10.030>
- Yoshizawa, Y, Oguma, S., Yamauchi, K.** (1988). New Fe-based soft magnetic alloys composed of ultrafine grain structure. *Journal of Applied Physics*, 64(10), 60446046. <https://doi.org/10.1063/1.342149>
- Yoshizawa, Y. & Yamauchi, K.** (1990). Fe-based soft magnetic alloys composed of ultrafine

-
- grain structure. *Materials Transactions, JIM*, 31(4), 307314. <https://doi.org/10.2320/matertrans1989.31.307>
- Yoshizawa, Y., Bizen, Y., Arakawa, S.** (1994). Magnetic properties of FeCuNbSiB nanocrystalline alloys with low magnetostriction. *Materials Science and Engineering A*, 181182(C), 871875. [https://doi.org/10.1016/0921-5093\(94\)90759-5](https://doi.org/10.1016/0921-5093(94)90759-5)
- Zhang, C., Zhang, Z., Qi, Z., Qi, Y., Zhang, J., Bian, X.** (2008). Ball milling induced abnormal crystallization behavior of an amorphous Fe₇₈Si₉B₁₃ alloy, 354, 38123816. <https://doi.org/10.1016/j.jnoncrysol.2008.05.003>
- Zhang, Y., Sharma, P., Makino, A.** (2013). Sintered powder cores of high Bs and low core loss Fe_{84.3}Si₄B₈P₃Cu_{0.7} nano-crystalline alloy. *AIP Advances*, 3(6), 013. <https://doi.org/10.1063/1.4811465>

Artículo original

Superceldas y patrones de Moiré gobernados por simetría: generalización para n redes cuadradas y hexagonales

Supercells and symmetry-governed Moiré patterns: Generalization for n square and hexagonal lattices

Freddy Mendoza-Villa¹, Kevin M. Amiquero-Bravo^{2,*}

¹Universidad Tecnológica del Perú, Lima, Perú.

²Unidad de Posgrado de Matemática, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú

Resumen

Los patrones de Moiré surgen al superponer redes periódicas con una rotación o traslación relativa, lo que produce periodicidades emergentes a escalas mayores. Desde el punto de vista matemático, dichos patrones constituyen ejemplos notables de simetrías discretas en el plano, donde la conmensurabilidad entre dos o más redes da lugar a superceldas de orden superior. Aunque el caso de los sistemas bicapa con simetría cuadrada o hexagonal se ha analizado en trabajos previos, no se había establecido de forma sistemática una descripción recursiva general para configuraciones de múltiples capas. En este trabajo presentamos un formalismo basado en ecuaciones en diferencias que permite generar de manera recursiva superceldas de Moiré para un número arbitrario de capas. El método se aplica a redes de Bravais cuadradas y hexagonales, capturando el crecimiento exponencial del área de la supercelda y preservando los ejes de simetría característicos de cada red. Con ejemplos numéricos se ilustra cómo el formalismo proporciona una descripción unificada y compacta de las condiciones de conmensurabilidad, lo que permite calcular propiedades estructurales intrínsecas como la densidad atómica y el área específica en materiales bidimensionales de longitud de enlace fija. Estos resultados subrayan el papel de la simetría discreta en la organización a gran escala de los patrones de Moiré y ofrecen un marco matemático sistemático para su extensión a sistemas multicapa.

Palabras clave: Patrón de Moiré; Ángulo conmensurable; Polígono regular.

Abstract

Moiré patterns arise from the superposition of periodic lattices with a relative rotation or translation, producing emergent periodicities at larger scales. From a mathematical perspective, these patterns represent remarkable examples of discrete symmetries in the plane, where the commensurability among two or more lattices gives rise to higher-order supercells. While the case of two-layer systems with square or hexagonal symmetry has been analyzed in previous works, a general recursive description for multilayer configurations has not been systematically established. In this paper, we present a formalism based on difference equations that generates Moiré supercells recursively for an arbitrary number of layers. The method applies to both square and hexagonal Bravais lattices, capturing the exponential growth of the supercell area while preserving the characteristic symmetry axes of each lattice. Numerical examples illustrate how the formalism provides a unified and compact description of commensurability conditions, enabling the calculation of intrinsic structural properties such as atomic density and specific area in two-dimensional materials with fixed bond length. These results highlight the role of discrete symmetry in governing the large-scale organization of Moiré patterns and provide a systematic mathematical framework for their extension to multilayer systems.

Keywords: Moiré pattern; Commensurate angle; Regular polygon.

Citación: Freddy Mendoza-Villa F & Amiquero-Bravo KM. Superceldas y patrones de Moiré gobernados por simetría: generalización para n redes cuadradas y hexagonales. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):316-335, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.4039>

Editor: María Elena Gómez

***Correspondencia:**

Kevin M. Amiquero-Bravo;
kevinamiquerobravo@gmail.com

Recibido: 5 de febrero de 2026

Aceptado: 14 de marzo de 2026

Publicado en línea: 21 de mayo de 2026



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

Introducción

Los patrones de Moiré constituyen estructuras geométricas que emergen al superponer dos redes periódicas con una ligera rotación o traslación relativa (Wu & Sun, 2024). Desde una perspectiva matemática, representan manifestaciones notables de simetrías discretas en el plano, donde la interacción entre dos redes conmensurables genera una supercelda periódica de mayor escala. El interés en estos patrones trasciende las aplicaciones físicas y se enmarca en la teoría de redes, teselaciones y geometría discreta, donde las propiedades globales derivan directamente de las simetrías locales.

En dos dimensiones, las configuraciones más estudiadas corresponden a redes con simetría cuadrada y hexagonal (Carnevali, Marcantoni, & Peressi, 2021; Ospina Medina, 2017). Sus condiciones de conmensurabilidad han sido ampliamente descritas en la literatura mediante formulaciones que permiten identificar los ángulos especiales en los que aparecen superceldas periódicas, así como caracterizar parámetros básicos como el número de celdas primitivas incluidas y la relación de áreas (Li *et al.*, 2024). No obstante, cuando se consideran rotaciones sucesivas de múltiples capas, el problema adquiere una complejidad mayor: la construcción explícita de la supercelda correspondiente a un sistema de n capas. Hasta donde sabemos, no se había propuesto una formulación recursiva general que sistematice estos resultados de manera compacta.

El propósito de este trabajo es llenar dicho vacío. Presentamos un formalismo en ecuaciones en diferencias que extiende y unifica los resultados previamente conocidos para los casos cuadrado y hexagonal, permitiendo generar de manera recursiva las bases de la supercelda de Moiré para un número arbitrario de capas. Estas recurrencias capturan el crecimiento exponencial del área de la supercelda y preservan los ejes de simetría característicos de cada red. Finalmente, se incluyen ejemplos numéricos que ilustran la aplicabilidad del formalismo y se discuten sus propiedades estructurales desde el punto de vista de la simetría discreta.

Metodología

Este trabajo toma como punto de partida algunos resultados de la tesis de maestría de (Ospina Medina, 2017), pero introduce un formalismo distinto basado en ecuaciones en diferencias que permite generalizar la construcción de superceldas de Moiré a un número arbitrario de capas. En este marco, el problema consiste en rotar una red bidimensional de Bravais con respecto a sí misma, donde el ángulo de rotación debe tener un valor específico para generar un nuevo patrón periódico.

Para la red cuadrada y la cuadrada centrada, se obtiene el ángulo correspondiente a partir de la simetría de reflexión $y = \tan 45^\circ x$. La ecuación (1) muestra este ángulo en sentido horario (Bareño-Silva *et al.*, 2024; Ospina Medina, 2017).

$$\theta = \arccos\left(\frac{2rs}{r^2 + s^2}\right) \quad (1)$$

Donde $(r, s) = (x_0, y_0)$, el lado del cuadrado es $L = 2a$ y $x_0 > y_0 \wedge x_0 \geq 1$.

Para la red hexagonal y la red hexagonal centrada, el ángulo conmensurable se obtiene a partir de la simetría de reflexión $y = \tan 30^\circ x$. La ecuación (2) muestra este ángulo en sentido horario (Ospina Medina, 2017; Shallicross, Sharma, & Pankratov, 2008).

$$\theta = \arccos\left(\frac{r^2 + 6rs - 3s^2}{2(3s^2 + r^2)}\right) \quad (2)$$

Donde $(r, s) = (2x_0 + y_0, y_0)$, el lado del hexágono es $L = a$ y $x_0 > y_0 \wedge x_0 \geq 1$.

La Figura 1: Izquierda muestra la relación entre el número de cuadrados y hexágonos en función del ángulo commensurable (Shallcross *et al.*, 2010), y la Figura 1:Derecha muestra la superficie del número de átomos $N(x_0, y_0)$, las cuales tienen una regresión de tipo paraboloides, respectivamente (Ospina Medina, 2017).

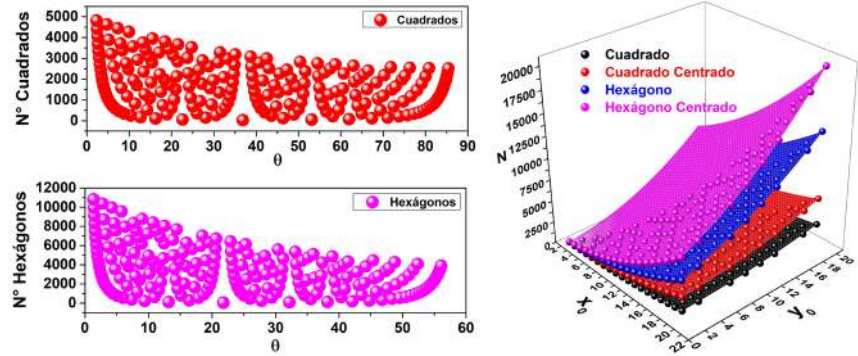


Figura 1. Izquierda: Número de cuadrados y hexágonos para una simulación numérica de 199 ángulos commensurables. Derecha: Superficie de número de átomos para las redes de Bravais-Moiré (cuadrada y hexagonal) para una simulación numérica de 127 ángulos commensurables.

Los resultados de Ospina (2017) (Ospina Medina, 2017) fueron validados mediante simulaciones en Python como en diversas investigaciones (Mendoza-Villa, Ramos-Guivar, & Espinoza-Bernardo, 2024; Mendoza-Villa *et al.*, 2024). Este trabajo extiende y generaliza dichos resultados, abordando configuraciones más específicas y complejas, lo que requirió modificaciones en los códigos y en la formulación matemática. Un punto clave es que, si uno de los patrones de las redes de Bravais se escala de manera proporcional, las ecuaciones (1) y (2) que definen los ángulos commensurables siguen garantizando la commensurabilidad, lo que muestra la robustez del formalismo. En particular, cuando $k > 1$, los vértices de la red de Bravais-Moiré se ajustan al patrón más grande, mientras que para $0 < k < 1$ coinciden con los obtenidos en el caso $k = 1$. Este último representa el escenario mínimo, donde la supercelda contiene la menor cantidad de átomos y vértices necesarios para describir la periodicidad del sistema como se muestra en las ecuaciones (3) y (4).

- Cuadrado y Cuadrado Centrado

$$\begin{aligned}
 V_1 &= (2kar, 2kas) \\
 V_2 &= (-2kas, 2kar) \\
 V_3 &= (-2kar, -2kas) \\
 V_4 &= (2kas, -2kar)
 \end{aligned} \tag{3}$$

- Hexágono y Hexágono Centrado

$$\begin{aligned}
 V_1 &= \left(\sqrt{3}akr/2, 3aks/2 \right) \\
 V_2 &= \left(-\sqrt{3}ak(3s-r)/4, 3ak(s+r)/4 \right) \\
 V_3 &= \left(-\sqrt{3}ak(3s+r)/4, -3ak(s-r)/4 \right) \\
 V_4 &= \left(-\sqrt{3}akr/2, -3aks/2 \right) \\
 V_5 &= \left(\sqrt{3}ak(3s-r)/4, -3ak(s+r)/4 \right) \\
 V_6 &= \left(\sqrt{3}ak(3s+r)/4, 3ak(s-r)/4 \right)
 \end{aligned} \tag{4}$$

Por último, cabe señalar que el cálculo de la supercelda puede extenderse de manera natural a los distintos casos de redes cuadradas y hexagonales, tanto centradas como no centradas, ya que todas ellas comparten la misma condición angular de conmensurabilidad.

Esta observación permite unificar la descripción de los patrones de Moiré en un marco común, donde la periodicidad emergente se entiende como consecuencia directa de la simetría subyacente, sin depender de las particularidades geométricas de cada una de estas redes.

- **Simetría Cuadrada:** Para esta simetría, recurrimos a lo definido anteriormente: $(r, s) = (x_0, y_0) = (z_1, w_1)$, con lo cual se forma la supercelda cuadrada para la red cuadrada.

Para una red no rotada y una red rotada θ_1 , la base de la supercelda cuadrada es la siguiente:

$$P_1 = \begin{bmatrix} P_{1x} \\ P_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_1 \\ 2aw_1 \end{bmatrix}$$

$$Q_1 = \begin{bmatrix} Q_{1x} \\ Q_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_1 \\ 2az_1 \end{bmatrix}$$

Para una red no rotada y dos redes rotadas θ_1 y θ_2 , la base de la supercelda cuadrada es la siguiente:

$$P_2 = \begin{bmatrix} P_{2x} \\ P_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_2P_{1x} + w_2Q_{1x} \\ z_2P_{1y} + w_2Q_{1y} \end{bmatrix}$$

$$Q_2 = \begin{bmatrix} Q_{2x} \\ Q_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -z_2P_{1y} - w_2Q_{1y} \\ z_2P_{1x} + w_2Q_{1x} \end{bmatrix}$$

Para una red no rotada y $n+1$ redes rotadas $\theta_1, \theta_2, \theta_3, \dots, \theta_n, \theta_{n+1}$, la ecuación de recurrencia para hallar una base vectorial con los vértices de la supercelda cuadrada se muestran en las ecuaciones (5) y (6).

$$P_{n+1} = \begin{bmatrix} P_{(n+1)x} \\ P_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_{n+1}P_{nx} + w_{n+1}Q_{nx} \\ z_{n+1}P_{ny} + w_{n+1}Q_{ny} \end{bmatrix} \quad (5)$$

$$Q_{n+1} = \begin{bmatrix} Q_{(n+1)x} \\ Q_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -z_{n+1}P_{ny} - w_{n+1}Q_{ny} \\ z_{n+1}P_{nx} + w_{n+1}Q_{nx} \end{bmatrix} \quad (6)$$

Donde (z_{n+1}, w_{n+1}) son los pares conmensurables de la red cuadrada rotada un ángulo θ_{n+1} . Los otros vértices de la supercelda cuadrada se pueden obtener aplicando una rotación de 90° a los puntos P_{n+1} y Q_{n+1} , respectivamente.

- **Simetría Hexagonal:** Para esta simetría, recurrimos a lo definido anteriormente: $(r, s) = (2x_0 + y_0, y_0) = (z_1, w_1)$, con lo cual se forma la supercelda hexagonal para la red hexagonal.

Para una red no rotada y una red rotada θ_1 , la base de la supercelda hexagonal es la siguiente:

$$P_1 = \begin{bmatrix} P_{1x} \\ P_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_1 + w_1)/2 \\ 3a(w_1)/2 \end{bmatrix}$$

$$Q_1 = \begin{bmatrix} Q_{1x} \\ Q_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_1 - z_1)/2 \\ 3a(w_1 + z_1)/2 \end{bmatrix}$$

Para una red no rotada y dos redes rotadas θ_1 y θ_2 , la base de la supercelda hexagonal es la siguiente:

$$P_2 = \begin{bmatrix} P_{2x} \\ P_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_2 P_{1x} + w_2 Q_{1x} \\ z_2 P_{1y} + w_2 Q_{1y} \end{bmatrix}$$

$$Q_2 = \begin{bmatrix} Q_{2x} \\ Q_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{2x} \cos 60^\circ - P_{2y} \sin 60^\circ \\ P_{2x} \sin 60^\circ + P_{2y} \cos 60^\circ \end{bmatrix}$$

Para una red no rotada y n+1 redes rotadas $\theta_1, \theta_2, \theta_3, \dots, \theta_n, \theta_{n+1}$, la ecuación de recurrencia para hallar una base vectorial con los vértices de la supercelda hexagonal se muestran en las ecuaciones (7) y (8).

$$P_{n+1} = \begin{bmatrix} P_{(n+1)x} \\ P_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_{n+1} P_{nx} + w_{n+1} Q_{nx} \\ z_{n+1} P_{ny} + w_{n+1} Q_{ny} \end{bmatrix} \tag{7}$$

$$Q_{n+1} = \begin{bmatrix} Q_{(n+1)x} \\ Q_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{(n+1)x} \cos 60^\circ - P_{(n+1)y} \sin 60^\circ \\ P_{(n+1)x} \sin 60^\circ + P_{(n+1)y} \cos 60^\circ \end{bmatrix} \tag{8}$$

Donde (z_{n+1}, w_{n+1}) son los pares conmensurables de la red hexagonal rotada un ángulo θ_{n+1} . Los otros vértices de la supercelda hexagonal se pueden obtener aplicando una rotación de 60° a los puntos P_{n+1} y Q_{n+1} , respectivamente.

La derivación detallada de las ecuaciones de recurrencia (5)–(8) asociadas a las superceldas se presenta de manera exhaustiva en el apéndice de este manuscrito, donde se exponen paso a paso los supuestos, manipulaciones algebraicas que conducen a dichas expresiones.

Resultados

La simulación numérica muestra que al variar el tamaño relativo de uno de los patrones, se observa un cambio significativo en el número total de átomos, ya que la supercelda correspondiente también crece proporcionalmente. Este comportamiento refleja la sensibilidad de los patrones de Moiré frente a escalas distintas de periodicidad y pone de manifiesto cómo la simetría discreta gobierna el modo en que se reorganizan las posiciones atómicas en el plano.

Este efecto es válido incluso si $k > 1$ o si $0 < k < 1$, mientras que para $k = 1$ se obtiene el valor mínimo posible del número de átomos en la supercelda. En los casos $0 < k < 1$ y $k > 1$, los patrones se repiten proporcionalmente dentro del otro patrón; la diferencia principal radica en que, en un caso, los vértices de la supercelda se preservan, mientras que en el otro se expanden de manera proporcional, generando un aumento en el área y en la cantidad de átomos incluidos. Este fenómeno evidencia que la estructura global de los patrones de Moiré no depende únicamente de la rotación relativa, sino también de la relación de escalas entre las redes superpuestas.

En la Tabla I se muestran los valores característicos de k y el número de átomos asociados, lo que permite cuantificar de manera explícita la relación entre escalamiento, simetría y crecimiento de la supercelda. Estos resultados refuerzan la idea de que la organización periódica emergente puede describirse mediante leyes recursivas simples, pero con consecuencias geométricas y estructurales de gran alcance.

En los resultados consignados en la Tabla 1 se observa de manera sistemática una relación funcional clara entre el logaritmo en base 10 de k y los parámetros propuestos N (Número de átomos), σ (Densidad de número de átomos) y γ_s (Área específica de número de átomos), lo que sugiere una dependencia estructurada y consistente entre dichas magnitudes.

k	Cuadrado	Cuadrado centrado	Hexágono	Hexágono centrado
1/10	2020	4086	7878	11852
1/5	520	1066	2028	3062
1/4	340	702	1326	2006
1/3	200	418	780	1184
1/2	100	214	390	596
1	40	90	156	242
2	100	214	390	596
3	200	418	780	1184
4	340	702	1326	2006
5	520	1066	2028	3062
10	2020	4086	7878	11852

Tabla 1. El número de átomos para las redes cuadrada y hexagonal a medida que varía el valor de k . Los ángulos commensurables son $\theta_2 = 53.13^\circ$ para la red cuadrada y $\theta_2 = 32.20^\circ$ para la red hexagonal. El valor de a es 1 para el cuadrado y el hexágono.

El uso de la escala logarítmica permite comparar de manera uniforme los regímenes $0 < k < 1$ y $k > 1$, resaltando la simetría entre ambos casos y suavizando la tendencia de los datos de los parámetros N , σ y γ_s . Para analizar estas dependencias se realizó una regresión no lineal, evaluando diferentes funciones de ajuste. En particular, se consideraron las ecuaciones del coseno hiperbólico, lorentziana y logística de ecuaciones (9)-(11), ya que proporcionan una descripción adecuada del comportamiento observado y alcanzan valores elevados del coeficiente de determinación R^2 (Huang & He, 2024).

$$Y = A \cdot \cosh(B \cdot \log_{10}(k)) + C \tag{9}$$

$$Y = \frac{A \cdot C}{(\log_{10}(k) - B)^2 + C^2} \tag{10}$$

$$Y = \frac{A}{1 + e^{-B \cdot (\log_{10}(k) - C)}} \tag{11}$$

Las ecuaciones (9)-(11) de regresión para las tres curvas propuestas en el estudio de los patrones de Bravais-Moiré de ángulos commensurables para la red cuadrada, la red cuadrada centrada, donde $\theta_2 = 53.13^\circ$, y la red hexagonal, la red hexagonal centrada, donde $\theta_2 = 32.20^\circ$, se muestran en las siguientes ecuaciones correspondientes.

• **Patrón Cuadrado**

$$N = 43.66 \cdot \cosh(4.5245 \cdot \log_{10}(k)) + 5.5616$$

$$\sigma = \frac{4.1691 \cdot 0.1605}{(\log_{10}(k) + 0.9741)^2 + 0.1605^2}$$

$$\gamma_s = \frac{4.00}{1 + e^{-4.60 \cdot (\log_{10}(k) - 0.00003)}}$$

• **Patrón Cuadrado Centrado**

$$N = 90.57 \cdot \cosh(4.4973 \cdot \log_{10}(k)) + 19.2599$$

$$\sigma = \frac{8.6239 \cdot 0.1663}{(\log_{10}(k) + 0.9794)^2 + 0.1663^2}$$

$$\gamma_s = \frac{1.99}{1 + e^{-4.31 \cdot (\log_{10}(k) - 0.04633)}}$$

• Patrón Hexágono

$$N = 170.27 \cdot \cosh(4.5245 \cdot \log_{10}(k)) + 21.6902$$

$$\sigma = \frac{12.8104 \cdot 0.1606}{(\log_{10}(k) + 0.9742)^2 + 0.1606^2}$$

$$\gamma_s = \frac{1.30}{1 + e^{-4.59 \cdot (\log_{10}(k) - 0.00005)}}$$

• Patrón Hexágono Centrado

$$N = 257.84 \cdot \cosh(4.5175 \cdot \log_{10}(k)) + 39.1579$$

$$\sigma = \frac{19.3993 \cdot 0.1622}{(\log_{10}(k) + 0.9757)^2 + 0.1622^2}$$

$$\gamma_s = \frac{0.86}{1 + e^{-4.53 \cdot (\log_{10}(k) - 0.0109)}}$$

En la Figura 2 se muestra el gráfico que relaciona el parámetro k con las tres magnitudes N , σ y γ_s para el caso una red sin rotar y una red rotada por θ_1 .

El ajuste obtenido presenta un coeficiente de correlación $R^2 = 0.99$, lo que confirma la existencia de una correspondencia muy sólida entre estas variables. De este resultado se concluye que la dependencia entre k y los tres parámetros N , σ y γ_s no es lineal.

Aquí se observa que el valor de $k = 1$ es el punto central en los gráficos. No obstante, este punto resulta más relevante para N al constituir el mínimo global, a diferencia de lo que ocurre con σ y γ_s .

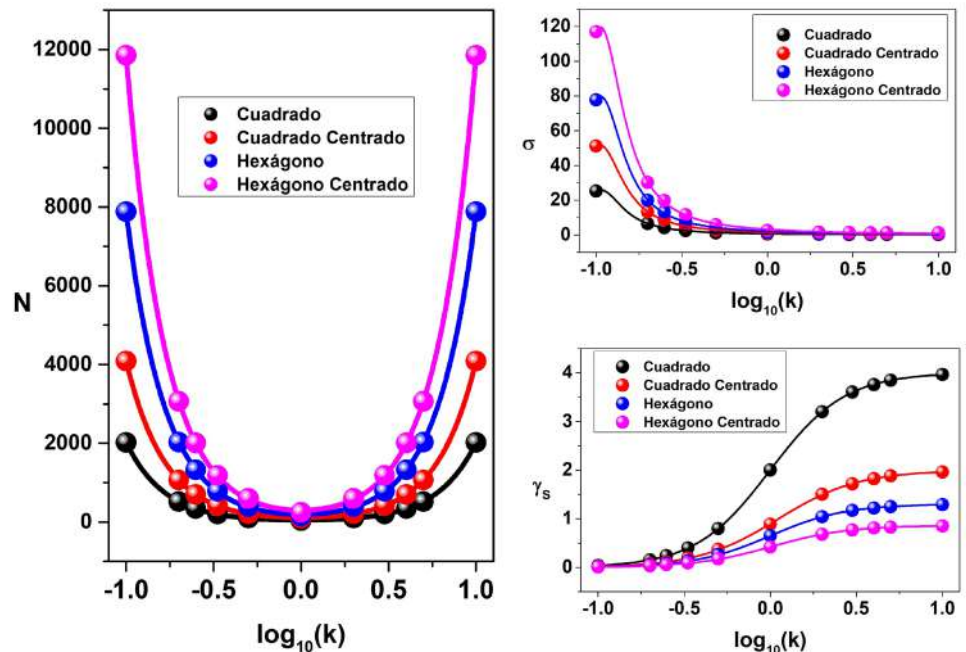


Figura 2. Regresión no lineal para la relación entre el N , σ y γ_s con respecto a k para los patrones cuadrado y hexagonal.

Para el análisis de los datos entre N (Número de átomos) y S (Área de la supercelda) en el patrón de Bravais-Moiré, se propone una función lineal, correspondiente a una regresión

lineal clásica. Además, se definen las funciones matemáticas $\sigma = N/S$ y $\gamma_s = S/N$ como magnitudes relevantes en los patrones de Moiré. Estos se aplican a los patrones de las redes de Bravais cuadrado, cuadrado centrado, hexagonal y hexagonal centrado, los cuales se muestran en la Figura 3.

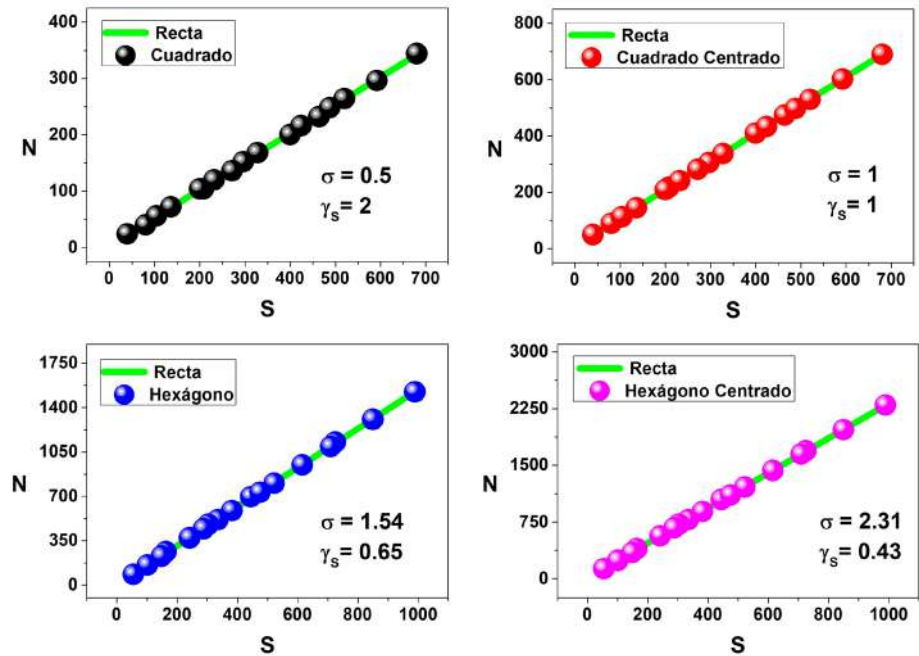


Figura 3. Relación lineal entre el número de átomos N y el área superficial S . Los parámetros para ambos patrones (cuadrado y hexágono) son $a = 1$ y $k = 1$

Los resultados de la Figura 3 muestran que existe una estricta relación lineal entre el número de átomos y el área de la supercelda, además de un coeficiente de correlación $R^2 = 0.99$. Estas simulaciones se realizaron para el patrón cuadrado y hexagonal con 17 ángulos commensurables obtenidos por las ecuaciones (1) y (2). No obstante, a mayor número de ángulos commensurables, se obtendrá una mayor precisión en el valor de σ y γ_s .

En la Figura 3 se observa que las imágenes de la izquierda tienen valores (σ , γ_s) diferentes a los de la derecha. Esto se debe a que la geometría es centrada, lo que provoca un incremento en el número de átomos, mientras que el área de la supercelda permanece constante. Es importante mencionar que estos parámetros dependen del valor de los parámetros a y k de los patrones respectivos.

En la Figura 4 se observa de manera clara cómo la supercelda crece considerablemente a medida que aumenta el número de redes, siendo mucho más grande que la supercelda correspondiente al caso anterior. Los resultados evidencian un crecimiento exponencial del tamaño de la supercelda, debido a que al incrementar el número de redes rotadas, los puntos comunes entre las redes se encuentran cada vez más separados entre sí. Por esa misma razón, el patrón de Moiré es más grande, respectivamente.

Este fenómeno se confirma al comparar el caso de una sola capa sin rotar con el de 32 capas rotadas, con ángulos commensurables $(z_k, w_k) = ([2, 33], 1)$, donde el tamaño resultante de la supercelda alcanza dimensiones tan enormes que, considerando un parámetro $a = 1$ nm, supera incluso la escala del universo observable, cuyo diámetro estimado es de 8.8×10^{35} nm. Esto ilustra no solo la complejidad geométrica que emerge en sistemas multicapa con

rotaciones sucesivas de ángulos conmensurables, sino también las limitaciones prácticas para la formación de superceldas manejables en aplicaciones reales.

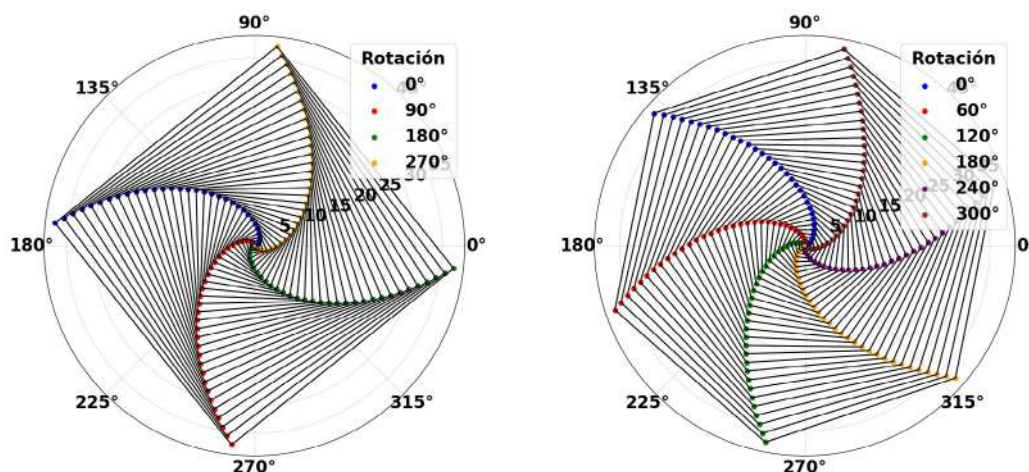


Figura 4. Superceldas con simetría cuadrada y hexagonal para 1 capa sin rotar y 32 capas rotadas. El valor de $a = 1$ para las redes cuadrada y hexagonal.

Discusión

Los resultados obtenidos para los patrones de Bravais-Moiré poseen una relevancia directa en el estudio de materiales bidimensionales. La aparición de nuevas familias de materiales 2D ha impulsado el análisis sistemático de redes de Bravais-Moiré, en particular aquellas con simetría cuadrada y hexagonal. Esto se debe a que la superposición de capas rotadas genera estructuras periódicas emergentes cuyas propiedades geométricas y físicas están gobernadas por la simetría subyacente del sistema, dando lugar a fenómenos colectivos que no están presentes en las capas individuales.

Estas configuraciones no solo dan lugar a patrones geométricos de notable interés dentro de la teoría de redes, teselaciones y simetrías cristalinas, sino que además constituyen el sustrato estructural sobre el cual, en contextos físicos específicos, pueden emerger propiedades fisicoquímicas inéditas. En particular, la organización periódica a gran escala inducida por los patrones de Moiré puede modificar de manera sustancial la estructura electrónica, las respuestas ópticas y las propiedades mecánicas del sistema, habilitando comportamientos colectivos que no se encuentran en los materiales constituyentes por separado.

En este contexto, nuestro formalismo permite identificar propiedades intrínsecas que dependen únicamente de la geometría de la red, tales como la densidad atómica y el área específica por átomo, para materiales 2D con una longitud de enlace constante $L = a$. Estas magnitudes, al estar determinadas únicamente por la estructura geométrica subyacente y no por detalles químicos particulares, constituyen descriptores universales que facilitan la comparación sistemática entre distintas redes y superredes Moiré.

En la Tabla 2 se presentan ejemplos representativos de materiales con estructura hexagonal, lo que ilustra la aplicabilidad del método y su capacidad de sistematizar de manera unificada la relación entre la simetría de la red y las propiedades estructurales derivadas.

Material 2D	Geometría	L (Å)	Referencia
P: Fósforo azul	Hexagonal	1.23	(Tani <i>et al.</i> , 2022)
C: Grafeno	Hexagonal	1.42	(García-Bello <i>et al.</i> , 2023)
BN: Nitruro de boro	Hexagonal	1.48	(Mei <i>et al.</i> , 2020)
Si: Siliceno	Hexagonal	2.34	(Stephan, Hanf, & Sonnet, 2015)
Ge: Germaneno	Hexagonal	2.38	(Chegel & Behzad, 2020)
MoS ₂ : Disulfuro de molibdeno	Hexagonal	2.43	(Li <i>et al.</i> , 2015)
As: Arseneno	Hexagonal	2.52	(Tian, Wang, & Gong, 2023)
Sn: Estaneno	Hexagonal	2.80	(Insad, Drissi, <i>et al.</i> , 2022)
Sb: Antimoneno	Hexagonal	2.88	(Mozvashi, Vishkayi, & Tagani, 2020)
Pb: Plumbeno	Hexagonal	3.00	(Das, Sarkar, & Singh, 2018)
Bi: Bismuteno	Hexagonal	3.03	(Mozvashi, Vishkayi, & Tagani, 2020)

Tabla 2. Información geométrica de materiales 2D con geometría hexagonal.

Los valores correspondientes en la Tabla 2 muestran los diferentes valores de $L = a$ para los materiales 2D. Esta variación provoca que los valores de (σ, γ_S) se vean modificados, ya que $a \propto S$ en el patrón de Bravais-Moiré. Así, se observa una relación directamente proporcional entre a y γ_S , e inversamente proporcional entre a y σ . Sin embargo, si modificamos el valor de la constante de proporcionalidad k , obtenemos dos posibilidades. Si $k > 1$, el área aumenta proporcionalmente, por lo que se tiene que $k \propto \gamma_S$. Si $k < 1$, el área se mantiene constante, por lo que se tiene que $k \propto \sigma$. Lo mencionado anteriormente se puede observar de manera cuantitativa en la Figura 5 para los materiales 2D de la Tabla 2, en la cual se ha realizado la simulación para tres casos de proporcionalidad. Estos resultados pueden extrapolarse a otros valores de k correspondientes, ya que existe una relación directa con el valor del área de los patrones de Bravais-Moiré.

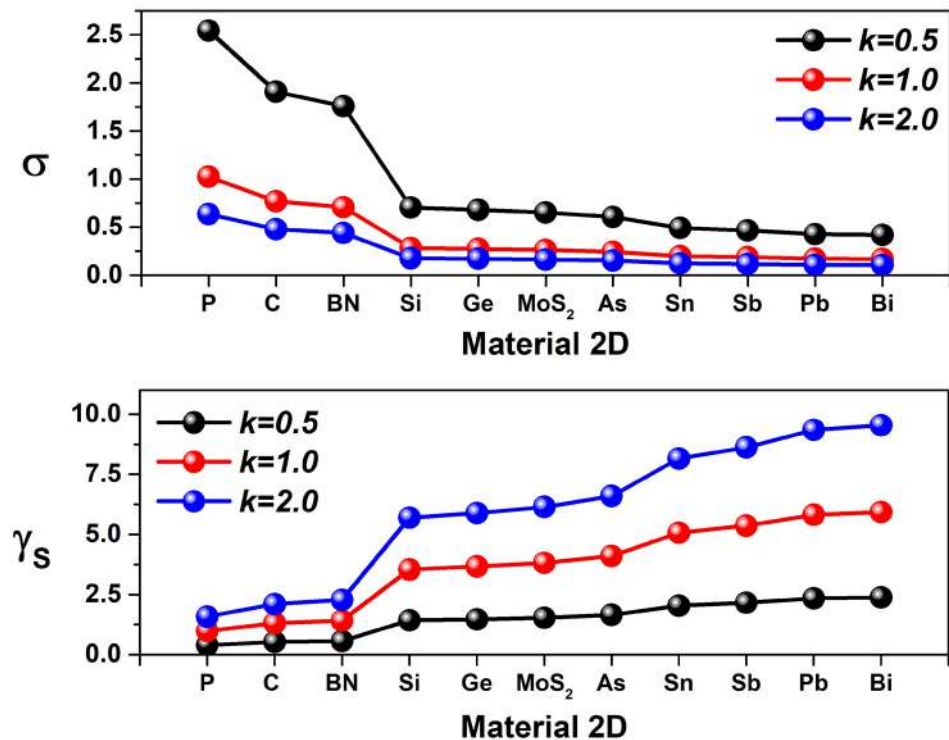


Figura 5. Parámetros (σ, γ_S) para diferentes materiales 2D con patrón de Bravais-Moiré hexagonal.

Cabe destacar que el vector de la red conmensurable puede expresarse en términos del par $\{P_n, Q_n\}$, el cual caracteriza la supercelda generalizada para el caso de múltiples capas (Chegel & Behzad, 2020; Li *et al.*, 2015; Tani *et al.*, 2022). En particular, cuando se considera un sistema de una red sin rotar y una red rotada por θ_1 , resulta suficiente trabajar con el primer par $\{P_1, Q_1\}$, que define de manera unívoca la periodicidad del patrón de Moiré (Insad, Drissi, *et al.*, 2022; Mozvashi, Vishkayi, & Tagani, 2020; Tian, Wang, & Gong, 2023). Para sistemas con una red sin rotar y n redes rotadas, en cambio, es necesario extender el análisis a $n > 1$, de modo que la formulación capture las relaciones adicionales de conmensurabilidad que surgen entre rotaciones sucesivas de las capas.

Una aplicación directa de los resultados obtenidos en este trabajo se encuentra en los estudios de simulación numérica basados en la teoría funcional de la densidad (DFT). En este tipo de cálculos es necesario definir una celda unidad que contenga el número adecuado de átomos para representar de manera consistente la periodicidad del sistema. La determinación precisa de esta celda resulta fundamental tanto para el cálculo de la estructura de bandas de energía como para la evaluación de otras propiedades físicas en materiales bidimensionales (Chegel & Behzad, 2020; Insad, Drissi, *et al.*, 2022; Li *et al.*, 2015; Mozvashi, Vishkayi, & Tagani, 2020; Tani *et al.*, 2022; Tian, Wang, & Gong, 2023).

Además, también es posible superponer las redes de hexágonos de diferentes materiales 2D. No obstante, realizar la simulación numérica conlleva un alto costo computacional para determinar los parámetros (N, σ, γ_S) en algunos materiales 2D. Esto se debe a que el valor del lado $L = a$ del patrón hexagonal tienen distintos valores. La ecuación (12) tiene la forma que debe satisfacerse la superposición de redes.

$$n_1 a_1 = n_2 a_2 \tag{12}$$

Por medio de las ecuaciones diofánticas lineales podemos deducir los valores mínimos de (n_1, n_2) necesarios para obtener un patrón de Bravais-Moiré (Gómez, 2004). La Tabla 3 muestra los valores mínimos correspondientes.

	P	C	BN	Si	Ge	MoS2	As	Sn	Sb	Pb	Bi
P	(1, 1)	(142, 123)	(148, 123)	(78, 41)	(238, 123)	(81, 41)	(84, 41)	(280, 123)	(96, 41)	(100, 41)	(101, 41)
C	(123, 142)	(1, 1)	(74, 71)	(117, 71)	(119, 71)	(243, 142)	(126, 71)	(140, 71)	(144, 71)	(150, 71)	(303, 142)
BN	(123, 148)	(71, 74)	(1, 1)	(119, 74)	(123, 74)	(243, 148)	(63, 37)	(70, 37)	(72, 37)	(75, 37)	(303, 148)
Si	(41, 78)	(71, 117)	(74, 117)	(1, 1)	(117, 119)	(27, 26)	(14, 13)	(140, 117)	(16, 13)	(50, 39)	(101, 78)
Ge	(123, 238)	(71, 119)	(74, 119)	(117, 119)	(1, 1)	(243, 238)	(18, 17)	(20, 17)	(144, 119)	(150, 119)	(303, 238)
MoS2	(41, 81)	(142, 243)	(148, 243)	(26, 27)	(238, 243)	(1, 1)	(28, 27)	(280, 243)	(32, 27)	(100, 81)	(101, 81)
As	(41, 84)	(71, 126)	(37, 63)	(13, 14)	(17, 18)	(27, 28)	(1, 1)	(10, 9)	(8, 7)	(25, 21)	(101, 84)
Sn	(123, 280)	(71, 140)	(37, 70)	(117, 140)	(17, 20)	(243, 280)	(9, 10)	(1, 1)	(36, 35)	(15, 14)	(303, 280)
Sb	(41, 96)	(71, 144)	(37, 72)	(13, 16)	(119, 144)	(27, 32)	(7, 8)	(35, 36)	(1, 1)	(25, 24)	(101, 96)
Pb	(41, 100)	(71, 150)	(37, 75)	(39, 50)	(119, 150)	(81, 100)	(21, 25)	(14, 15)	(24, 25)	(1, 1)	(101, 100)
Bi	(41, 101)	(142, 303)	(148, 303)	(78, 101)	(238, 303)	(81, 101)	(84, 101)	(280, 303)	(96, 101)	(100, 101)	(1, 1)

Tabla 3. Conjunto de valores de (n_1, n_2) para satisfacer la ecuación (12).

En la Figura A1 del apéndice se observan los patrones de Bravais-Moiré para varios materiales 2D distintos, identificados en color verde en la Tabla 3, donde se muestran los momentos en que los hexágonos se alinean y trasladan (Dunbrack & Cano, 2023). En comparación con otros materiales 2D, estos patrones no presentan un costo computacional más elevado. Aunque en la Tabla 3 no se muestran otros materiales 2D con diferentes geometrías, también existen algunos, como el telurio y el selenio, que presentan una geometría cuadrada centrada. Los valores de $L = 2a$ para estos materiales son 4.08 \AA y 3.65 \AA (Xian *et al.*, 2017). Los valores de (σ, γ_S) para estos materiales 2D se muestran en la Tabla 4.

Material 2D	Geometría	L (Å)	k	σ	γ_s
Tellureno	Cuadrado Centrado	4.08	$\begin{bmatrix} 1/2 \\ 1 \\ 2 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 0.6848 \\ 0.3004 \\ 0.1712 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1.4602 \\ 3.3293 \\ 5.8408 \end{bmatrix}$
Seleneno	Cuadrado Centrado	3.65	$\begin{bmatrix} 1/2 \\ 1 \\ 2 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 0.8557 \\ 0.3753 \\ 0.2139 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1.1686 \\ 2.6645 \\ 4.6746 \end{bmatrix}$

Tabla 4. Información de materiales 2D de geometría cuadrada centrado para un $\theta = 36.87^\circ$.

El conjunto mínimo de (n_1, n_2) para el patrón de Bravais-Moiré es $(365, 408)$, lo que satisface la ecuación (12). No obstante, si solo aproximamos los valores del lado del cuadrado L a un decimal sin redondeo $(4.0, 3.6)$, los valores de (n_1, n_2) se simplifican notablemente, siendo estos $(9, 10)$, lo que facilita la realización del patrón de Bravais-Moiré resultante de la Figura 6. En contraste, al redondear a $(4.1, 3.7)$, se obtienen $(37, 41)$.

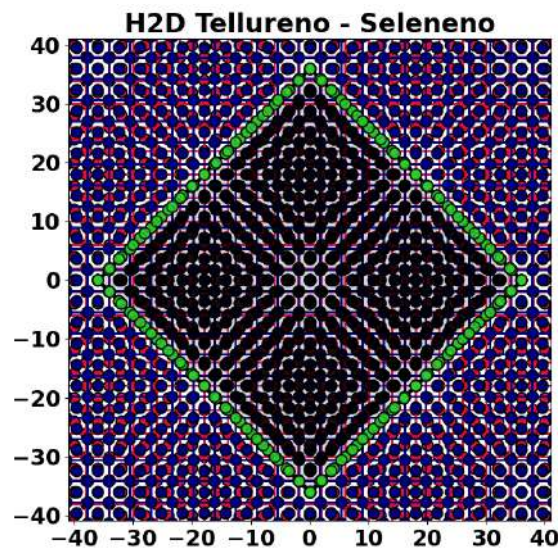


Figura 6. Patrón de Bravais-Moiré de la geometría cuadrada centrada para el tellureno y seleneno.

Por último, en el caso de las generalizaciones de superceldas con simetría cuadrada y hexagonal, el tamaño crece de forma exponencial. Esto se deduce a partir del cálculo del área que encierra la supercelda. Este cálculo se realiza a partir de la base $\{P_n, Q_n\}$ de la supercelda obtenida mediante las ecuaciones de recurrencia (5) – (8), las cuales presentan un crecimiento exponencial. La expresión del área de la supercelda es $A \propto \|P_n\|^2$, siendo la proporción de $C = 2$ para el cuadrado y $C = 3\sqrt{3}/2$ para el hexágono. ⁸

Debido a que el área depende del valor de $\|P_n\|^2$, entonces el factor de crecimiento del área de una supercelda con respecto a una supercelda anterior se puede obtener y confirmar este crecimiento exponencial debido a la base $\{P_n, Q_n\}$. La relación del factor de crecimiento esta dado por las ecuaciones (13) y (14).

• **Simetría cuadrada**

$$\frac{\|P_{n+1}\|^2}{\|P_n\|^2} = (z_{n+1})^2 + (w_{n+1})^2 \tag{13}$$

• **Simetría hexagonal**

$$\frac{\|P_{n+1}\|^2}{\|P_n\|^2} = (z_{n+1})^2 + (z_{n+1})(w_{n+1}) + (w_{n+1})^2 \tag{14}$$

Con las ecuaciones de área dependiendo de $\|P_n\|$ es posible calcular los parámetros σ y γ_S . No obstante, el cálculo del número de puntos N se vuelve demasiado costoso computacionalmente a medida que aumenta el número de redes. Además, es importante destacar que las ecuaciones en diferencias (5)-(8) que se usan para obtener la supercelda se construyen a partir de ángulos commensurables distintos entre sí, por lo cual el análisis detallado de cada caso resulta excesivamente extenso abarcarlo. Sin embargo, con las ecuaciones (13) y (14) se puede calcular el número de superceldas N_k de $k + 1$ redes en una supercelda de $n + 1$ redes. Esto parte de la relación entre la norma de P_{n+1} con respecto a P_n . Las ecuaciones (15) y (16) muestran la relación anteriormente mencionada con respecto a la primera supercelda, respectivamente.

• **Simetría cuadrada**

$$N_k = \prod_{k=1}^{n+1} [(z_k)^2 + (w_k)^2] \tag{15}$$

• **Simetría hexagonal**

$$N_k = \prod_{k=1}^{n+1} [(z_k)^2 + (z_k)(w_k) + (w_k)^2] \tag{16}$$

Fácilmente se puede dar cuenta que las ecuaciones (13)-(16) tienen un comportamiento exponencial a medida que n empieza a crecer. Este comportamiento se aprecia claramente en la Figura 4, donde se muestran las superceldas concéntricas correspondientes. Asimismo, es posible predecir el número máximo de capas dentro de la región de una circunferencia con un radio de una longitud determinada, como se resume en la tabla 5.

Radio	Simetría cuadrada	Simetría hexagonal
10^1 nm	(1,2)	(1,2)
10^2 nm	(3,4)	(3,4)
10^3 nm	(4,5)	(4,5)
10^6 nm	(7,8)	(8,9)
10^9 nm	(10,11)	(11,12)
10^{12} nm	(12,13)	(14,15)
10^{15} nm	(14,15)	(17,18)
10^{20} nm	(18,19)	(22,23)
10^{25} nm	(21,22)	(27,28)
10^{50} nm	(37,38)	(49,50)
10^{100} nm	(64,65)	(87,88)

Tabla 5. (Número máximo de superceldas, Redes dentro del radio). El valor del parámetro es $a = 1nm$, respectivamente.

Los valores presentados en la Tabla 5 se han calculado de forma aproximada considerando el parámetro a constante en un rango de $(z, w) \in ([1, 00], [1, 100])$. Si, en cambio, se emplean valores reales. Por ejemplo, para el tellureno $L = 2a = 4.08\text{Å}$ y para el grafeno con $L = a = 1.42\text{Å}$. Se determina que una supercelda constituida aproximadamente por 30 planos en el primer caso, y 39 planos en el segundo, alcanzaría dimensiones que exceden teóricamente la escala del universo observable, cuyo diámetro estimado es de 8.8×10^{35} nm. Este resultado debe interpretarse únicamente como una extrapolación matemática sin aplicabilidad física. La situación es comparable al conocido ejemplo de una hoja de papel de 0.1 mm de espesor: si fuera posible doblarla 103 veces, su grosor también superaría el tamaño del universo observable, aunque dicho proceso es físicamente inviable.

La relevancia de estos cálculos radica en que, a medida que aumenta el número de redes superpuestas, el estudio de las propiedades físicas de los materiales se vuelve extremadamente complejo, tanto desde el punto de vista experimental como computacional (Kolář *et al.*, 2023). En la mayoría de trabajos recientes sobre estructuras de Moiré en materiales bidimensionales, la identificación de la supercelda conmensurable se realiza a través de simulaciones numéricas (Carnevali, Marcantoni, & Peressi, 2021). Esto implica un costo computacional elevado y, en algunos casos, la necesidad de aproximaciones adicionales para obtener celdas manejables.

Los resultados de la tabla 5 hacen que el costo computacional sea bajo, ya que el formalismo aquí propuesto constituye una alternativa analítica que permite determinar de manera directa los parámetros de la base $\{P_n, Q_n\}$ de la supercelda. De este modo, se proporciona una herramienta complementaria a los métodos de simulación, útil como paso previo para reducir la complejidad de los cálculos de primeros principios, el cálculo analítico de la celda conmensurable puede servir para optimizar el diseño de simulaciones numéricas más complejas para heteroestructuras de van der Waals.

Conclusiones

- En este trabajo se ha desarrollado un formalismo analítico que permite describir y calcular superceldas conmensurables en patrones de Moiré para redes cuadradas y hexagonales, tanto centradas como no centradas. Este enfoque unifica bajo un mismo marco matemático situaciones que usualmente se tratan de manera separada, evidenciando que la periodicidad emergente es consecuencia directa de la simetría subyacente.
- Más allá de su simplicidad conceptual, la propuesta tiene un valor práctico claro: posibilita anticipar el tamaño y la complejidad de las superceldas antes de recurrir a simulaciones numéricas de alto costo, como cálculos de estructura electrónica mediante DFT. De este modo, el formalismo se plantea como una herramienta complementaria que optimiza el diseño de estudios teóricos en materiales bidimensionales.
- Finalmente, una extensión natural de este marco es su aplicación a otras redes bidimensionales (rectangulares u oblicuas), así como la exploración de heteroestructuras con más de dos capas. Tales direcciones futuras podrían abrir nuevas vías para comprender y controlar los patrones de Moiré en materiales emergentes, consolidando el papel de este tipo de formulaciones analíticas en la investigación contemporánea de sistemas 2D.

Apéndice

Demostraciones matemáticas

Simetría Cuadrada

Esta demostración se realiza por medio de inducción, el ángulo entre los vectores base $\{P_n, Q_n\}$ es de 90°

- **Para 1 red sin rotar y 1 red rotada por θ_1 :**

En la literatura se conoce la base del vector de red de la primera supercelda, siendo estos mostrados en la ecuación (3):

$$P_1 = \begin{bmatrix} P_{1x} \\ P_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_1 \\ 2aw_1 \end{bmatrix} \quad Q_1 = \begin{bmatrix} Q_{1x} \\ Q_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_1 \\ 2az_1 \end{bmatrix}$$

- **Para 1 red sin rotar y 2 redes rotadas por θ_1 y θ_2 :**

La base de la supercelda para las superceldas de la intersección por separado de las 2 redes rotadas con la red sin rotar son las siguiente:

$$\begin{aligned} P_{r1} &= \begin{bmatrix} P_{r1x} \\ P_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_1 \\ 2aw_1 \end{bmatrix} & Q_{r1} &= \begin{bmatrix} Q_{r1x} \\ Q_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_1 \\ 2az_1 \end{bmatrix} \\ P_{r2} &= \begin{bmatrix} P_{r2x} \\ P_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_2 \\ 2aw_2 \end{bmatrix} & Q_{r2} &= \begin{bmatrix} Q_{r2x} \\ Q_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_2 \\ 2az_2 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

Donde $T_1 = \mu_1 P_{r1} + \nu_1 Q_{r1}$ es el vector de la red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada θ_1 y $T_2 = \mu_2 P_{r2} + \nu_2 Q_{r2}$ es el vector de la red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada θ_2 . Dado que las dos redes son periódicas, los coeficientes $\{\mu_1, \nu_1, \mu_2, \nu_2\}$ deben ser enteros. Para garantizar la conmensurabilidad, los valores son $\{z_2, w_2, z_1, w_1\}$. Por lo tanto, la base del vector de red para la supercelda de la red sin rotar y las 2 redes rotadas es:

$$P_2 = \begin{bmatrix} P_{2x} \\ P_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_2 P_{1x} + w_2 Q_{1x} \\ z_2 P_{1y} + w_2 Q_{1y} \end{bmatrix} \quad Q_2 = \begin{bmatrix} Q_{2x} \\ Q_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -z_2 P_{1y} - w_2 Q_{1y} \\ z_2 P_{1x} + w_2 Q_{1x} \end{bmatrix}$$

- **Para 1 red sin rotar y 3 redes rotadas por $\theta_1, \theta_2, \theta_3$:**

La base de la supercelda para las superceldas de la intersección por separado de las 3 redes rotadas con la red sin rotar son las siguientes:

$$\begin{aligned} P_{r1} &= \begin{bmatrix} P_{r1x} \\ P_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_1 \\ 2aw_1 \end{bmatrix} & Q_{r1} &= \begin{bmatrix} Q_{r1x} \\ Q_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_1 \\ 2az_1 \end{bmatrix} \\ P_{r2} &= \begin{bmatrix} P_{r2x} \\ P_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_2 \\ 2aw_2 \end{bmatrix} & Q_{r2} &= \begin{bmatrix} Q_{r2x} \\ Q_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_2 \\ 2az_2 \end{bmatrix} \\ P_{r3} &= \begin{bmatrix} P_{r3x} \\ P_{r3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_3 \\ 2aw_3 \end{bmatrix} & Q_{r3} &= \begin{bmatrix} Q_{r3x} \\ Q_{r3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_3 \\ 2az_3 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

Utilizando el resultado anterior, ya se conoce el vector de red de la intersección entre una red sin rotar con 2 redes rotadas por θ_1 y θ_2 , siendo este $T_{12} = \mu_{12} P_2 + \nu_{12} Q_2$. Además también se conoce el vector de red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada por θ_3 , siendo este $T_3 = \mu_3 P_{r3} + \nu_3 Q_{r3}$. Para encontrar los puntos comunes se realiza por analogía lo mismo que se hizo para el caso anterior.

$$\begin{bmatrix} P_{2x} & Q_{2x} \\ P_{2y} & Q_{2y} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} z_3 \\ w_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2a\mu_3 & -2a\nu_3 \\ 2a\nu_3 & 2a\mu_3 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} z_3 \\ w_3 \end{bmatrix}$$

Dado que las dos redes son periódicas, los coeficientes $\{\mu_{12}, \nu_{12}, \mu_3, \nu_3\}$ deben ser enteros. Para garantizar la conmensurabilidad, los valores son $\{z_3, w_3, P_{2x}/2a, P_{2y}/2a\}$.

Por lo tanto, la base del vector de red para la supercelda de la red sin rotar y las 2 redes rotadas es:

$$P_3 = \begin{bmatrix} P_{3x} \\ P_{3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_3 P_{2x} + w_3 Q_{2x} \\ z_3 P_{2y} + w_3 Q_{2y} \end{bmatrix} \quad Q_3 = \begin{bmatrix} Q_{3x} \\ Q_{3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -z_3 P_{2y} - w_3 Q_{2y} \\ z_3 P_{2x} + w_3 Q_{2x} \end{bmatrix}$$

• **Para 1 red sin rotar y n redes rotadas por $\theta_1, \theta_2, \theta_3 \dots \theta_n, \theta_{n+1}$:**

Por medio de inducción se puede saber que la base de la intersección por separado de las n redes rotadas con la red sin rotar son las siguientes:

$$\begin{aligned} P_{r1} &= \begin{bmatrix} P_{r1x} \\ P_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_1 \\ 2aw_1 \end{bmatrix} & Q_{r1} &= \begin{bmatrix} Q_{r1x} \\ Q_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_1 \\ 2az_1 \end{bmatrix} \\ P_{r2} &= \begin{bmatrix} P_{r2x} \\ P_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_2 \\ 2aw_2 \end{bmatrix} & Q_{r2} &= \begin{bmatrix} Q_{r2x} \\ Q_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_2 \\ 2az_2 \end{bmatrix} \\ & \vdots & & \vdots \\ P_{rn} &= \begin{bmatrix} P_{rnx} \\ P_{rny} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_n \\ 2aw_n \end{bmatrix} & Q_{rn} &= \begin{bmatrix} Q_{rn} \\ Q_{rn} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_n \\ 2az_n \end{bmatrix} \\ P_{r(n+1)} &= \begin{bmatrix} P_{r(n+1)x} \\ P_{r(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2az_{n+1} \\ 2aw_{n+1} \end{bmatrix} & Q_{r(n+1)} &= \begin{bmatrix} Q_{r(n+1)} \\ Q_{r(n+1)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2aw_{n+1} \\ 2az_{n+1} \end{bmatrix} \end{aligned}$$

Utilizando el resultado anterior y realizando la misma analogía, se puede intuir que el vector de red de la intersección entre una red sin rotar con las n redes rotadas por $\theta_1, \theta_2, \theta_3 \dots \theta_n$, siendo este $T_{1n} = \mu_{1n}P_n + \nu_{1n}Q_n$. Además también se conoce el vector de red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada por θ_{n+1} , siendo este $T_{n+1} = \mu_{n+1}P_{r(n+1)} + \nu_{n+1}Q_{r(n+1)}$. Dado que las dos redes son periódicas, los coeficientes $\{\mu_{1n}, \nu_{1n}, \mu_{n+1}, \nu_{n+1}\}$ para garantizar la conmensurabilidad, los valores son $\{z_{n+1}, w_{n+1}, P_{nx}/2a, P_{ny}/2a\}$. Por lo tanto, la base del vector de red para la supercelda de la red sin rotar y las $n + 1$ redes rotadas es:

$$\begin{aligned} P_{n+1} &= \begin{bmatrix} P_{(n+1)x} \\ P_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_{n+1}P_{nx} + w_{n+1}Q_{nx} \\ z_{n+1}P_{ny} + w_{n+1}Q_{ny} \end{bmatrix} \\ Q_{n+1} &= \begin{bmatrix} Q_{(n+1)x} \\ Q_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -z_{n+1}P_{ny} - w_{n+1}Q_{ny} \\ z_{n+1}P_{nx} + w_{n+1}Q_{nx} \end{bmatrix} \end{aligned}$$

Hemos mostrado que la proposición es cierta para $n = 1$ (caso base), y que si es cierta para un n cualquiera, entonces también lo es para $n + 1$ (paso inductivo). Por el principio de inducción matemática, se concluye que la proposición es válida para todo $n \in \mathbb{N}$.

Simetría Hexagonal

Esta demostración se realiza por medio de inducción, el ángulo entre los vectores base $\{P_n, Q_n\}$ es de 60°

• **Para 1 red sin rotar y 1 red rotada por θ_1 :**

En la literatura se conoce la base del vector de red de la primera supercelda, siendo estos mostrados en la ecuación (4):

$$\begin{aligned} P_1 &= \begin{bmatrix} P_{1x} \\ P_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_1 + w_1)/2 \\ 3a(w_1)/2 \end{bmatrix} \\ Q_1 &= \begin{bmatrix} Q_{1x} \\ Q_{1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_1 - z_1)/2 \\ 3a(w_1 + z_1)/2 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

• **Para 1 red sin rotar y 2 redes rotadas por θ_1 y θ_2 :**

La base de la supercelda para las superceldas de la intersección por separado de las 2 redes rotadas con la red sin rotar son las siguiente:

$$P_{r1} = \begin{bmatrix} P_{r1x} \\ P_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_1 + w_1)/2 \\ 3a(w_1)/2 \end{bmatrix} \quad Q_{r1} = \begin{bmatrix} Q_{r1x} \\ Q_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_1 - z_1)/2 \\ 3a(w_1 + z_1)/2 \end{bmatrix}$$

$$P_{r2} = \begin{bmatrix} P_{r2x} \\ P_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_2 + w_2)/2 \\ 3a(w_2)/2 \end{bmatrix} \quad Q_{r2} = \begin{bmatrix} Q_{r2x} \\ Q_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_2 - z_2)/2 \\ 3a(w_2 + z_2)/2 \end{bmatrix}$$

Donde $T_1 = \mu_1 P_{r1} + \nu_1 Q_{r1}$ es el vector de la red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada θ_1 y $T_2 = \mu_2 P_{r2} + \nu_2 Q_{r2}$ es el vector de la red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada θ_2 . Dado que las dos redes son periódicas, los coeficientes $\{\mu_1, \nu_1, \mu_2, \nu_2\}$ deben ser enteros. Para garantizar la conmensurabilidad, los valores son $\{z_2, w_2, z_1, w_1\}$. Por lo tanto, la base del vector de red para la supercelda de la red sin rotar y las 2 redes rotadas es:

$$P_2 = \begin{bmatrix} P_{2x} \\ P_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_2 P_{1x} + w_2 Q_{1x} \\ z_2 P_{1y} + w_2 Q_{1y} \end{bmatrix} \quad Q_2 = \begin{bmatrix} Q_{2x} \\ Q_{2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{2x} \cos 60^\circ - P_{2y} \sin 60^\circ \\ P_{2x} \sin 60^\circ + P_{2y} \cos 60^\circ \end{bmatrix}$$

• **Para 1 red sin rotar y 3 redes rotadas por $\theta_1, \theta_2, \theta_3$:**

La base de la supercelda para las superceldas de la intersección por separado de las 3 redes rotadas con la red sin rotar son las siguientes:

$$P_{r1} = \begin{bmatrix} P_{r1x} \\ P_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_1 + w_1)/2 \\ 3a(w_1)/2 \end{bmatrix} \quad Q_{r1} = \begin{bmatrix} Q_{r1x} \\ Q_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_1 - z_1)/2 \\ 3a(w_1 + z_1)/2 \end{bmatrix}$$

$$P_{r2} = \begin{bmatrix} P_{r2x} \\ P_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_2 + w_2)/2 \\ 3a(w_2)/2 \end{bmatrix} \quad Q_{r2} = \begin{bmatrix} Q_{r2x} \\ Q_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_2 - z_2)/2 \\ 3a(w_2 + z_2)/2 \end{bmatrix}$$

$$P_{r3} = \begin{bmatrix} P_{r3x} \\ P_{r3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_3 + w_3)/2 \\ 3a(w_3)/2 \end{bmatrix} \quad Q_{r3} = \begin{bmatrix} Q_{r3x} \\ Q_{r3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_3 - z_3)/2 \\ 3a(w_3 + z_3)/2 \end{bmatrix}$$

Utilizando el resultado anterior, ya se conoce el vector de red de la intersección entre una red sin rotar con 2 redes rotadas por θ_1 y θ_2 , siendo este $T_{12} = \mu_{12} P_2 + \nu_{12} Q_2$. Además también se conoce el vector de red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada por θ_3 , siendo este $T_3 = \mu_3 P_{r3} + \nu_3 Q_{r3}$. Para encontrar los puntos comunes se realiza por analogía lo mismo que se hizo para el caso anterior.

$$\begin{bmatrix} P_{2x} & Q_{2x} \\ P_{2y} & Q_{2y} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} z_3 \\ w_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(\mu_3 + \nu_3/2) & \sqrt{3}a(\mu_3/2 - \nu_3/2) \\ 3a\nu_3/2 & 3a(\mu_3/2 + \nu_3/2) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} z_3 \\ w_3 \end{bmatrix}$$

Dado que las dos redes son periódicas, los coeficientes $\{\mu_{12}, \nu_{12}, \mu_3, \nu_3\}$ deben ser enteros. Para garantizar la conmensurabilidad, los valores son $\{z_3, w_3, (\sqrt{3}P_{2x} - P_{2y})/3a, 2P_{2y}/3a\}$. Por lo tanto, la base del vector de red para la supercelda de la red sin rotar y las 2 redes rotadas es:

$$P_3 = \begin{bmatrix} P_{3x} \\ P_{3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_3 P_{2x} + w_3 Q_{2x} \\ z_3 P_{2y} + w_3 Q_{2y} \end{bmatrix} \quad Q_3 = \begin{bmatrix} Q_{3x} \\ Q_{3y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{3x} \cos 60^\circ - P_{3y} \sin 60^\circ \\ P_{3x} \sin 60^\circ + P_{3y} \cos 60^\circ \end{bmatrix}$$

• **Para 1 red sin rotar y n redes rotadas por $\theta_1, \theta_2, \theta_3 \dots \theta_n, \theta_{n+1}$:**

Por medio de inducción se puede saber que la base de la intersección por separado de

las n redes rotadas con la red sin rotar son las siguientes:

$$\begin{aligned}
 P_{r1} &= \begin{bmatrix} P_{r1x} \\ P_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_1 + w_1)/2 \\ 3a(w_1)/2 \end{bmatrix} & Q_{r1} &= \begin{bmatrix} Q_{r1x} \\ Q_{r1y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_1 - z_1)/2 \\ 3a(w_1 + z_1)/2 \end{bmatrix} \\
 P_{r2} &= \begin{bmatrix} P_{r2x} \\ P_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_2 + w_2)/2 \\ 3a(w_2)/2 \end{bmatrix} & Q_{r2} &= \begin{bmatrix} Q_{r2x} \\ Q_{r2y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_2 - z_2)/2 \\ 3a(w_2 + z_2)/2 \end{bmatrix} \\
 &\vdots & & \vdots \\
 P_{rn} &= \begin{bmatrix} P_{rnx} \\ P_{rny} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sqrt{3}a(2z_n + w_n)/2 \\ 3a(w_n)/2 \end{bmatrix} & Q_{rn} &= \begin{bmatrix} Q_{rnx} \\ Q_{rny} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\sqrt{3}a(w_n - z_n)/2 \\ 3a(w_n + z_n)/2 \end{bmatrix} \\
 P_{r(n+1)} &= \begin{bmatrix} P_{r(n+1)x} \\ P_{r(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\sqrt{3}}{2}a(2z_{n+1} + w_{n+1}) \\ \frac{3}{2}a(w_{n+1}) \end{bmatrix} & Q_{r(n+1)} &= \begin{bmatrix} Q_{r(n+1)x} \\ Q_{r(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\frac{\sqrt{3}}{2}a(w_{n+1} - z_{n+1}) \\ \frac{3}{2}a(w_{n+1} + z_{n+1}) \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

Utilizando el resultado anterior y realizando la misma analogía, se puede intuir que el vector de red de la intersección entre una red sin rotar con las n redes rotadas por $\theta_1, \theta_2, \theta_3 \dots \theta_n$, siendo este $T_{1n} = \mu_{1n}P_n + \nu_{1n}Q_n$. Además también se conoce el vector de red de la intersección entre la red sin rotar con la red rotada por θ_{n+1} , siendo este $T_{n+1} = \mu_{n+1}P_{r(n+1)} + \nu_{n+1}Q_{r(n+1)}$. Dado que las dos redes son periódicas, los coeficientes $\{\mu_{1n}, \nu_{1n}, \mu_{n+1}, \nu_{n+1}\}$ para garantizar la conmensurabilidad, los valores son $\{z_{n+1}, w_{n+1}, (\sqrt{3}P_{nx} - P_{ny})/3a, 2P_{ny}/3a\}$. Por lo tanto, la base del vector de red para la supercelda de la red sin rotar y las $n + 1$ redes rotadas es:

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= \begin{bmatrix} P_{(n+1)x} \\ P_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} z_{n+1}P_{nx} + w_{n+1}Q_{nx} \\ z_{n+1}P_{ny} + w_{n+1}Q_{ny} \end{bmatrix} \\
 Q_{n+1} &= \begin{bmatrix} Q_{(n+1)x} \\ Q_{(n+1)y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{(n+1)x} \cos 60^\circ - P_{(n+1)y} \sin 60^\circ \\ P_{(n+1)x} \sin 60^\circ + P_{(n+1)y} \cos 60^\circ \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

Hemos mostrado que la proposición es cierta para $n = 1$ (caso base), y que si es cierta para un n cualquiera, entonces también lo es para $n + 1$ (paso inductivo). Por el principio de inducción matemática, se concluye que la proposición es válida para todo $n \in \mathbb{N}$.

Figuras Suplementarias

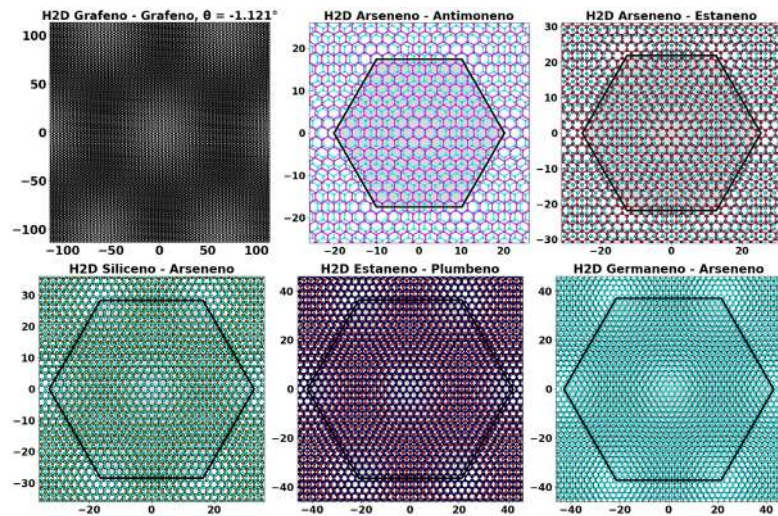


Figura A1. Patrón de Bravais-Moiré para materiales 2D reales con parámetro reducido $a = a_0/\sqrt{3}$. Donde a_0 es el valor real del lado del hexágono del material 2D real.

Contribución de los autores

Freddy Mendoza Villa: conceptualización, desarrollo del modelo matemático, análisis de resultados, redacción del documento y revisión final del manuscrito. Kevin Martin Amiquero Bravo: análisis de resultados y revisión final del manuscrito.

Conflicto de intereses

Nosotros, los autores, declaramos que no tenemos ningún tipo de conflicto o interés en la investigación de este trabajo.

Referencias

- Bareño-Silva, J., Bedoya-Calle, Á., Gómez-Urrea, H., Caro-Lopera, F.** (2024) Band separation and electric field prediction in square bravais-moiré photonic crystals. *Heliyon*, 10(7).
- Carnevali, V., Marcantoni, S., Peressi, M.** (2021) Moiré patterns generated by stacked 2d lattices: A general algorithm to identify primitive coincidence cells. *Computational Materials Science*, 196, 110516.
- Chegel, R., Behzad, S.** (2020) Tunable electronic, optical, and thermal properties of two-dimensional germanene via an external electric field. *Scientific Reports*, 10(1), 704.
- Das, D. K., Sarkar, J., Singh, S.** (2018) Effect of sample size, temperature and strain velocity on mechanical properties of plumbene by tensile loading along longitudinal direction: A molecular dynamics study. *Computational Materials Science*, 151, 196–203.
- Dunbrack, A., Cano, J.** (2023) Intrinsically multilayer moiré heterostructures. *Physical Review B*, 107(23), 235425.
- García-Bello, J. L., Batista-Luna, T. T., Villar-Goris, N. A., Camué-Ciria, H. M., Cid-Pérez, D.** (2023) Grafeno: Producción, caracterización y aplicaciones. *Tecnología Química*, 43(1), 59–80.
- Gómez, A. R.** (2004) Ecuaciones diofánticas. *Isagogé*, (1), 9.
- Huang, H.-H., He, Q.** (2024) Nonlinear regression analysis. *arXiv preprint arXiv:2402.05342*.
- Insad, S., Drissi, L. B., Et al.** (2022) Two-dimensional stanene: Electron-phonon interaction. *Materials Today: Proceedings*, 53, 437–440.
- Kolář, K., Zhang, Y., Nadj-Perge, S., von Oppen, F., Lewandowski, C.** (2023) Electrostatic fate of n-layer moiré graphene. *Physical Review B*, 108(19), 195148.
- Li, C., Fan, B., Li, W., Wen, L., Liu, Y., Wang, T., Sheng, K., Yin, Y.** (2015) Bandgap engineering of monolayer mos 2 under strain: A dft study. *Journal of the Korean Physical Society*, 66, 1789–1793.
- Li, S.-y., Xu, Z., Wang, Y., Han, Y., Watanabe, K., Taniguchi, T., Song, A., Ma, T.-B., Gao, H.-J., Jiang, Y., Et al.** (2024) Quasiperiodic moiré reconstruction and modulation of electronic properties in twisted bilayer graphene aligned with hexagonal boron nitride. *Physical Review Letters*, 133(19), 196401.
- Mei, H., Zhong, Y., He, D., Du, X., Li, C., Cheng, N.** (2020) Elastic, electronic and optical properties of new 2d and 3d boron nitrides. *Scientific Reports*, 10(1), 7873.
- Mendoza-Villa, F., Manrique-Castillo, E. V., Passamani, E. C., Ramos-Guivar, J. A.** (2024) Towards the analytical generalization of the transcendental energy equation, group velocity, and effective mass in one-dimensional periodic potential wells with a computational application to common coupled potentials. *Applied Sciences*, 14(10), 3987.

- Mendoza-Villa, F., Ramos-Guivar, J. A., Espinoza-Bernardo, R.** (2024) Generalized one-dimensional periodic potential wells tending to the dirac delta potential. *Physics*, 6(1), 75–93.
- Mozvashi, S. M., Vishkayi, S. I., Tagani, M. B.** (2020) Antimonene/bismuthene vertical van-der waals heterostructure: A computational study. *Physica E: Low-dimensional Systems and Nanostructures*, 118, 113914.
- Ospina Medina, M. C.** (2017) Modelos matemáticos para la descripción de patrones de moiré en redes de bravais.
- Shallcross, S., Sharma, S., Kandelaki, E., Pankratov, O.** (2010) Electronic structure of turbostratic graphene. *Physical Review B—Condensed Matter and Materials Physics*, 81(16), 165105.
- Shallcross, S., Sharma, S., Pankratov, O. A.** (2008) Quantum interference at the twist boundary in graphene. *Physical review letters*, 101(5), 056803.
- Stephan, R., Hanf, M.-C., Sonnet, P.** (2015) Molecular functionalization of silicene/ag (111) by covalent bonds: A dft study. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 17(22), 14495–14501.
- Tani, T., Hitomi, M., Kawakami, T., Koshino, M.** (2022) Topological edge and corner states and fractional corner charges in blue phosphorene. *Physical Review B*, 105(7), 075407.
- Tian, Y.-P., Wang, C.-B., Gong, W.-J.** (2023) Arsenene as a promising sensor for the detection of $h^2 s$: A first-principles study. *RSC advances*, 13(4), 2234–2247.
- Wu, Y., Sun, M.** (2024) 2d moiré superlattice materials: Synthesis, properties and applications. *Applied Materials Today*, 37, 102101.
- Xian, L., Paz, A. P., Bianco, E., Ajayan, P. M., Rubio, A.** (2017) Square selenene and tellurene: Novel group vi elemental 2d materials with nontrivial topological properties. *2D Materials*, 4(4), 041003.

Original article

Assessing quinoa's resilience to Martian UV radiation through germination and chlorophyll analysis

Evaluación de la resiliencia de la quinua frente a la radiación UV marciana mediante el análisis de la germinación y la clorofila

Erika Paola Puentes-León¹, Andrea Lizeth López-Rodríguez¹, Zaida Zarely Ojeda-Pérez², Santiago Vargas-Domínguez^{1,*}

¹ Observatorio Astronómico Nacional, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

² Grupo de Investigación Bioplasma-UPTC, Facultad de Ciencias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Colombia

Abstract

As space exploration advances, identifying crops that can withstand extraterrestrial conditions is crucial for establishing sustainable life-support systems. Here, we examined the physiological response of two *Chenopodium quinoa* materials, *Quinoa Real* and *Amarilla de Marangani*, to simulated Martian ultraviolet (UV) radiation at wavelengths of 180 nm, 250 nm, and 395 nm, compared to a control treatment simulating Earth-like UV (410 nm). Using time-to-event analysis, we found that shorter UV wavelengths (180 nm and 250 nm) significantly accelerated germination, with median germination times nearly three times faster than the control. The Kaplan–Meier and Cox Proportional Hazards models revealed a wavelength-dependent stimulation of germination, with the *Amarilla de Marangani* variety consistently showing a better performance. Chlorophyll content index measurements further demonstrated that UV exposure, particularly at 180 nm, enhanced chlorophyll accumulation during early seedling development, suggesting an adaptive photoprotective response. These findings underscore quinoa's resilience in germination and early chlorophyll production under UV-induced stress and support its potential as a candidate crop for Martian agriculture. This work contributes to astrobiological efforts aimed at designing robust agricultural systems capable of supporting long-duration human missions beyond Earth.

Keywords: *Chenopodium quinoa*; Extraterrestrial stress tolerance; Ultraviolet wavelength effects; Germination dynamics; Chlorophyll accumulation; Controlled environment agriculture; Astrobiology; Space agriculture.

Resumen

A medida que avanza la exploración espacial, la identificación de cultivos capaces de resistir condiciones extraterrestres resulta crucial para establecer sistemas de soporte vital sostenibles. Se investigó aquí la respuesta fisiológica de dos materiales de *Chenopodium quinoa* — la quinua real y la amarilla de Marangani— a radiación ultravioleta (UV) marciana simulada en longitudes de onda de 180 nm, 250 nm y 395 nm, en comparación con un tratamiento control que simulaba la radiación UV terrestre (410 nm). Mediante un análisis de tiempo hasta el evento, se estableció que las longitudes de onda más cortas (180 nm y 250 nm) aceleraron significativamente la germinación, con tiempos medios casi tres veces menores que el control. Los modelos de Kaplan–Meier y de riesgos proporcionales de Cox revelaron una estimulación de la germinación dependiente de la longitud de onda, siendo la variedad amarilla de Marangani la que mostró consistentemente un desempeño superior. Las mediciones del índice de contenido de clorofila demostraron, además, que la exposición a UV, en particular a 180 nm, incrementó la acumulación de clorofila durante el desarrollo temprano de las plántulas, lo que sugiere una respuesta fotoprotectora adaptativa. Estos hallazgos resaltan la resiliencia de la quinua durante la germinación y la producción temprana de clorofila bajo estrés

Citation: Puentes-León EP, *et al.* Assessing quinoa's resilience to Martian UV radiation through germination and chlorophyll analysis. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):336-352, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3314>

Editor: Gerhard Fischer

***Corresponding autor:**
Santiago Vargas Dominguez;
svargasd@unal.edu.co

Received: November 18, 2025

Accepted: December 4, 2025

Published on line: April 29, 2026



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

inducido por radiación UV, lo que respalda su potencial como cultivo candidato para la agricultura marciana. Este trabajo contribuye a los esfuerzos astrobiológicos encaminados al diseño de sistemas agrícolas robustos capaces de sostener misiones humanas de larga duración más allá de la Tierra.

Palabras clave: *Chenopodium quinoa*; Tolerancia a estrés extraterrestre; Efectos de longitudes de onda ultravioleta; Dinámica de germinación; Acumulación de clorofila; Agricultura en ambientes controlados; Astrobiología; Agricultura espacial.

Introduction

As human exploration of Mars becomes an increasingly tangible goal, developing sustainable agricultural systems capable of supporting life beyond Earth has become a critical research priority (Westall *et al.*, 2013). Mars has an extreme environment, characterized by low atmospheric pressure, frigid temperatures, limited water availability, and intense ultraviolet (UV) radiation due to the absence of a protective ozone layer (Barth, 1964; Owen *et al.*, 1977; Yamashita *et al.*, 2006; Hassler *et al.*, 2024). The Martian atmosphere, composed mainly of carbon dioxide, offers minimal shielding against solar UV radiation, particularly in the biologically harmful UV-B and UV-C ranges (200–400 nm) (Rontó *et al.*, 2006). This high-energy radiation poses a significant challenge to both microbial survival and plant cultivation, necessitating the selection of resilient crops and protective strategies for future extraterrestrial agriculture.

One promising candidate is *Chenopodium quinoa* (quinoa), a highly adaptable Andean crop known for its tolerance to extreme terrestrial environments, including high altitudes, saline soils, drought, and variable radiation levels (Hussein *et al.*, 2025; Roman, 2021; Cui *et al.*, 2024). Quinoa's physiological resilience suggests that it may also withstand some of the harsh conditions present on Mars, making it an ideal model for investigating plant adaptability in simulated Martian environments.

Previous research has shown that UV exposure can activate stress-responsive mechanisms in plants, such as the production of UV-absorbing compounds and antioxidants, which help mitigate oxidative damage (Prado *et al.*, 2016; Salama *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2022). Exploring whether similar responses occur under Mars-like UV radiation can inform strategies for enhancing crop survival in extraterrestrial settings.

A candidate for Martian agriculture

Chenopodium quinoa is a highly promising candidate for Martian agriculture due to its exceptional adaptability to extreme terrestrial environments. Native to the Andes, quinoa thrives under a wide range of stress conditions, including high UV exposure, low temperatures, saline soils, and drought (Singh *et al.*, 2019; Roman, 2021; Cui *et al.*, 2024). Its high nutritional value, including a complete amino acid profile, further enhances its suitability for supporting human life in extraterrestrial settings. Previous studies have demonstrated quinoa's ability to activate physiological responses, such as antioxidant production and photoprotective mechanisms, under radiation and biochemical responses to abiotic stressors, including oxidative and hormonal regulation mechanisms that depend on genotype and stress intensity (Hinojosa *et al.*, 2018; Shabala *et al.*, 2012). These traits suggest a potential resilience to the harsh environmental conditions present on Mars, where high-energy UV radiation, low atmospheric pressure, and soil nutrient limitations represent critical challenges for plant survival.

Here, we examined the effects of simulated Martian UV radiation on two quinoa materials, *Quinoa Real* and *Amarilla de Maranganí*, focusing on germination rates and chlorophyll content as key indicators of stress tolerance and adaptability. By replicating critical aspects of the Martian UV environment, we characterized quinoa's physiological responses to assess its viability as a sustainable food crop for future Mars missions. The findings not only contribute to the growing field of astrobiology but also support the development of robust plant-based life support systems for long-term human exploration and extraterrestrial colonization.

Methods

To place our experimental design in context, we selected UV treatments spanning UV-C (180 nm), UV-B (250 nm), and UV-A (395 nm), plus an Earth-like near-UV control (410 nm). This choice was motivated by the strong wavelength dependence of plant responses to UV radiation and by the growing body of controlled-environment studies showing that UV-B/UV-A can induce measurable, dose- and genotype-dependent effects on plant development, photosynthesis-related traits, protective metabolism, and hormonal regulation (Neugart & Schreiner, 2018; Mariotti *et al.*, 2021). Quinoa-specific literature supports this rationale: recent work explicitly examining UV-B stress in quinoa reports significant impacts on germination and early growth, underscoring that quinoa responses are sensitive to UV exposure regime and developmental stage. Additionally, UV-B elicitation experiments in quinoa sprouts/seedlings have demonstrated that short UV-B exposures can modify photosynthetic pigments and phenolic/antioxidant profiles, reinforcing the relevance of pigment-based endpoints in quinoa under UV treatments (Cardi *et al.*, 2025).

Comparable controlled UV-B supplementation studies in related crop systems provide further methodological precedent: for example, UV-B (and UV-C) treatments have been systematically tested in lettuce cultivars with documented changes in photosynthetic activity and antioxidant properties, and UV-B regimes in amaranth leaves/baby-leaf systems have been explored under defined intensities and exposure durations to elicit stress-protective metabolite responses (Skowron *et al.*, 2024).

Accordingly, we focused on germination dynamics (time-to-event) as a sensitive integrative metric of early performance under UV exposure, and on chlorophyll status quantified via the chlorophyll content index (CCI) as a rapid, non-destructive proxy for photosynthetic adjustment/acclimation during early seedling development —endpoints widely used in UV-plant physiology and elicitation studies (Neugart & Schreiner, 2018).

Experimental setup

To simulate Martian-like UV radiation conditions, a controlled laboratory environment was created with specific UV light sources to replicate the radiation spectrum on Mars (Cockell *et al.*, 2000). The seeds of each material were sourced from the Germplasm Bank of the Department of Boyacá in Colombia (<https://www.gbif.org/es/dataset/0428bf13-3fd0-43cb-b2bd-baec72974ab5>), ensuring genetic diversity and suitability for experimental purposes. Two quinoa materials were used in this study: The first corresponded to *Quinoa real* (M1; seed bank code BGQ0009), collected in Ventaquemada (5°22'00.4"N, 73°31'16.9"W) and stored for seven years. The second material was *Amarilla de Marangani* (M2; BGQ0020), collected in Pasca (4°18'32.8"N, 74°17'59.6"W) and stored for nine years.

The experimental setup consisted of four independent exposure chambers (constructed with a main wooden structure and particleboard panels; an internal lighting system was installed in each chamber, and the interior walls were lined with black cardboard to prevent light leakage and ensure controlled irradiation conditions), each equipped with a UV lamp operating at a nominal peak wavelength of 180 nm, 250 nm, or 395 nm, corresponding respectively to the UV-C, UV-B, and UV-A spectral ranges expected at the Martian surface due to the planet's thin atmosphere and lack of an ozone layer (Figure 1S, <https://www.raccefnyn.co/index.php/raccefnyn/article/view/3314/5324>). A fourth chamber served as a control and was equipped with an Earth-like UV-A lamp centered at 410 nm.

Lamp output was initially defined using photometric operating values, with nominal luminous flux settings of 200 lumens (180 nm), 275 lumens (250 nm), 260 lumens (395 nm), and 250 lumens (410 nm, control). These values were used exclusively to ensure stable and repeatable lamp operation and were not interpreted as a measure of ultraviolet irradiance, as lumens are photometric units weighed to the human visual response and are unsuitable for UV quantification, particularly at wavelengths below 400 nm.

To ensure equivalence among exposure chambers, we used lamps of the same make and model within each wavelength category, operated under identical electrical settings. All lamps had comparable usage histories and were allowed to warm up for a fixed period

before exposure. Lamps were mounted at a constant distance from the sample surface with perpendicular orientation, and all Petri dishes were placed within the uniformly illuminated region of each chamber, fully covered by the lamp footprint and free of shading or obstructions (**Table 1S**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/3314/5324>).

Direct radiometric measurements of irradiance at the seed surface (mW cm^{-2}) were not available for this experimental campaign. To ensure reproducibility, therefore, we provide a complete description of the UV sources and exposure geometry. Lamps were operated at manufacturer-specified electrical power, and exposure duration, lamp-to-sample distance, illuminated area, and chamber geometry were kept identical across all treatments, ensuring that differences between experimental conditions reflect spectral effects rather than geometric or temporal variability. Detailed information on lamp make and model, nominal peak wavelengths, full spectral emission distributions, electrical power ratings, manufacturer-provided radiant flux (when available), and lamp-to-sample geometry is provided in **Table 1S**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/3314/5324>, to allow independent reconstruction or estimation of irradiance in future studies.

Throughout the experiment, environmental parameters, including temperature and humidity, were continuously monitored to ensure uniform conditions across all experimental chambers. Temperature and relative humidity were constantly monitored using calibrated digital sensors. Environmental conditions were maintained at $14.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ and 72% relative humidity, with fluctuations remaining within $\pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $\pm 3\%$ RH throughout the experiment. All exposure chambers were operated under identical environmental conditions for the full duration of the study, also ensuring that any observed effects on germination and chlorophyll production could be attributed solely to the UV radiation treatments. Each chamber contained 12 Petri dishes with quinoa seeds. Twenty seeds were placed in each dish, totaling 240 seeds per treatment. This setup ensured consistent exposure to the simulated Martian UV radiation, allowing for detailed observations on the effects of varying wavelengths and intensities on seed germination and chlorophyll production.

Biological material

The biological material used consisted of two quinoa materials, *Quinoa Real* (labeled M1) and *Amarilla de Marangani* (labeled M2), chosen for their nutritional value and potential adaptability to extreme environmental conditions. *Quinoa real*, a high-altitude variety traditionally grown in the Andean region, is known for its resilience to low temperatures and high UV exposure. *Amarilla de marangani*, a variety also cultivated in high-altitude areas, possesses notable tolerance to various environmental stressors, making both materials suitable candidates for testing under simulated Martian conditions.

Before the experiment, the seeds underwent a standardized preparation process. Each batch was initially cleaned and sorted to remove any damaged or undersized seeds. To ensure uniformity, seeds were then under controlled conditions ($14.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ and 72% relative humidity) until we started the experiment, minimizing any pre-exposure to stress.

For the experimental trials, 20 seeds of each variety were placed in individual Petri dishes, twelve per UV treatment and control condition, resulting in 12 independent biological replicates per treatment and per quinoa material (240 seeds per material per treatment). Each Petri dish was lined with moistened filter paper to provide a stable moisture source, and seeds were evenly spaced to prevent overlap and ensure uniform exposure to the simulated Martian UV radiation.

The Petri dish was defined as the experimental unit for all germination analyses to avoid pseudoreplication. At the start of the experiment, Petri dishes were randomly assigned to positions within each exposure chamber and placed within the uniformly illuminated region. Chamber geometry and lamp configuration were identical across treatments, minimizing potential plate and position effects during UV exposure.

Figure 1 illustrates representative visual examples of *Chenopodium quinoa* seed samples obtained during different stages of the experiment, highlighting at first glance the morphological responses under ultraviolet radiation exposure. Panels (a) and (b) correspond

to the *Amarilla de Marangani* material. In (a), seeds are shown at the initial stage of the experiment, before UV treatment, with intact seed coats and no visible germination. Panel (b) shows the same material after the completion of the germination assay, where most seeds have initiated radicle emergence, indicating successful germination. Panels (c) and (d) display the germination response of *Quinoa Real* seeds after UV exposure. In these Petri dishes, seeds exhibit clear signs of physiological activity, with radicle and hypocotyl elongation. Panels (e), (f), and (g) offer close-up views of *Amarilla de marangani* seeds during different stages of the germination process. Image (e) captures the very early phase of radicle emergence, (f) shows the development of the embryonic axis with increased chlorophyll pigmentation, and (g) presents a fully germinated seedling with a clearly extended radicle. These images provide morphological evidence of quinoa's capacity to progress through the key stages of early plant development under simulated Martian UV conditions. The details of the quantitative analysis will be addressed in the following sections.

Measurement techniques

To assess the impact of simulated Martian UV radiation on the physiological and biochemical properties of *C. quinoa*, we used a series of standardized measurement techniques. These methods were designed to evaluate key indicators of plant stress and adaptation, including germination rates and chlorophyll content. By leveraging precise observational protocols and custom Python-based analysis scripts implementing Kaplan–Meier estimators and Cox proportional hazards models, the study aimed to ensure accurate and reproducible results.

Germination rates

To evaluate the effects of simulated Martian UV radiation on quinoa seed germination, germination rates were measured for both *Quinoa Real* and *Amarilla de Marangani* materials under each UV treatment and the control condition. Germination was defined as

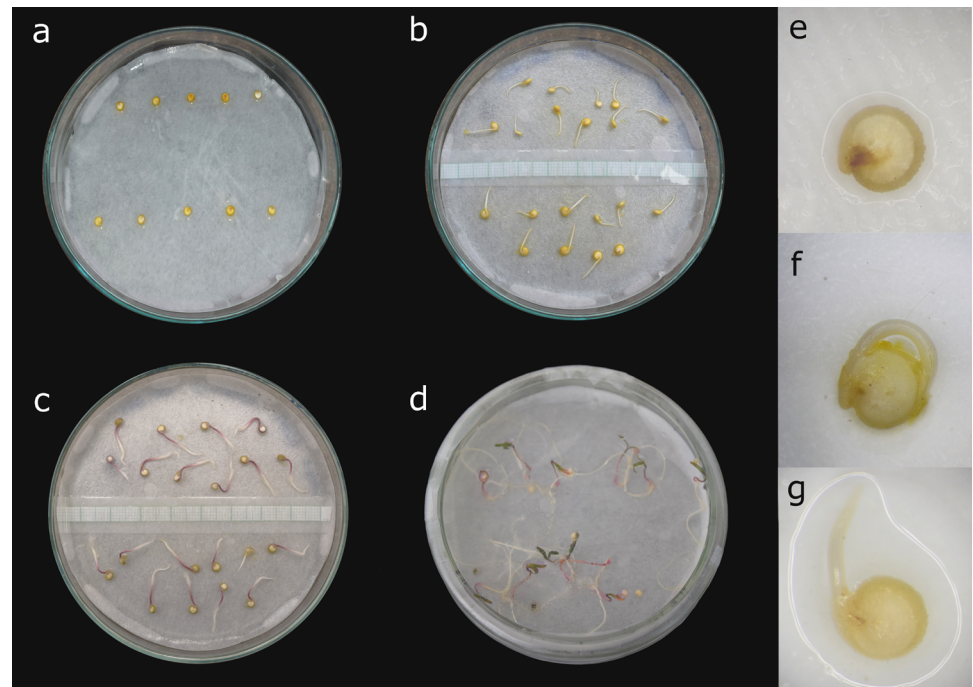


Figure 1. Representative images of *Chenopodium quinoa* seed germination under experimental conditions. (a) *Amarilla de Marangani* seeds before UV exposure. (b) Same variety after germination. (c–d) *Quinoa Real* after UV-induced germination. (e–g) Close-up views of different germination stages in *Amarilla de Marangani*, showing radicle emergence (e), hypocotyl development (f), and early seedling formation (g)

the visible emergence of the radicle (root tip) from the seed coat, and seeds were considered germinated only when the radicle reached a minimum length of 1 mm, ensuring consistent identification of successful germination events.

Germination was monitored over an 84-hour period at fixed observation intervals (every 2 hours), during which all Petri dishes were systematically inspected. At each time point, the number of seeds meeting the germination criterion was recorded. Scoring was performed by the same trained observer following a standardized protocol, using an objective morphological criterion to minimize observer bias.

At the end of the 84-hour observation period, the final germination rate was calculated as the percentage of germinated seeds relative to the total number of seeds per dish. Seeds that did not meet the germination criterion by 84 h were retained in the dataset and treated as right-censored observations in subsequent time-to-event (survival) analyses.

Kaplan–Meier estimator

The Kaplan–Meier estimator is a non-parametric statistic widely used to estimate the survival function of time-to-event data (**Kaplan & Meier**, 1958). Here, we adapted this method to analyze germination data by treating the emergence of the radicle as the “event” of interest. This approach allowed us to account for variability in germination times across different UV treatments and provided a robust means to compare germination dynamics between the two quinoa materials, M1 and M2, under simulated Martian UV radiation.

For each treatment group, we recorded the time (in hours) at which each seed germinated, considering germination successful when the radicle length reached at least 1 mm. Seeds that failed to germinate during the 84-hour observation period were treated as censored data, as their germination status remained unknown beyond the study's duration. The Kaplan–Meier estimator was calculated using the formula:

$$S(t) = \prod_{t_i \leq t} (1 - d_i/n_i),$$

where $S(t)$ is the estimated survival function at time t , d_i is the number of seeds germinated at time t_i , and n_i is the number of seeds at risk of germinating at time t_i . This formula allowed us to estimate the probability of seeds having not germinated by a given time point. The Kaplan–Meier survival curves for each treatment group were plotted, and statistical comparisons between groups were conducted using the log-rank test. This test assessed whether differences in germination dynamics across various UV wavelengths (180 nm, 250 nm, 395 nm, and 410 nm) were statistically significant. Additionally, confidence intervals for the survival estimates were calculated to provide a measure of uncertainty in the data.

Chlorophyll content

Chlorophyll content was used as an indicator of photosynthetic status and physiological response to simulated Martian UV radiation in one-month-old M1 and M2 seedlings. The plants were placed in bags containing soil, rice husk, and peat, and these same plants were used during the experimental stage. Measurements were performed at regular intervals during and after UV exposure to track stress-induced changes and early acclimation responses.

The CCI was quantified using a portable chlorophyll meter (Apogee MC-100, Apogee Instruments Inc., Logan, USA), which provides non-destructive estimates of relative chlorophyll levels. CCI measurements were conducted on the same cohort of seedlings repeatedly over time, using the first fully expanded true leaf when available or the cotyledons at earlier developmental stages.

For each seedling, three technical readings per leaf were taken at each time point, and the average value was used for analysis. Individual seedlings were treated as the biological units to avoid pseudoreplication. Measurements were recorded every five hours over a 75-hour monitoring period following the onset of UV exposure. Before each measurement session, the instrument was checked and calibrated according to the manufacturer's recommendations, and instrument settings were kept constant throughout the experiment.

Results and analysis

To assess the effects of simulated Martian irradiance on quinoa seed germination, we conducted experiments exposing seeds to three Martian-like UV wavelengths (180 nm, 250 nm, and 395 nm) and compared their performance to a control group subjected to Earth-like UV radiation (410 nm).

Germination dynamics were analyzed using time-to-event methods to account for differences in germination timing among treatments. Kaplan–Meier survival curves were constructed for each UV treatment and quinoa material, and differences between curves were assessed using Cox proportional hazards models.

The proportional hazards assumption of the Cox models was evaluated using Schoenfeld residuals, including both statistical tests and visual inspection of residual plots. Additional graphical diagnostics, such as the inspection of Kaplan–Meier curves, were used to identify potential violations of proportionality.

Seeds that did not germinate by the end of the 84-hour observation period were treated as right-censored observations. No interpolation of germination times was performed; all analyses were based on observations recorded at discrete time points.

Table 1 summarizes the germination parameters of seeds under different wavelengths, while **Figure 2** provides a detailed depiction of germination dynamics under UV exposure. The left panel shows the number of newly germinated seeds recorded at

Table 1. Germination parameters of *Quinoa real* (M1) and *Amarilla de Marangani* (M2) seeds under different wavelengths. Each group consists of 80 seeds.

Wavelength (nm)	Parameter	M1 Group 1	M1 Group 2	M1 Group 3	M2 Group 1	M2 Group 2	M2 Group 3
180 nm	Germination time for the highest seed quantity (h)	12	12	13	13	13	13
180 nm	Quantity of germinated seeds	60	42	42	52	50	75
180 nm	Germinated seeds (%)	75	52.5	52.5	65	63	94
250 nm	Germination time for the highest seed quantity (h)	14	9	15	13	13	13
250 nm	Quantity of germinated seeds	56	34	44	78	73	76
250 nm	Germinated seeds (%)	70	43	55	98	91	95
395 nm	Germination time for the highest seed quantity (h)	16	35	35	15	15	16
395 nm	Quantity of germinated seeds	37	48	44	73	80	90
395 nm	Germinated seeds (%)	16	48	55	91	86	72
410 nm (Control)	Germination time for the highest seed quantity (h)	37	29	30	28	29	28
410 nm (Control)	Quantity of germinated seeds	24	80	23	52	29	38

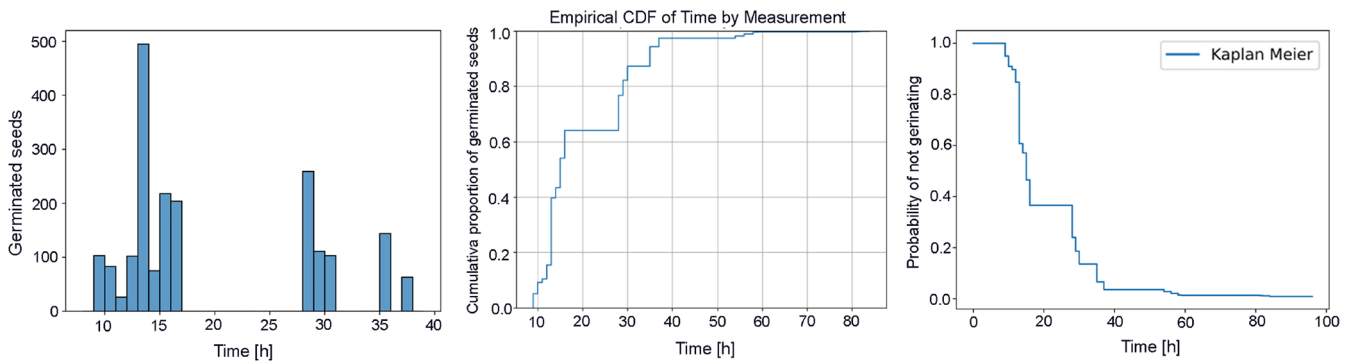


Figure 2. *Left:* Numbers of newly germinated seeds recorded at each observation interval, representing seeds that germinated between consecutive assessments. *Center:* The same data plotted as cumulative totals. *Right:* Kaplan-Meier curve of probability of not germinating. Median survival time 15.0 h

discrete observation time points. Due to logistical constraints, no observations were recorded during an intermediate time window, resulting in a temporary gap in the time series. The central panel presents the cumulative proportion of germinated seeds based on the available observation points. Germination progressed rapidly during the initial phase, followed by a latency interval corresponding to the observation gap, and then resumed at later time points.

The right panel shows the Kaplan–Meier survival curve, representing the probability of seeds remaining ungerminated over time. The curve exhibits a steep initial decline associated with early germination events, followed by a period of apparent stabilization reflecting the absence of observations, and a subsequent decline as additional germination events were recorded. The median survival time, defined as the time at which 50% of seeds had germinated, was 15 hours, indicating that most germination occurred early in the experiment.

To quantify the relative risk of germination over time, we applied the Cox Proportional Hazards model (Cox, 1972), which assumes that the hazard ratio between groups remains constant (time-invariant) and that each treatment modifies the baseline hazard by a multiplicative factor. The survival curves presented in **Figure 3** indicate that both quinoa materials exhibit faster germination under shorter UV wavelengths (180 nm and 250 nm), as reflected by the steeper decline in the probability of not germinating. At 180 nm, variety M2 shows consistently higher germination hazard than M1, whereas at 250 nm, both varieties display similar survival trajectories. Under longer wavelengths (395 nm and 410 nm), germination is delayed and more variable, particularly for M1. Overall, these patterns confirm a clear wavelength-dependent effect of UV radiation on germination dynamics, with M2 exhibiting a higher probability of early germination across treatments. Differences among treatments were statistically significant (log-rank test, $p < 0.05$). All analyses were performed using Python. These findings underscore the wavelength-dependent influence of UV radiation on quinoa seed germination and highlight the importance of integrating time-to-event analyses in studies of plant responses to abiotic stressors, particularly in the context of astrobiological research.

Seed germination analysis

The germination performance of the two quinoa materials showed distinct responses to UV treatments. M2 consistently exhibited higher germination rates compared to M1, particularly under shorter UV wavelengths (180 nm and 250 nm). This suggests a greater adaptability of *Amarilla de Marangani* to UV-induced stress, which may be attributed to genetic or physiological factors. **Table 2** summarizes the germination parameters for both materials under each treatment. Seeds exposed to 180 nm UV radiation germinated

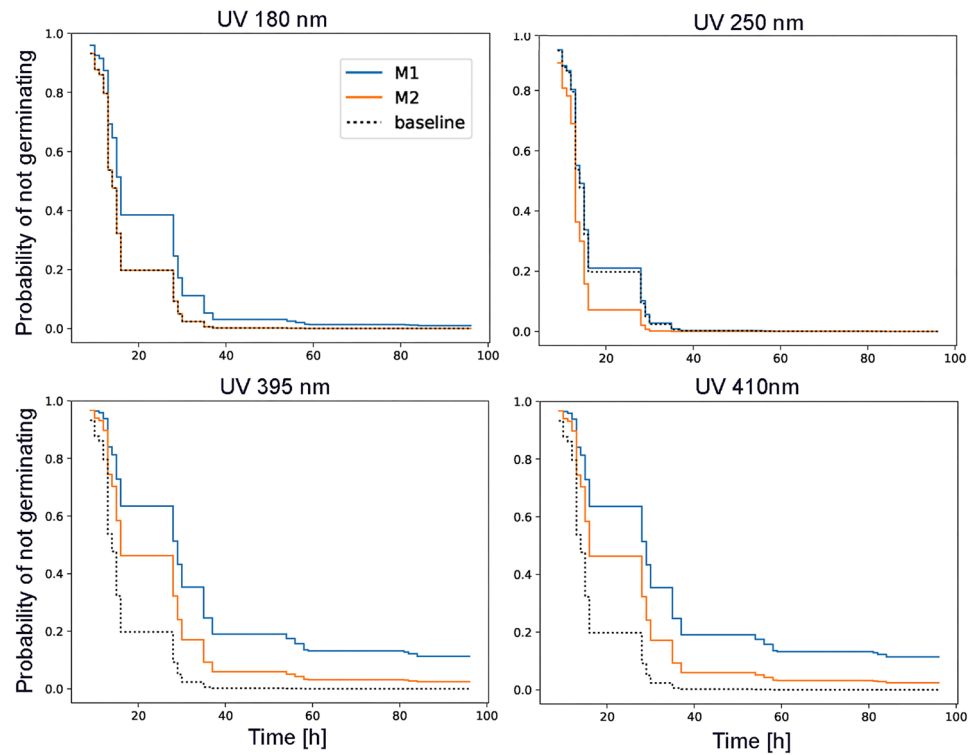


Figure 3. Probability of no germination showing the dynamics for *Chenopodium quinoa* seeds under different UV irradiance levels for *Quinoa Real* (M1) and *Amarilla de Marangani* (M2), as labeled

Table 2. Summary of germination parameters for *Quinoa Real* (M1) and *Amarilla de Marangani* (M2) under different UV treatments

Wavelength (nm)	Variety	Mean Germination Time (h)	Germination Rate (%)	Peak Germination Time (h)
180	M2	12	74	12
180	M1	14	75	13
250	M2	13	95	13
250	M1	15	70	14
395	M2	16	72	15
395	M1	35	55	16
400 (control)	M2	28	38	28
400 (control)	M1	30	23	30

significantly faster, with a mean germination time of 12 hours for M2, compared to 14 hours for M1. The control group displayed the slowest germination rates, with mean times exceeding 30 hours for both materials.

Figure 4 shows the cumulative germination curves of seeds exposed to different UV wavelengths for M1 and M2. Differences in germination dynamics are observed depending on the wavelength and seed type. For example, at 395 nm and 410 nm, seeds associated with M2 exhibit faster and more synchronized germination compared to M1. At 250 nm, both seed types showed rapid and nearly simultaneous germination. These results highlight the influence of UV wavelength and seed type on germination timing and rate.

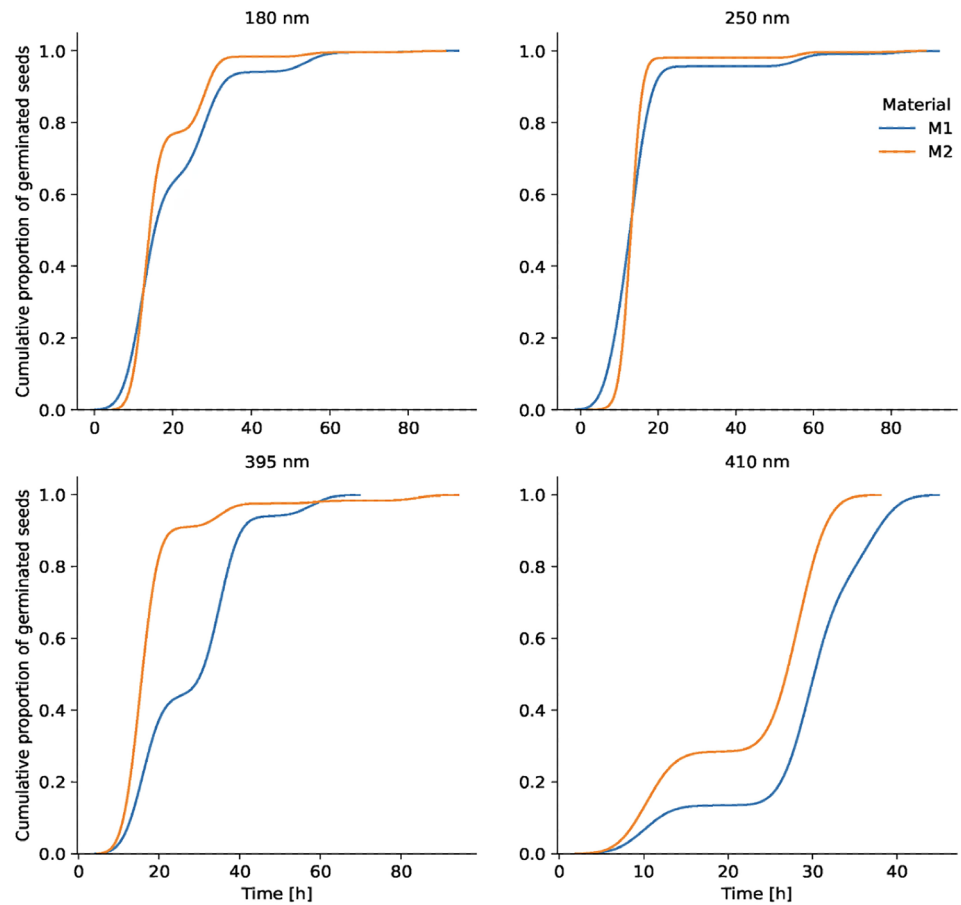


Figure 4. Smoothed cumulative germination curves of seeds exposed to different UV wavelengths (180 nm, 250 nm, 395 nm, and 410 nm) for *Quinoa Real* (M1) and *Amarilla de Marangani* (M2), as labeled. The plots show the cumulative proportion of germinated seeds over time (in hours). Differences in germination dynamics are observed depending on the wavelength and seed type (M1 or M2).

Figure 5 displays the cumulative germination curves showing the proportion of all germinated seeds over time under different UV wavelengths. Each curve represents the smoothed response across various wavelengths. Germination was fastest and most synchronized under 250 nm, while delays and plateaus are more evident at longer wavelengths (395 nm and 410 nm), especially at 410 nm, where a marked lag phase appears between 17 and 27 hours. These results suggest that UV wavelength significantly influences the timing and rate of seed germination.

Chlorophyll levels

The chlorophyll content index (CCI) was monitored over time to assess the photosynthetic response of quinoa seedlings to UV radiation at 180 nm. **Figure 6** shows the temporal evolution of CCI for both materials, M1 (left) and M2 (right), together with their respective Gaussian fits. In contrast to the previous section, the CCI time-series analysis incorporates a more comprehensive statistical treatment, allowing a clearer identification of the temporal dynamics and amplitude of the physiological response. In both cases, CCI exhibits an initial slight decrease during the early exposure period, followed by a pronounced rise that peaks between approximately 39 and 41 hours. This delayed maximum indicates a non-immediate photosynthetic adjustment, likely linked to the activation of protective or repair pathways within the photosynthetic machinery. After the peak, CCI values gradually

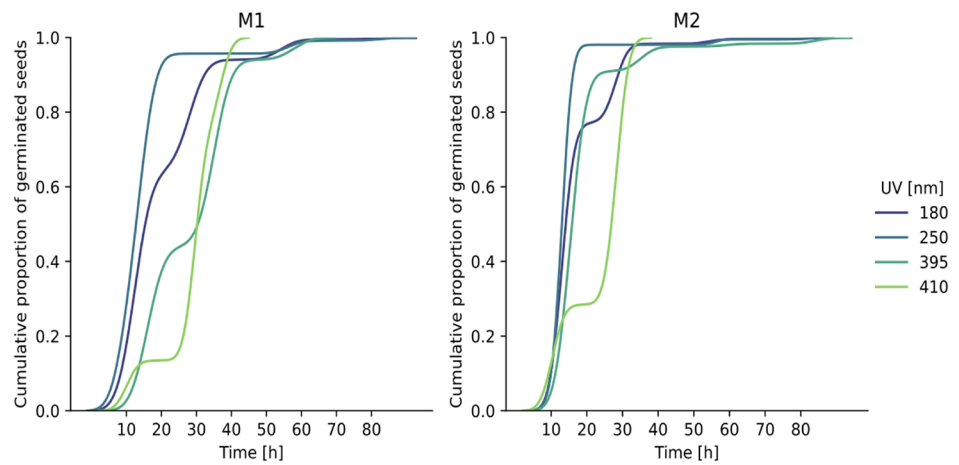


Figure 5. Smoothed cumulative germination curves showing the proportion of germinated seeds over time under different UV wavelengths (180 nm, 250 nm, 395 nm, and 410 nm, in colors). *Left: Quinoa Real (M1) and Right: Amarilla de Marangani (M2)*

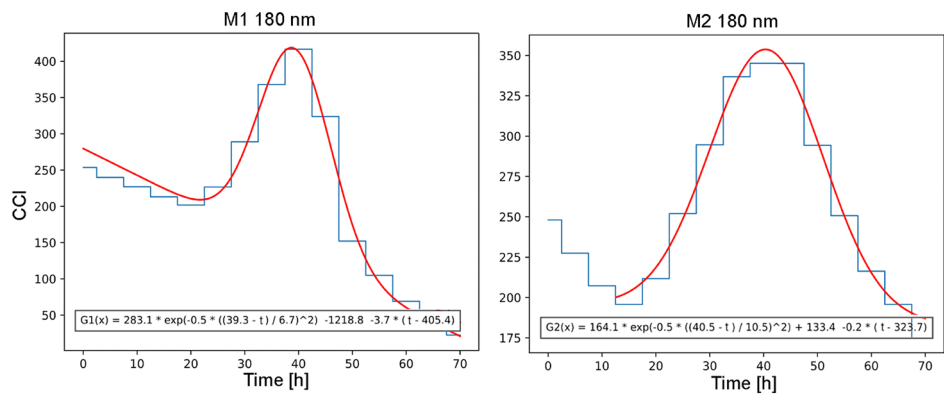


Figure 6. Blue: Measured chlorophyll content index (CCI) over time for *Quinoa Real* (left: M1) and *Amarilla de Marangani* (right: M2) under UV radiation of 180 nm. Red: The fitted curve according to the Gaussian formulas at the bottom

decline, suggesting either the onset of photoinhibition or a stabilization phase following acclimation to the stress conditions. Quantitatively, M1 reaches a higher CCI peak (~410) compared with M2 (~350), revealing a stronger compensatory photosynthetic response in this material under UV stress. The fitted Gaussian models captured this single dominant response phase with high fidelity, highlighting that the chlorophyll synthesis did not follow a sustained or multi-phase pattern.

It is important to note, however, that gaps in the dataset—particularly in the central portion of the measurement series (as also seen in **Figure 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3314/5324>)—required smoothing and curve fitting to describe the overall temporal trend. Consequently, inferences drawn from these intervals carry significant uncertainty, and the exact timing and magnitude of intermediate fluctuations should be interpreted with caution. Despite this limitation, the general trends and fitted curves provide a consistent framework for understanding the delayed yet pronounced chlorophyll response to extreme UV exposure.

Figure 7 presents the temporal evolution of chlorophyll content index (CCI) for the two quinoa materials (M1, magenta; M2, cyan) under three UV treatments (180 nm, 250

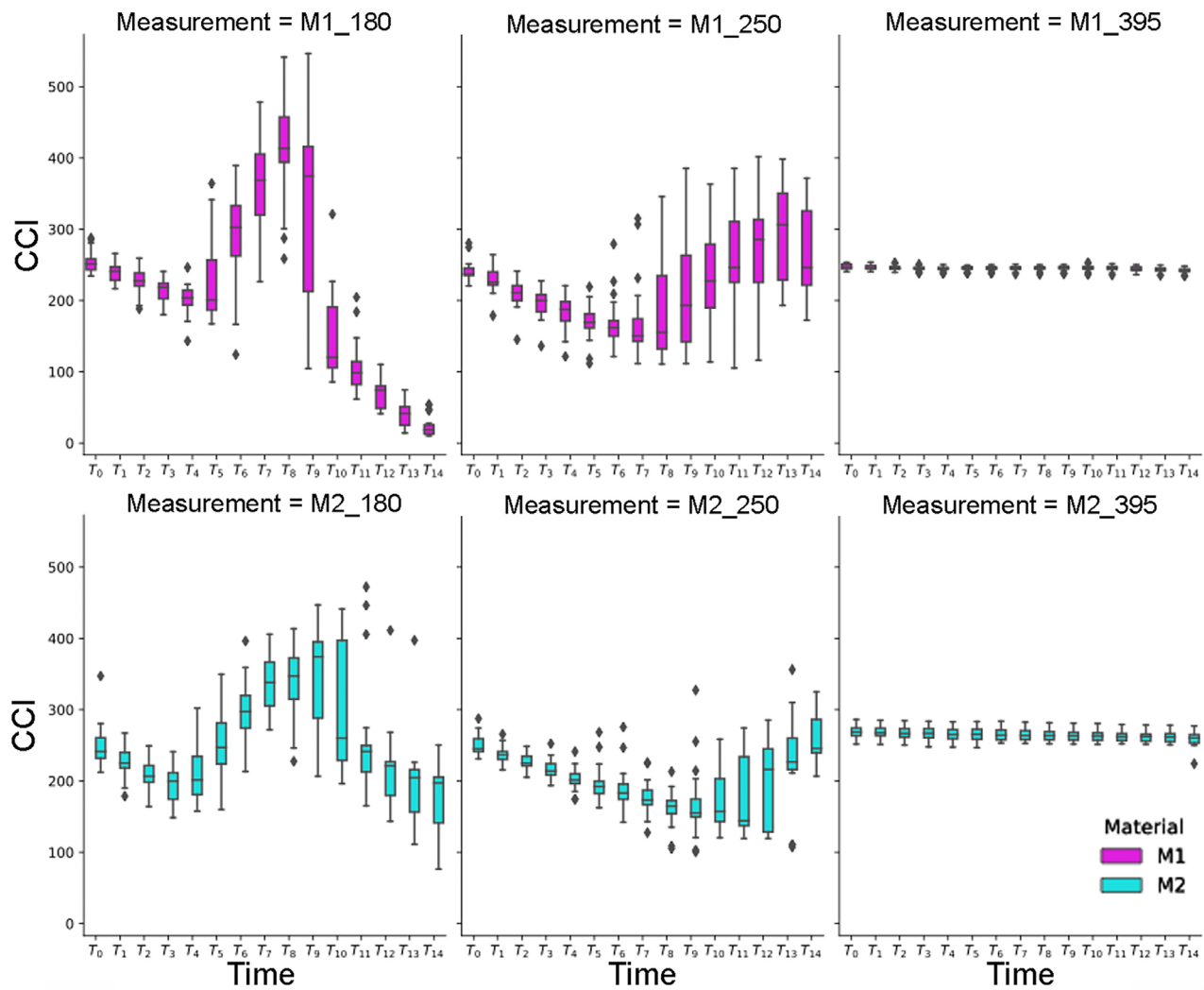


Figure 7. Temporal evolution of the Chlorophyll Content Index (CCI) for two quinoa materials (*Quinoa Real*, M1 in magenta; *Amarilla de Marangani*, M2 in cyan) under three ultraviolet radiation treatments: 180 nm, 250 nm, and 395 nm. Each subplot displays boxplots representing the distribution of CCI values across 15 time points (T0–T14).

nm, 395 nm). Responses are strongly wavelength- and time-dependent, and fluctuations in the CCI are indicators of increased stress in the plants. Under 180 nm irradiation, both materials exhibit a pronounced, transient response. This is, CCI falls modestly in the earliest time points, then rises sharply to a distinct peak in the mid-experiment interval (approximately T6–T8) before declining rapidly toward the final time points. This mid-experiment peak is larger and more variable for M1 than for M2, indicating a greater amplitude (and inter-individual variability) of the short-wavelength response in M1. Note that at 180 nm, the stress response appears early and is particularly pronounced. Under 250 nm irradiation, the pattern is different. In this case, both materials show a modest early decline in CCI followed by a gradual recovery and increasing CCI at later time points (T8–T14); variability also increases toward the end of the series. By contrast, the 395 nm treatment shows essentially no temporal change in CCI for either variety (tight, near-constant boxplots across times from T0 to T14).

Taken together, the boxplots indicate that short-wavelength UV (180 nm) produced a strong, transient alteration in chlorophyll status (larger in M1), 250 nm produced a delayed recovery after an early depression, and 395 nm produced a negligible change.

Discussion and conclusions

Results interpretation

Our results are consistent with the growing body of literature on plant adaptive responses to ultraviolet (UV) radiation, particularly regarding the mechanisms that enable quinoa to withstand and even benefit from shortwave UV-A and UV-B exposure. The observed acceleration of germination and the increase in chlorophyll content under simulated Martian UV conditions indicate that *C. quinoa* activates a set of photomorphogenic and antioxidant pathways that mitigate radiation-induced stress while promoting early development.

At the physiological level, the responses observed in quinoa are consistent with the activation of UV-responsive signaling pathways, including the UVR8–COP1–HY5 cascade, which mediates UV perception and regulates the expression of genes involved in photomorphogenesis, antioxidant defense, and the synthesis of UV-screening compounds, such as flavonoids and anthocyanins (Jansen *et al.*, 1998; Jenkins, 2014; Tilbrook *et al.*, 2013; Robson *et al.*, 2015). It is important to note that the chlorophyll content index (CCI) is not a direct output of this signaling pathway, but rather a functional proxy reflecting the balance between photosynthetic capacity, stress-induced damage, and subsequent acclimation. Therefore, the observed CCI dynamics likely integrate multiple downstream processes, including oxidative stress responses, pigment turnover, and repair mechanisms, rather than direct transcriptional regulation by UVR8 signaling alone.

Although UVR8-mediated signaling is known to induce flavonoid and anthocyanin accumulation, these pigments were not quantified in the present study, and no systematic assessment of visible pigment intensity was performed. Future work combining chlorophyll measurements with targeted pigment profiling would be required to disentangle the relative contributions of photosynthetic pigments and UV-screening compounds to the responses observed.

The transient nature of the chlorophyll content response, with an initial decline followed by a pronounced peak, suggests a sequence of early oxidative stress followed by acclimation and repair, consistent with the generation and controlled detoxification of reactive oxygen species (ROS) through enzymes, such as superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), and ascorbate peroxidase (APX) (Hideg *et al.*, 2013).

The accelerated germination rates recorded under 180–250 nm exposures can be interpreted within a hormetic framework, where moderate UV doses act as positive stressors that trigger physiological reprogramming. Previous studies have shown that UV exposure can alter the balance of phytohormones, such as gibberellins, auxins, and abscisic acid, leading to increased seed coat permeability and faster radicle emergence (Prado *et al.*, 2016; Hussein *et al.*, 2025; Robson *et al.*, 2015). This hormetic stimulation of germination observed in quinoa is like the behavior reported in other stress-tolerant crops, such as amaranth and barley, where UV exposure promotes synchronized germination and early vigor under moderate stress conditions (Neugart & Schreiner, 2018).

The varietal differences observed between *Quinoa Real* (M1) and *Amarilla de Marangani* (M2) further emphasize the role of genetic diversity in adaptive plasticity. *Amarilla de Marangani* exhibited higher germination rates and more stable chlorophyll dynamics, consistent with previous reports indicating that certain Andean landraces possess enhanced tolerance to UV, salinity, and drought due to higher basal levels of flavonoids, phenolics, and osmoprotectants (Bazile *et al.*, 2015; Prado *et al.*, 2016). This differential response may reflect genotype-dependent differences in early UV signaling and in protective metabolites present in the seed coat and emerging tissues, although these compounds were not quantified in this study. The higher chlorophyll peak observed in *Quinoa Real*, in contrast, suggests a stronger compensatory photosynthetic adjustment that may entail greater metabolic cost.

From a photosynthetic perspective, the delayed chlorophyll peak (~39–41 h) under shortwave UV exposure likely reflects a late physiological adjustment following initial stress. Given the limited amount of photosynthetic tissue at this stage and the absence of

direct measurements of photosystem II performance or repair mechanisms, mechanistic interpretations such as D1 protein turnover remain speculative. Nevertheless, this pattern is consistent with general UV-induced acclimation responses reported in the literature (Jenkins, 2014; Natarajan *et al.*, 2024).

Implications for Martian agriculture

Mars has severe constraints for plant growth, including intense UV radiation, extreme temperatures, and low atmospheric pressure, which limit gas exchange and photosynthetic performance. While our results show that quinoa can tolerate UV stress through accelerated germination and chlorophyll-related responses, these findings reflect adaptation to a single stress factor under Earth conditions. Therefore, quinoa should be regarded as a candidate for further studies in controlled, partially pressurized greenhouse systems. Moreover, the increased chlorophyll content observed under UV exposure may provide an additional advantage for photosynthetic efficiency in low-light conditions, a scenario frequently encountered in Martian greenhouses. Such conditions are expected due to the lower solar irradiance at Mars compared to Earth, the strong attenuation of incoming light during atmospheric dust events, and the use of protective or partially shielded greenhouse structures designed to mitigate radiation exposure, all of which can substantially limit the photosynthetically active radiation reaching the crops.

These findings suggest that controlled UV exposure could be incorporated into Martian agricultural systems to stimulate beneficial adaptive responses in crops, reducing reliance on Earth-like conditions that are resource-intensive to replicate. In this context, quinoa's capacity to convert UV-induced oxidative stress into metabolic stimulation makes it an ideal candidate for experimental validation in extraterrestrial agriculture systems, complementing recent work on crop viability in Martian regolith and controlled photobioreactor systems (Eichler *et al.*, 2021; Poulet *et al.*, 2022).

Limitations and future directions

While this study provides promising insights into quinoa's adaptability under simulated Martian UV radiation, several limitations must be addressed to fully assess its potential for extraterrestrial agriculture. The experiments were conducted in controlled laboratory settings that, although simulating some Martian environmental factors, do not capture the complexity of the planet's surface. Key aspects such as low gravity, Martian soil composition, and long-term exposure to harsh conditions were not included in this study and could significantly influence plant performance.

Future research should extend the duration of UV exposure to investigate its long-term impacts on plant growth, yield, and reproduction. Exploring the effects on chlorophyll dynamics and the genetic and biochemical pathways driving stress responses will provide deeper insights into quinoa's resilience. Additionally, experiments in Mars analog environments, such as the Mars Desert Research Station (MDRS) (Poulet *et al.*, 2014), the Hawaii Space Exploration Analog and Simulation (HI-SEAS) (Binsted, 2016), the Concordia Station (Durante, 2017), the Mars Society's Flashline Mars Arctic Research Station (Bishop, 2004), and the Habitat Análogo de Exploración Espacial Simulada en Colombia (HADEES) (Botero, 2023), could validate laboratory findings and offer practical knowledge for implementing agricultural systems on Mars.

Expanding the scope of research to include other stress-tolerant crops, such as amaranth or legumes, will help diversify the pool of potential Martian crops, ensuring greater food security and adaptability. Advances in genetic engineering may also play a crucial role in enhancing quinoa's resilience, tailoring its traits to meet the specific demands of extraterrestrial agriculture. By continuing to investigate stress-tolerant crops like quinoa and integrating advanced methodologies, we can make significant progress toward establishing sustainable agricultural systems that support human life beyond Earth. This research will not only aid in developing Martian agricultural systems but also contribute valuable knowledge to agricultural practices in extreme environments on Earth.

Supplementary information

See the supplementary information in <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3314/5324>

Acknowledgements

The research was sponsored by the DynaSun project and has thus received funding under the Horizon Europe programme of the European Union under grant agreement No. 101131534. The views and opinions expressed are, however, those of the authors and do not necessarily reflect those of the European Union, which cannot, therefore, be held responsible for them. Acknowledgments are also extended to the team of collaborators from the Bioplasma research group at the Pedagogical and Technological University of Colombia (UPTC), who assisted in data collection during the experimental process.

Author contributions

EPPL conceived the research question, collected and interpreted the data, and contributed to the writing and revision of the manuscript; **ALLR** assisted with data collection, performed the statistical analyses, and participated in the writing and revision of the manuscript; **ZZOP** and **SVD** contributed to defining the research question, conducted the literature review, carried out the analysis and discussion, and drafted the manuscript.

Conflicts of interest

The authors declare that they have no conflicts of interest.

References

- Barth, C. A.** (1974). The atmosphere of Mars. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2, 333-367.
- Bazile, D., Bertero, H. D., Nieto, C.** (Eds.). (2015). *State of the Art Report on Quinoa around the World in 2013*. FAO & CIRAD.
- K. A. Binsted, M. Basner, W. Bedwell, B. Caldwell, D. Chang, J. Hunter, S. Kozlowski, J. Nasrini, P. Roma, J. Santoro, M. Seibert, B. Shiro, P. Wu** (2016). Investigations at hi-seas into team function and performance on long duration exploration missions. In *NASA 2016 Human Research Program Investigators' Workshop*, Galveston, Texas, USA.
- Bishop, S. L.** (2004). Evaluating teams in extreme environments: From issues to answers. *Aviation, space, and environmental medicine*, 75, C14-21.
- Botero-Botero, M. A.** (2023). *Diseño de un hábitat análogo de bajo costo en Colombia: Hábitat Análogo de Exploración Espacial Simulada Colombia, HADEES-C* [Trabajo de grado en Ingeniería Aeroespacial, Universidad de Antioquia]. <https://hdl.handle.net/10495/36971>
- Carli, M., Guglielminetti, L., Huaranca Reyes, T.** (2025). UVB Stress Induced Changes in Germination and Carbohydrate Mobilization in *Chenopodium Quinoa* Willd. *Seeds*, 4(3), 46. <https://doi.org/10.3390/seeds4030046>
- Clark, B. C.** (1998). Surviving the limits to life at the surface of Mars. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 103(E12), 28545-28555.
- Cockell, C. S., Catling, D. C., Davis, W. L., Snook, K., Kepner, R. L., Lee, P., McKay, C. P.** (2000). The ultraviolet environment of Mars: Biological implications past, present, and future. *Icarus*, 146(2), 343-359.
- Cox, D. R.** (1972). Regression models and life-tables (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 34(2), 187-220.
- Cui, H., Yao, Q., Xing, B., Zhou, B., Shah, S. S., Qin, P.** (2024). The performance of agronomic and quality traits of quinoa under different altitudes in Northwest of China. *Agronomy*, 14(6), 1194.
- Durante, M., Dartnell, L., Kausch, C., Narici, L., McKenna-Lawlor, S., Sihver, L., Sabatier, L., Reitz, G., Weber, U.** (2017). Recommendations for ESA-supported ground-based research on space radiation protection. *ESA Topical Team IBER, Nordwijk, the Netherlands*.
- Eichler, A., Hadland, N., Pickett, D., Masaitis, D., Handy, D., Pérez, A., Batchelder, D., Wheeler, B., Palmer, A.** (2021). Challenging the agricultural viability of Martian regolith simulants. *Icarus*, 354, 114022.

- Hassler, D. M., Zeitlin, C., Wimmer-Schweingruber, R. F., Ehresmann, B., Rafkin, S., Eigenbrode, J. L., Brinza, D. E., Weigle, G., Böttcher, S., Böhm, E., Burmeister, S., Guo, J., Köhler, J., Martin, C., Reitz, G., Cucinotta, F. A., Kim, M.-H., Grinspoon, D., Bullock, M. A., ... Moores, J. E. (2014). Mars' surface radiation environment measured with the Mars Science Laboratory's Curiosity rover. *Science*, 343(6169), 1244797. <https://doi.org/10.1126/science.1244797>
- Hideg, É., Jansen, M. A. K., Strid, Å. (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: Inseparable companions or loosely linked associates? *Trends in Plant Science*, 18(2), 107-115.
- Hinojosa, L., González, J. A., Barrios-Masias, F. H., Fuentes, F., Murphy, K. M. (2018). Quinoa Abiotic Stress Responses: A Review. *Plants*, 7(4), 106. <https://doi.org/10.3390/plants7040106>
- Hussein, F. A., Basuny, A. M., Farghaly, H. E., Abou-Zaid, F. O. F. (2025). Quinoa (*Chenopodium Quinoa* Willd.) is a highly nutritious source of grains. *World Scientific Research*, 12(1), 46-53.
- Jansen, M. A. K., Gaba, V., Greenberg, B. M. (1998). Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science*, 3, 131-135.
- Jenkins, G.I. The UV-B photoreceptor UVR8: From structure to physiology. *Plant Cell*, 26(1), 21-37.
- Kaplan, E. L. & Meier, P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53(282), 457-481. <https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>
- Li, C., Zhang, X., Ye, T., Li, X., Wang, G. (2022). Protection and damage repair mechanisms contributed to the survival of *Chroococcidiopsis* sp. exposed to a Mars-like near space environment. *Microbiology Spectrum*, 10(6), e03440-22.
- Mariotti, L., Huaranca Reyes, T., Ramos-Diaz, J. M., Jouppila, K., Guglielminetti, L. (2021). Hormonal Regulation in Different Varieties of *Chenopodium quinoa* Willd. Exposed to Short Acute UV-B Irradiation. *Plants*, 10(5), 858. <https://doi.org/10.3390/plants10050858>
- Natarajan, S., Vinoth Kumar, R., Subbiah, M., Selvaraj, I. R., Pillathil Senthil Mani, P. J., Murugan, S., Allasamy, P. (2024). Plant responses to UV-B radiation. *African Journal of Biological Sciences*, 6(8), 2238-2256.
- Neugart, S. & Schreiner, M. (2018). UVB and UVA as eustressors in horticultural and agricultural crops. *Scientia Horticulturae*, 234, 370-381.
- Owen, T., Biemann, K., Rushneck, D. R., Biller, J. E., Howarth, D. W., Lafleur, A. L. (1977). The composition of the atmosphere at the surface of Mars. *Journal of Geophysical Research*, 82(28), 4635-4639.
- Patel, M. R., Zarnecki, J. C., Catling, D. C. (2002). Ultraviolet radiation on the surface of Mars and the Beagle 2 UV sensor. *Planetary and Space Science*, 50(9), 915-927. [https://doi.org/10.1016/S0032-0633\(02\)00079-2](https://doi.org/10.1016/S0032-0633(02)00079-2)
- Poulet, L., Engeling, K., Hatch, T., Stahl-Rommel, S., Vélez-Justiniano, Y-A., Castro-Wallace, S., Bunchek, J., Monje, O., Hummerick, M., Khodadad, C.L.M., Spencer, L.E., Pechous, J., Johnson, C.M., Fritsche, R., Massa, G.D., Romeyn, M.W., O'Rourke, A.E., Wheeler, R.W. (2022) Large-Scale Crop Production for the Moon and Mars: Current Gaps and Future Perspectives. *Frontiers in astronomy and space sciences*, 8, 733944. <https://doi.org/10.3389/fspas.2021.733944>
- Poulet, L. & Doule, O. Greenhouse automation, illumination and expansion study for Mars Desert Research Station. In *Proceedings of the IAC 2014* (Toronto, ON, Canada, September 29-October 3, 2014).
- Prado, F. E., Pérez, M. L., González, J. A. (2016). Efectos de la radiación ultravioleta B (UV-B) sobre diferentes variedades de Quinoa: II.- efectos sobre la síntesis de pigmentos fotosintéticos, protectores y azúcares solubles en condiciones controladas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 51(4), 665-673.
- Robson, T. M., Klem, K., Urban, O., Jansen, M. A. (2015). Re-interpreting plant morphological responses to UV-B radiation. *Plant, Cell & Environment*, 38(5), 856-866.x
- Rontó, G., Bérces, A., Lammer, H., Cockell, C. S., Molina-Cuberos, G. J., Patel, M. R., Selsis, F. (2003). Solar UV irradiation conditions on the surface of Mars. *Photochemistry and Photobiology*, 77(1), 34-40.
- Roman, V. J. (2021). *Salt tolerance strategies of the ancient Andean crop quinoa* [Tesis doctoral, Wageningen University and Research].
- Salama, H. M., Al Watban, A. A., Al-Fughom, A. T. (2011). Effect of ultraviolet radiation on chlorophyll, carotenoid, protein and proline contents of some annual desert plants. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 18(2), 125-129.

- Shabala, L., Mackay, A., Tian, Y., Jacobsen, S. E., Zhou, D., Shabala, S.** (2012). Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Physiologia Plantarum*, 146(1), 26-38. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01599.x>
- Singh, D.** (2019). Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd). Scientific Publishers.
- Tarasashvili, M. V., Sabashvili, S. A., Tsereteli, S. L., Aleksidze, N. G.** (2013). New model of Mars surface irradiation for the climate simulation chamber 'Artificial Mars'. *International Journal of Astrobiology*, 12(2), 161-170.
- Skowron, E., Trojak, M., Pacak, I.** (2024). Effects of UV-B and UV-C Spectrum Supplementation on the Antioxidant Properties and Photosynthetic Activity of Lettuce Cultivars. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(17), 9298. <https://doi.org/10.3390/ijms25179298>
- Tilbrook, K., Arongaus, A. B., Binkert, M., Heijde, M., Yin, R., Ulm, R.** (2013). The UVR8 UV-B photoreceptor: Perception, signaling and response. *The Arabidopsis Book*, 11, e0164.
- Vicente-Retortillo, A., Valero, F., Vázquez, L., Martínez, G. M.** (2015). A model to calculate solar radiation fluxes on the Martian surface. *Journal of Space Weather and Space Climate*, 5, A33. <https://doi.org/10.1051/swsc/2015035>
- Westall, F., Loizeau, D., Foucher, F., Bost, N., Bertrand, M., Vago, J., Kminek, G.** (2013). Habitability on Mars from a microbial point of view. *Astrobiology*, 13(9), 887-897.
- Yamashita, M., Ishikawa, Y., Kitaya, Y., Goto, E., Arai, M., Hashimoto, H., Tomita-Yokotani, K., Hirafuji, M., Omori, K., Shiraishi, A., Tani, A., Toki, K., Yokota, H., Fujita, O.** (2006). An overview of challenges in modeling heat and mass transfer for living on Mars. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1077, 232-243. <https://doi.org/10.1196/annals.1362.012>

Artículo original

Patrones temporales y estructura acústica de anuros en lagunas artificiales del bosque seco tropical en el nororiente de Colombia

Temporal patterns and acoustic structure of anurans in tropical dry forest artificial ponds in northeastern Colombia

✉ **Giovanly Díaz**^{1,2,*}, ✉ **Sergio A. García-Mieles**³, ✉ **Karol J. Baez**³,
✉ **Claudia M. Quintero-Parales**³, ✉ **Darío Arrieta-García**⁴, ✉ **Aldemar A. Acevedo**^{2,5 *}

¹Maestría en Ciencias, Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia

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

³Grupo de Investigación en Ecología y Biogeografía, Universidad de Pamplona, Norte de Santander, Colombia

⁴Grupo de Investigación en Biodiversidad, Universidad de Córdoba, Montería, Colombia

⁵Grupo de Investigación en Morfología y Ecología Evolutiva, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia

Resumen

La vocalización es un recurso fundamental de los anuros en sus procesos de territorialidad y apareamiento que varía dentro de la especie y entre especies. Dichas señales se modulan incluso a partir de las vocalizaciones de otras especies y del microclima. En este estudio evaluamos los patrones de actividad vocal y su relación con algunas variables ambientales en tres lagunas artificiales de un fragmento de bosque seco tropical en el nororiente de Colombia. Planteamos que la actividad vocal está estructurada por factores bióticos y abióticos, e hicimos las siguientes predicciones: 1) el solapamiento temporal tiende a ser menor entre especies estrechamente relacionadas; 2) la frecuencia dominante actúa como eje complementario de partición acústica, modulando pero no determinando los patrones de solapamiento, y 3) la actividad vocal depende de umbrales mínimos de temperatura y humedad relativa, con variación de la tolerancia entre especies. Registramos la actividad durante temporadas de alta y baja precipitación mediante monitoreo acústico continuo, analizamos el solapamiento temporal y aplicamos un agrupamiento multivariado incluyendo la temperatura y la humedad. Identificamos 13 especies, de las cuales diez mostraron actividad predominantemente nocturna. En *Dendropsophus* y *Leptodactylus* el solapamiento fue bajo, variable entre especies con frecuencias similares. La actividad vocal respondió a umbrales de temperatura (>20 °C) y humedad (>75 %), con rangos microclimáticos específicos para cada especie. Los resultados evidencian la partición temporal y el papel complementario de la frecuencia dominante, lo que confirma nuestras predicciones y resalta el valor del monitoreo acústico para comprender la coexistencia y la estructuración comunitaria en ambientes artificiales del bosque seco tropical.

Palabras clave: Anfibios; Competencia; Comunicación; Llamada de anuncio; Norte de Santander.

Abstract

Vocalization is a fundamental resource for anurans in processes such as territoriality and mating, with intra- and interspecific variation. These signals are modulated by the calls of other species and by the microclimate. In this study, we evaluated vocal activity patterns and their relationship with environmental variables in three artificial ponds in a fragment of tropical dry forest in northeastern Colombia. We propose that biotic and abiotic factors structure vocal activity; we predict that: 1) temporal overlap will tend to be lower between closely related species; 2) dominant frequency will act as a complementary axis of acoustic partitioning, modulating but not determining overlap patterns, and 3) vocal activity will depend on minimum thresholds of temperature and relative

Citación: Díaz G, *et al.* Patrones temporales y estructura acústica de anuros en lagunas artificiales del bosque seco tropical en el nororiente de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):353-365, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3279>

Editor: Martha Patricia Ramírez Pinilla

***Correspondencia:**

Giovanly Díaz; fgiodiaz24@gmail.com

Recibido: 21 de agosto de 2025

Aceptado: 23 de diciembre de 2025

Publicado en línea: 19 de marzo de 2026



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

humidity, with variation in tolerance among species. We recorded activity during high- and low-precipitation seasons through continuous acoustic monitoring; we analyzed temporal overlap and applied multivariate clustering with temperature and humidity. We identified 13 species, ten of which showed predominantly nocturnal activity. In *Dendropsophus* and *Leptodactylus*, overlap was low, while among species with similar frequencies, it was variable. Vocal activity responded to temperature (>20 °C) and humidity (>75%) thresholds, with specific microclimatic ranges for each species. The results show temporal partitioning and a complementary role of dominant frequency, supporting our predictions and highlighting the value of acoustic monitoring for understanding coexistence and community structure in tropical dry forest artificial environments.

Keywords: Advertisement call; Amphibians; Communication; Competition; Norte de Santander.

Introducción

La comunicación acústica es un componente esencial en la biología de numerosos organismos, pues facilita la interacción intra e interespecífica (Browning *et al.*, 2017). A través de las señales sonoras, los individuos pueden atraer parejas, advertir sobre depredadores, defender territorios, mantener la cohesión grupal e, incluso, detectar presas (Bradbury & Veherencamp, 2011). Este tipo de interacción se encuentra ampliamente en la naturaleza y es empleado desde insectos y peces hasta grandes mamíferos marinos como las ballenas (Angulo *et al.*, 2006).

Los anuros destacan por la diversidad y complejidad de sus vocalizaciones (Gerhardt & Huber, 2002). La mayoría de las especies emite sus vocalizaciones principalmente en horario nocturno y pueden incluir notas repetidas, cantos tonales y pulsados o combinaciones más complejas (Bernal *et al.*, 2004; Wells, 2007). Además de la variación interespecífica, una misma especie puede producir diferentes tipos de vocalizaciones según su función: liberación, defensa o apareamiento (Wells, 2007). La vocalización más común es el llamado de anuncio (*advertisement call*), mediante el cual los machos atraen a las hembras y establecen jerarquías territoriales (Köhler *et al.*, 2017). Este tipo de comunicación, impulsado por la competencia reproductiva, está fuertemente influido por la selección sexual, que favorece determinadas características acústicas y, en consecuencia, moldea la evolución de los cantos (Ryan & Rand, 2003; Köhler *et al.*, 2017).

En los anuros, esta variación no es aleatoria; responde a principios biomecánicos y ecológicos que limitan las características del canto y favorecen configuraciones acústicas que reduzcan interferencias, optimicen la transmisión de señales y faciliten el reconocimiento entre especies (Köhler *et al.*, 2017). Factores como el tamaño corporal, la cercanía filogenética y la similitud en la frecuencia dominante determinan el grado esperado de solapamiento acústico (Gingras *et al.*, 2013; Köhler *et al.*, 2017). En ambientes donde coexisten especies con rasgos similares, la competencia acústica suele promover la divergencia temporal o espectral para asegurar la eficacia de la comunicación (Chhaya *et al.*, 2021).

Los factores ambientales, en especial la temperatura y la humedad relativa, inciden directamente en la actividad vocal de los anuros (Sugai *et al.*, 2021). En general, las condiciones cálidas y húmedas favorecen la vocalización, aunque cada especie presenta tolerancias específicas que determinan el incremento o disminución de la actividad (Sánchez, 1999; Narins *et al.*, 2006; Sugai *et al.*, 2021). Variables microclimáticas adicionales como la presión atmosférica, la nubosidad o el viento también pueden modificar la intensidad y frecuencia de los coros (Oseen & Wassersug, 2002).

El análisis de vocalizaciones no solo revela aspectos ecológicos clave, sino que, además, facilita la identificación taxonómica y la delimitación de especies, particularmente en las especies crípticas (Bernal *et al.*, 2004; Angulo *et al.*, 2006; Köhler *et al.*, 2017). En Colombia, la bioacústica de anuros se ha consolidado como una herramienta valiosa para la taxonomía, la sistemática, la ecología y la conservación (Martínez-Medina *et al.*, 2021), pero aún son escasos los estudios que abordan explícitamente las interacciones acústicas inter e intraespecíficas, especialmente en hábitats transformados o artificiales, donde la estructura de los coros puede diferir de la observada en ambientes naturales (Duarte *et al.*, 2019).

Asimismo, se ha evidenciado que las fluctuaciones microclimáticas influyen en la partición temporal y espectral del espacio acústico, reduciendo la interferencia entre especies simpátricas y promoviendo la coexistencia (Chhaya *et al.*, 2021). En ese contexto, en el presente estudio evaluamos los patrones de actividad vocal desde una perspectiva ecológica, comparando el uso temporal del espacio acústico entre especies filogenéticamente cercanas y con frecuencias dominantes similares, e incorporando variables climáticas en poblaciones que habitan lagunas artificiales dentro de fragmentos de bosque seco tropical en el nororiente colombiano.

En este sentido, planteamos que la actividad vocal de los anuros en lagunas artificiales del bosque seco tropical está estructurada tanto por factores bióticos como abióticos, y a partir de ese supuesto hicimos las siguientes predicciones: 1) el solapamiento temporal tiende a ser significativamente menor entre congéneres que entre pares de especies de géneros diferentes; 2) la frecuencia dominante actúa como un eje complementario en la partición acústica, modulando los patrones de solapamiento entre especies que se encuentran en un espectro con o sin diferencias significativas, y 3) la actividad vocal está condicionada por umbrales mínimos de temperatura y humedad relativa, con diferencias en la amplitud de la tolerancia entre especies.

Materiales y métodos

Área de estudio

La investigación se desarrolló en tres lagunas artificiales (**Figura 1S**, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/3279/5309>), ubicadas en un fragmento de bosque seco tropical (BST) secundario, de aproximadamente 2,2 km², en la localidad de California, municipio de Los Patios, Norte de Santander, nororiente de Colombia (7°41'39,06" N; 72°34'10,56" W; 900 m s. n. m.). Estos cuerpos de agua están inmersos en un paisaje caracterizado por una matriz fuertemente transformada, donde el BST ha sufrido procesos intensos de fragmentación debido a actividades agropecuarias y urbanas. En el área metropolitana de Cúcuta los remanentes de BST presentan una gran fragmentación, baja conectividad ecológica y fuerte presión antrópica asociada con la expansión urbana y agropecuaria (Suárez *et al.*, 2004).

El fragmento donde se ubican las lagunas corresponde a un estado de sucesión secundaria, pero mantiene una vegetación ribereña densa que provee microhábitats relevantes para la fauna local. Entre las especies vegetales representativas se encuentran *Eugenia* sp., *Croton* sp., *Guazuma* sp. y *Cupania* sp., típicas de ambientes con marcada estacionalidad (Carrillo-Fajardo *et al.*, 2007). Estas características permiten que el fragmento funcione como un refugio ecológico en un paisaje altamente transformado.

Las lagunas tienen diferentes tamaños: la laguna 1 tiene un área de 2.510 m², la laguna 2 es la mayor, con 3.400 m², y la laguna 3, la más pequeña, tiene 1.500 m². Aunque se encuentran en el mismo parche de vegetación, están separadas por distancias mínimas de aproximadamente 300 m que se consideran suficientes para garantizar independencia en las emisiones vocales (Márquez *et al.*, 2014). Las lagunas reciben recarga hídrica regular desde la quebrada La Honda, a 2,5 km de distancia, mediante el desvío del agua a través de un acueducto no oficial, según información de la comunidad local.

Muestreo

Las grabaciones se realizaron de forma pasiva en periodos de 24 horas entre el 5 y el 11 de noviembre de 2023 (época de baja precipitación) y entre el 28 de marzo y el 2 de abril de 2024 (época de alta precipitación); se obtuvieron archivos de 24 horas por cada día de muestreo. Las vocalizaciones se registraron con una grabadora SONY PX370 y un micrófono BOYA BY-M1 configurado en modo omnidireccional y fijados en un trípode. El formato de grabación fue .WAV, con resolución de 24 bits y frecuencia de muestreo de 48 kHz (Köhler *et al.*, 2017). El equipo se ubicó en la orilla poco profunda de las lagunas, con el micrófono orientado hacia el centro y a una distancia mínima de un metro (1 m) de los posibles puntos de vocalización. Además, en el borde de cada laguna se instaló un

registrador de datos (*datalogger*) Elitech GSP-6 que registró la temperatura ambiente (Ta) y la humedad relativa (HR) cada cinco minutos durante el muestreo. Estas grabaciones de audio se encuentran depositadas en la Colección de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales en la Universidad Nacional de Colombia con los códigos ICN-ANF 62340-62346 y están por ser incluidas en el repositorio de la Colección de Sonidos Fonoteca Zoológica, Fonozoo.

Tratamiento de las grabaciones

Cada grabación de 24 horas se procesó en Audacity v3.6.4, dividiéndola en cuatro secciones de seis horas para facilitar el manejo de los archivos (Cañas *et al.*, 2023). El ruido del viento y la lluvia se redujo con el programa de edición OcenAudio v3.13.5, aplicando filtros sin afectar la integridad de los espectros de las vocalizaciones (OcenAudio Team, 2025). Los fragmentos se analizaron en Raven Pro 1.6 (Bioacoustic Research Program, 2008), identificando especies a partir de la comparación con espectrogramas reportados por Arrieta-García *et al.* (2025) y con la base de datos de los autores (<https://anfibiacallsns.web.app/>). La identificación fue corroborada en consenso por el equipo, aunque el registro final lo hizo un solo investigador para reducir sesgos. La matriz se construyó a partir del número de registros, considerando como registro la hora de actividad (en formato de 24:00 horas) o vocalización de un espécimen por unidad de canto en intervalos de cinco minutos, la cual se enlazó progresivamente con los registros de las tres secciones consecuentes hasta completar el barrido de las 24 horas; este proceso se hizo con cada una de las grabaciones de 24 horas tomadas en las fechas de muestreo.

Análisis

La distribución de los datos derivados de las grabaciones (número de vocalizaciones o actividad vocal) se determinó mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov ($n = 3791$; $p = 0,042$; $D = 0,03$), lo que permitió confirmar las distribuciones no normales (Tapia & Cevallos, 2021). Además, se comparó el número de registros vocales por unidad de 24 horas para determinar si su implementación posterior en los análisis se hizo en conjunto o por separado (épocas y lagunas), lo que quedó respaldado por el hecho de que las lagunas artificiales comparten el mismo fragmento de bosque, características similares de vegetación y especies de anuros y un suministro constante de agua. Para ello, se evaluó la independencia de la actividad vocal entre épocas (sequía *Vs.* lluvia: $X^2 = 1,4$; $gl = 1$; $p = 0,237$) y entre lagunas (1, 2 y 3: $X^2 = 4,24$; $gl = 2$; $p = 0,12$) mediante la prueba de Kruskal-Wallis (McGill *et al.*, 1978; Seefeld & Linder, 2007). Al no hallarse diferencias significativas, los datos se integraron en un solo conjunto representativo del fragmento de bosque seco.

Los patrones de actividad se estimaron a partir de 3.791 registros (laguna 1 = 1.260, laguna 2 = 1.234, laguna 3 = 1.297), considerando únicamente especies con más de 20 registros (Agostinelli & Lund, 2017). Los análisis se realizaron con R versión 4.4.1 (R Core Team, 2024) usando el paquete “Circular” y ajustándolo a un periodo de 24 horas. Se calculó la dispersión de los datos de actividad (Rho) en que los valores cercanos a 1 indican alta concentración horaria y sugieren, por ende, cierta preferencia horaria; por el contrario, los valores cercanos a 0 sugieren una menor concentración y baja preferencia horaria (Agostinelli & Lund, 2017). Además, se estimaron los periodos de mayor actividad (PMaA) y los de menor actividad (PMeA) como parte de la descripción de los patrones de actividad, los cuales correspondieron a los cuartiles máximos de tiempo, en que se agruparon los registros vocales, y a los mínimos, en que se agruparon las especies en el momento de vocalizar (Agostinelli & Lund, 2017).

Los patrones de actividad se compararon según dos escenarios: 1) especies del mismo género en contraste con especies de géneros diferentes (Köhler *et al.*, 2017), y 2) especies con frecuencias dominantes similares en contraste con especies de frecuencias dominantes diferenciadas ($p > 0,05$ y $p \leq 0,05$, respectivamente), lo que se estimó a partir de la prueba de Kruskal-Wallis (Seefeld & Linder, 2007). La frecuencia dominante de cada especie se

calculó en Raven Pro 1.6 y se graficó en RStudio mediante el paquete *seewave* (Charif *et al.*, 2010; **Bioacoustic Research Program**, 2025). Los espectrogramas se generaron en Raven Pro 1.6 (Cornell Lab of Ornithology) con una FFT de 900 puntos, ventana de Hann, solapamiento de 30 %, rango de 0–10 kHz, resolución temporal de 18 seg y resolución espectral de 44 Hz; las frecuencias dominantes (Fdom) se midieron con cursor de banda y verificación visual (**Bioacoustic Research Program**, 2025). Para estimar el solapamiento temporal se utilizó el paquete *Overlap*, con el que se obtuvo el coeficiente delta (Δ), en el que los valores cercanos a 0 indican una baja coincidencia y los cercanos a 1, una alta coincidencia (Ridout & Linkie, 2009). Una vez estimado el Δ , a estos valores se les aplicó una prueba de Kruskal-Wallis (Seefeld & Linder, 2007) para establecer las diferencias significativas en el solapamiento temporal de las especies siguiendo los dos escenarios ya mencionados. Dada la baja representatividad de las especies congéneres en comparación con las no congéneres, y con la intención de mantener las comparaciones equitativas, se seleccionaron tres especies siguiendo los criterios de mayor tamaño de la muestra, mayor y menor diferencia en la frecuencia, y alta preferencia horaria, las cuales se consideraron representativas del comportamiento vocal en congéneres.

Por último, en la relación entre actividad vocal y microclima (Ta y HR), los valores se extrajeron manualmente de la zona horaria (intervalo de 5 minutos) en que se registró la especie en el momento de vocalizar. Esta relación, asociada a la actividad propia de cada especie, se exploró bajo un enfoque descriptivo mediante gráficos de dispersión agrupados a través de dos variables utilizando el paquete *ggplot2* (Wickham, 2011) e identificando los rangos de temperatura y humedad más asociados a la actividad de las especies (Santana, 1991).

Resultados

En las lagunas artificiales de bosque seco muestreadas se registraron 13 especies de anuros pertenecientes a nueve familias y cinco géneros (**Tabla 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5308>). El patrón de actividad pudo estimarse para diez de ellas, ya que *Lithodytes lineatus*, *Lithobates palmipes* y *Rhinella margaritifera* presentaron menos de 20 registros de vocalización.

La mayoría de las especies eran nocturnas, con actividad desde el crepúsculo (18:00 h) hasta el amanecer (06:00 h). La preferencia horaria fue marcada en varias especies ($\text{Rho} \geq 0,7$; **Tabla 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5308>), destacándose *Dendropsophus minutus* (pico 19:56 h; $\text{Rho} = 0,93$) y *R. horribilis* (pico 21:44 h; $\text{Rho} = 0,91$). En contraste, especies como *Boana platanera*, *Engystomops pustulosus* y *Leptodactylus colombiensis* se mantuvieron activas de forma casi continua durante toda la noche (**Figura 1a**).

Las comparaciones de frecuencia dominante revelaron dos escenarios: (i) de similitud acústica, sin diferencias estadísticas entre especies como *B. platanera* y *E. pustulosus* ($p = 0,71$) o *R. horribilis* y *Scinax rostratus* ($p = 0,88$), y (ii) diferenciación marcada, como en *D. minutus* frente a *R. horribilis* ($p = 0,041$) y *S. rostratus* frente a *Pristimantis taeniatus* ($p = 0,047$) (**Figura 1b**; **2Sa**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5309>).

Los análisis de sobreposición temporal bajo el primer criterio (congéneres en contraste con especies de géneros diferentes) evidenciaron diferencias significativas ($\chi^2 = 3,85$; $gl = 1$; $p = 0,049$) y la tendencia a evitar la vocalización al mismo tiempo entre las especies de un mismo género, con algunos más marcados que otros (**Figura 2Sb**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5309>). Esto se ve respaldado en el comportamiento de *Dendropsophus* y *Leptodactylus* por la baja superposición ($\Delta \approx 45$ %), lo que indica que sus especies evitan competir y vocalizan en horarios distintos, con la excepción de *Rhinella*, que presentó una superposición alta ($\Delta = 77$ %), lo que sugiere que sus especies comparten ventanas de actividad similares (**Figuras 2Sa–c**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5309>). En concordancia, se observó el comportamiento de especies de géneros

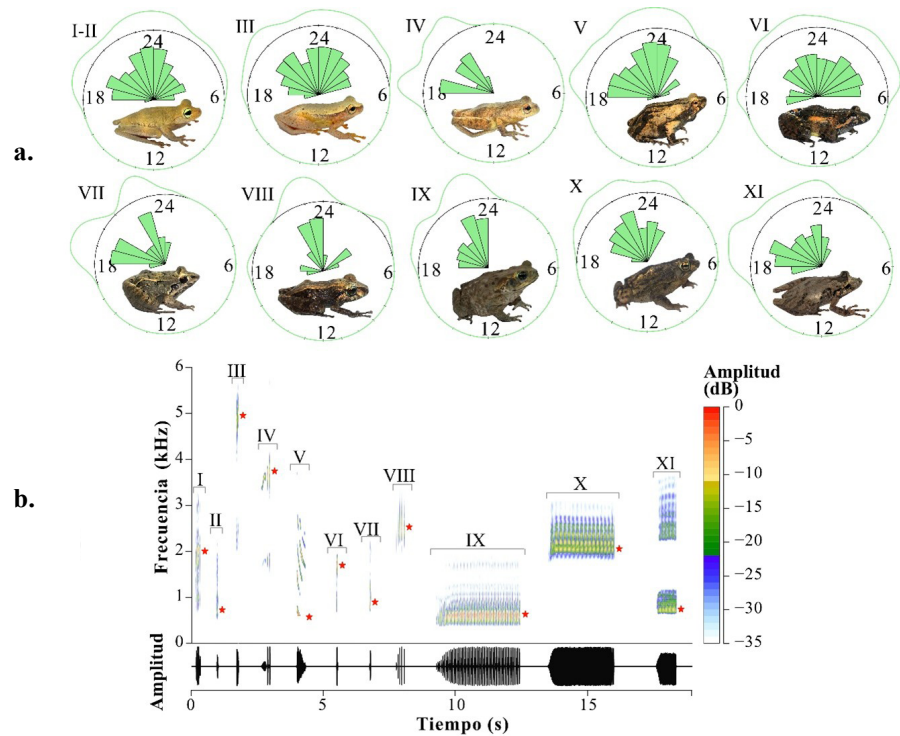


Figura 1. Especies de anuros registradas en lagunas artificiales de un fragmento de bosque seco en el departamento de Norte de Santander. **(a)** Patrones de actividad circular; el tamaño de las barras y el grosor de la onda verde indican la intensidad de la actividad. **(b)** Espectrograma de las vocalizaciones de anuncio; la estrella roja indica la frecuencia dominante para cada especie. I-II) *Boana platanera*, III) *Dendropsophus microcephalus*, IV) *Dendropsophus minutus*, V) *Engystomops pustulosus*, VI) *Leptodactylus colombiensis*, VII) *Leptodactylus poecilochilus*, VIII) *Pristimantis taeniatus*, IX) *Rhinella horribilis*, X) *Rhinella humboldti*, XI) *Scinax rostratus*. Los espectrogramas se generaron en Raven Pro 1.6 (Cornell Lab of Ornithology) con FFT = 900 puntos, ventana Hann, superposición 30%, rango 0–10 kHz, resolución temporal 18 seg y resolución espectral 44 Hz; las frecuencias dominantes (Fdom) se midieron con cursor de banda y verificación visual.

diferentes como *B. platanera*–*E. pustulosus*, *R. horribilis*–*S. rostratus* y *P. taeniatus*–*R. humboldti*, que presentaron una superposición entre alta y media, respectivamente ($\Delta = 89\%$, 74% , 59%) (**Figura 2d-f**).

Los análisis de superposición temporal bajo el segundo criterio (especies con frecuencias dominantes similares en contraste con especies con frecuencias dominantes diferentes) evidenciaron diferencias significativas ($\chi^2 = 5,31$, $gl = 1$, $p = 0,021$) y mostraron que la coexistencia entre especies responde fuertemente a la segregación temporal potencialmente influenciada por la frecuencia dominante (**Figura 2Sc**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5309>). Este resultado se vio respaldado por la observación de interacciones casi excluyentes (*D. minutus*–*P. taeniatus*; $\Delta = 32\%$) en especies con frecuencias dominantes similares y una segregación temporal amplia (*D. minutus*–*R. horribilis*; $\Delta = 59\%$; **Figuras 2d–i**) y, en un par de escenarios específicos, el caso de deltas altos en especies similares, manteniéndose la tendencia general (*B. platanera*–*E. pustulosus*, 89%). Estos patrones mostraron que tanto la segregación temporal como la separación espectral contribuyen, en distintos grados y en escenarios generales, a facilitar la coexistencia local.

Por último, la actividad se vio modulada por condiciones microambientales. Aunque todas las especies requirieron umbrales mínimos de temperatura ($>20\text{ }^{\circ}\text{C}$) y humedad ($>75\%$), se detectaron dos estrategias: i) la de las especies generalistas, activas en amplios rangos de condiciones (ej. *D. microcephalus* y *E. pustulosus*), y (ii) la de las especies

especialistas, restringidas a intervalos estrechos (ej. *B. platanera*, *L. colombiensis*, *P. taeniatus*) (**Figura 3**). Esta diferenciación sugiere que el microclima de las lagunas actúa como un filtro importante, sumado probablemente a otros factores no evaluados en este estudio que participan en la estructuración de las comunidades acústicas.

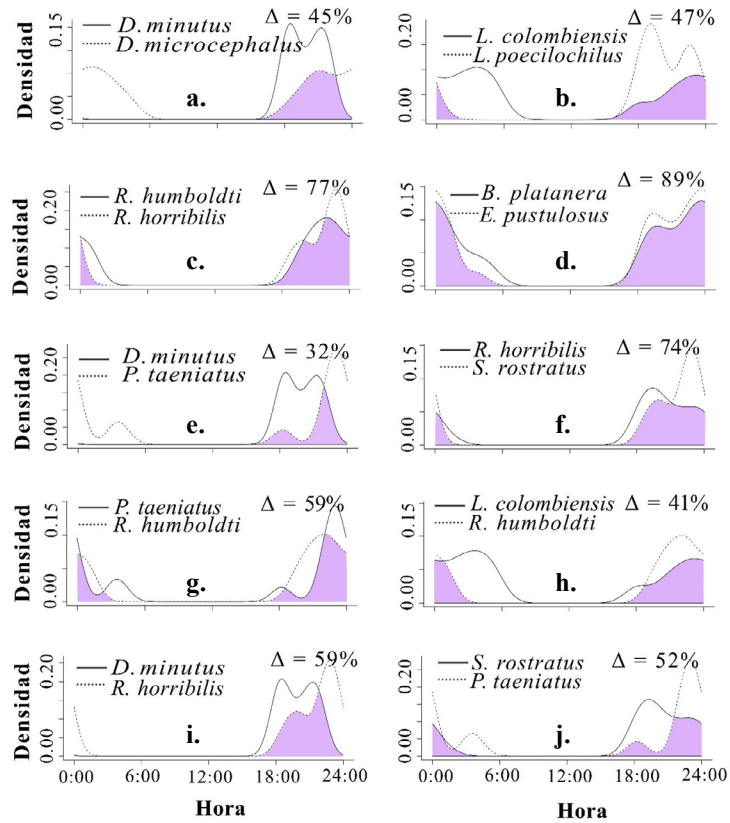


Figura 2. Solapamiento de actividad vocal de especies de anfibios asociados a lagunas artificiales de bosque seco en el nororiente de Colombia. Las gráficas aquí presentadas corresponden a las relaciones con mayor coeficiente de solapamiento entre especies. Comparación por congéneres (a - c); comparación de especies de diferentes géneros (d - j); comparación por similitud en la frecuencia dominante (d - h); comparación por diferencia en la frecuencia dominante (i - j)

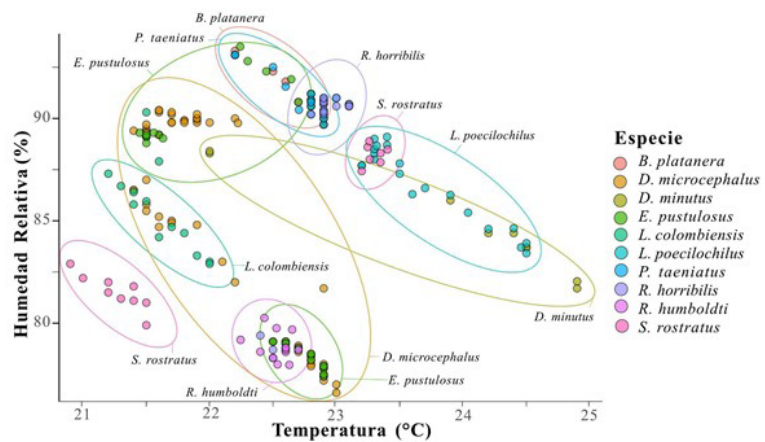


Figura 3. Gráfico descriptivo de dispersión y agrupación entre la temperatura ambiente y la humedad relativa en los periodos de mayor actividad vocal de las especies

Discusión

Este estudio constituye una evaluación formal de los patrones de actividad vocal de anuros asociados a lagunas artificiales en Colombia y aborda aspectos ecológicos claves como la preferencia horaria y el solapamiento temporal entre especies filogenéticamente cercanas y con frecuencias dominantes variables, así como posibles asociaciones con factores climáticos como la temperatura y la humedad ambiental (Martínez-Medina *et al.*, 2021; Rivera-Correa *et al.*, 2021).

Los patrones de actividad confirmaron hábitos predominantemente nocturnos (Figura 1a), lo que concuerda con lo reportado para la mayoría de anuros tropicales (Wells, 2007). Esta preferencia nocturna se interpreta como una estrategia adaptativa que reduce la desecación y favorece la reproducción, al coincidir con condiciones de mayor humedad relativa (Wells, 2007). Además, la concentración horaria de especies como *D. minutus* y *R. horribilis* coincide con lo descrito previamente para especies con ventanas temporales estrechas de vocalización reproductiva, pues así se minimiza la interferencia acústica y se maximiza la eficiencia energética (Turriago *et al.*, 2023; Bovolon & Toledo, 2024; Arrieta-García *et al.*, 2025). En contraste, las especies con actividad extendida, como *B. platanera* y *E. pustulosus*, reflejan mayor plasticidad ecoacústica, probablemente relacionada con su capacidad para aprovechar distintos nichos temporales y microclimáticos. Esta flexibilidad podría otorgar ventajas frente a especies de actividad más restringida, como *L. poecilochilus* o *D. minutus*, que estarían limitadas por factores fisiológicos o ecológicos (Straughan *et al.*, 1976; Ryan, 1993; Wells, 2007; Sierra-Ramírez *et al.*, 2022; Arrieta-García *et al.*, 2025).

En cuanto al solapamiento temporal, los resultados apoyan parcialmente la predicción de que especies estrechamente relacionadas (del mismo género) mostrarían baja coincidencia horaria. Lo anterior se evidenció en las especies de los géneros *Dendropsophus* (*D. minutus*–*D. microcephalus*), *Leptodactylus* (*L. colombiensis*–*L. poecilochilus*) y *Rhinella* (*R. horribilis*–*R. humboldti* como excepción), cuyos bajos valores de Δ sugieren una partición temporal del espacio acústico que reduce la competencia durante la vocalización, favorece el aislamiento reproductivo y respalda la Hipótesis de Nicho Acústico (HNA) (Krause, 1993; Vasconcelos & Rossa-Feres, 2008; de Lira *et al.*, 2020). Además, la segregación horaria evidenciada en especies de géneros distintos como *Dendropsophus*, *Pristimantis* y *Scinax* respondería a la búsqueda de la reducción de la competencia, la adaptación acústica y el favorecimiento de la coexistencia (Villanueva-Rivera *et al.*, 2014; Goutte *et al.*, 2018; Braga *et al.*, 2023). Sin embargo, el alto solapamiento registrado en *Rhinella*, como una excepción clara, evidencia que algunos grupos pueden tolerar mayor coincidencia temporal, posiblemente porque se segregan en otros ejes como la frecuencia, el ritmo, el microhábitat de vocalización, las características fenotípicas, el enmascaramiento y la inercia filogenética acumulada propia de los linajes (Revell *et al.*, 2008; Yasumiba *et al.*, 2015).

El análisis por frecuencias dominantes sugiere que este rasgo actúa como un eje complementario en la partición acústica, tal como predijimos. El bajo solapamiento entre *D. minutus* y *P. taeniatus* respalda la Hipótesis de Nicho Acústico (HNA), al mostrar cómo la segregación temporal compensa la similitud espectral (Boquimpani-Freitas *et al.*, 2007). Por su parte, los solapamientos intermedios, como los de *L. colombiensis* y *R. humboldti*, reflejan una coexistencia mediada por diferencias en ritmo o estructura espectral (Yasumiba *et al.*, 2015; Braga *et al.*, 2023). Los valores significativamente diferentes de Δ en pares como *D. minutus*–*R. horribilis* o *S. rostratus*–*P. taeniatus*, con diferencias espectrales marcadas, plantean la presencia de factores adicionales como el microhábitat, la competencia, las características acústicas fenotípicas del ensamblaje que, junto a la frecuencia dominante, condicionan su solapamiento (Carvajal-Castro & Vargas-Salinas, 2016).

En cuanto a las variables climáticas, todas las especies presentaron actividad asociada a umbrales mínimos de $T_a > 20$ °C y $HR > 75$ %, lo que confirma la tercera predicción planteada. No obstante, se observaron dos estrategias contrastantes: especies de rango

amplio (ej. *D. microcephalus*, *E. pustulosus*), tolerantes a condiciones variables, y especies especialistas (ej. *B. platanera*, *R. humboldti*), restringidas a intervalos estrechos de temperatura y humedad (Navas, 1996; Oseen & Wassersug, 2002; Oyamaguchi *et al.*, 2018; Hoffmann *et al.*, 2021). Estas diferencias reflejan la existencia de filtros ambientales que influyen en la estructura de las comunidades acústicas.

En estudios en los que se monitorea la actividad de forma pasiva, es posible que queden incluidos coros audibles de especies de cuerpos de agua cercanos y una posible conectividad espacial (Sugai *et al.*, 2021). Sin embargo, más allá de las dinámicas interespecíficas, los resultados resaltan la importancia de las lagunas artificiales como refugios dentro de un paisaje altamente transformado del BST. Estos cuerpos de agua sostienen comunidades diversas en un contexto de fragmentación marcada y, por lo tanto, tienen un valor potencial para la conservación de la biodiversidad local. Al comparar este con estudios recientes en otros paisajes de Colombia, como el de Mejía-Cepeda (2024) en el Cauca, se podría concluir que, aun en matrices transformadas, los sistemas acuáticos secundarios pueden mantener patrones de actividad y coexistencia comparables a los registrados en ambientes más conservados.

Nuestro estudio presenta algunas limitaciones que deben considerarse. El muestreo abarcó dos temporadas, lo cual restringe la evaluación de la variación interanual. Además, las grabaciones se realizaron en un único punto por laguna, lo que podría subestimar la heterogeneidad espacial en la actividad vocal. No obstante, los resultados aportan evidencia sólida de que la estructuración acústica en ambientes artificiales responde a un balance entre mecanismos de segregación temporal, separación espectral y tolerancia microclimática, en concordancia con la Hipótesis de Nicho Acústico (HNA).

Conclusiones

Las especies que ocupan lagunas artificiales en fragmentos de bosque seco tropical presentan actividad vocal predominantemente nocturna. En dichas lagunas coexisten especies que exhiben patrones de actividad amplios y restringidos. La evidencia sugiere que en el ensamblaje de especies evaluado en el presente estudio se presenta una partición temporal del espacio acústico, donde el solapamiento es menor entre especies del mismo género y mayor en especies de géneros diferentes, lo que puede facilitar la coexistencia. También, la frecuencia dominante constituye un eje importante en la estructuración de la vocalización; sin embargo, aunque mostró una asociación importante con la estructura acústica, su efecto sobre la temporalidad de la actividad vocal no fue uniforme entre los pares de especies evaluados. No obstante, se reconoce que en ensamblajes ecológicamente complejos, aunque la partición temporal y espacial compense la similitud espectral en algunos escenarios, existen otros mecanismos no medidos en este estudio que seguramente median para la coexistencia de estas especies. Por otra parte, las variables climáticas, especialmente la temperatura y la humedad relativa, influyen significativamente en la actividad de varias especies, con excepción de aquellas que presentan mayor flexibilidad temporal.

Este estudio constituye el primer esfuerzo sistemático en Colombia de caracterización de la actividad vocal de anuros en ambientes artificiales del bosque seco tropical y aporta evidencia de que los patrones de actividad no solo reflejan estrategias de coexistencia, sino que, además, representan un insumo valioso para el diseño de programas de monitoreo acústico en ecosistemas fragmentados.

Perspectivas de investigación

Nuestro estudio plantea nuevas preguntas sobre la ecología acústica de anuros en sistemas artificiales. En futuros trabajos deberían compararse temporadas secas y lluviosas para evaluar la variación en la actividad vocal y el solapamiento temporal. Además, es indispensable considerar el planteamiento de hipótesis alternativas asociadas al microhábitat, la altura de percha, el patrón de modulación AM/FM, la altura de emisión, el nivel de presión sonora (SPL) calibrado y la medición de características fenotípicas que también interfieren en la acústica de las especies.

El establecimiento de monitoreos acústicos a largo plazo resultará esencial para detectar efectos del cambio climático y de la fragmentación del bosque seco tropical. También será necesario explorar con más detalle los mecanismos que permiten la coexistencia a través de estudios de microhábitat, plasticidad vocal y comportamiento reproductivo. Por último, las investigaciones comparativas en diferentes gradientes y niveles de perturbación podrán generar lineamientos aplicados para la conservación y restauración de lagunas artificiales como hábitats clave.

Información suplementaria

Ver la tabla suplementaria en: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5308> y las figuras suplementarias en: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3279/5309>

Agradecimientos

Agradecemos sinceramente el generoso apoyo de Conservation Leadership Programme en la financiación del Proyecto ID: 02823122. También agradecemos al programa de becas IDEAWILD, que proporcionó valiosos equipos de apoyo para la ejecución de esta investigación (Project ID: DIAZCOLO0324-00), y al proyecto Hermes 65050 de la Universidad Nacional de Colombia. Esta investigación no hubiese sido posible sin el valioso apoyo de la comunidad de la vereda California del municipio de Los Patios y de la Parcela Agropecuaria La Colina, quienes nos abrieron las puertas de sus hogares y nos dedicaron tiempo en sus días laboriosos.

Contribución de los autores

Todos los autores participaron en el planteamiento del objetivo del estudio. La recolección de datos estuvo a cargo de GD, DAG y AAA. GD, SGM, KJB y CQP hicieron la curaduría de los datos y los análisis formales. La selección metodológica, la escritura del primer borrador y la versión final del manuscrito fueron responsabilidad de GD y AAA. AAA se encargó de la supervisión, la adquisición de financiación y de los equipos usados en esta investigación.

Disponibilidad de los datos

La matriz de datos general con la cual se realizaron todos los análisis se encuentra disponible como material suplementario (en Excel). Las grabaciones se encuentran depositadas en la Colección de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, bajo los códigos ICN-ANF 62340- 62346.

Conflicto de intereses

Los autores no declaran ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Agostinelli, C. & Lund, C. (2017). R package circular: Circular Statistics. Department of Environmental Sciences, Informatics and Statistics, Foscari University. <https://cran.r-project.org/web/packages/circular/circular.pdf>
- Alonso, R., Rodríguez-Gómez, A., Estrada, A. R. (2001). Patrones de actividad acústica y trófica de machos cantores de *Eleutherodactylus eileenae* (Anura: Leptodactylidae). *Revista española de herpetología*, 15, 45-52. <https://herpetologica.es/revista-espanola-de-herpetologia-15-2001/>
- Angulo, A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V., La Marca, E. (Eds.). (2006). *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Conservación Internacional.
- Arrieta-García, D., Díaz, G., Ortiz, L. J., Acevedo, A. A. (2025). Acoustic ecology of anuran communities across Andean biomes: unveiling the soundscape of Northeastern Colombia. *Bioacoustics*, 34, 66-87. <https://doi.org/10.1080/09524622.2025.2461527>
- Bioacoustic Research Program. (2025). Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.6). Computer software, The Cornell Lab of Ornithology. <http://www.birds.cornell.edu/raven>

- Boquimpani-Freitas, L., Marra, R. V., Van Sluys, M., Rocha, C. F. D.** (2007). Temporal niche of acoustic activity in anurans: interspecific and seasonal variation in a neotropical assemblage from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 28(2), 269-276. <https://doi.org/10.1163/156853807780202422>
- Bovolon, J. P. & Toledo, L. F.** (2024). *Dendropsophus minutus* repertoire complexity and its relationship with environmental traits. *Bioacoustics*, 33(4), 295-310. <https://doi.org/10.1080/09524622.2024.2350718>
- Braga, H. S., Vieira, M. V., Silva, T. A., Protázio, A. S., Protazio, A. S.** (2023). Acoustic partitioning explains the coexistence between two *Physalaemus* species (Anura, Leptodactylidae) in the Atlantic Forest in Eastern Bahia State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 95(1), e20211348. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202320211348>
- Cañas, J. S., Toro-Gómez, M. P., Sugai, L. S. M., Benítez-Restrepo, H. D., Rudas, J., Posso-Bautista, B., Toledo, L. F., Dena, S., Domingos, A. H. R., de Souza, F. L., Neckel-Oliveira, S., da Rosa, A., Carvalho-Rocha, V., Bernardy, J. V., Sugai, J. L. M. M., dos Santos, C. E., Bastos, R. P., Llusia, D., Ulloa, J. S.** (2023). A dataset for benchmarking neotropical anuran calls identification in passive acoustic monitoring. *Scientific Data*, 10(1), 771. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02666-2>
- 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. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.329348>
- Carvajal-Castro, J. D. & Vargas-Salinas, F.** (2016). Stream noise, habitat filtering, and the phenotypic and phylogenetic structure of Neotropical anuran assemblages. *Evolutionary Ecology*, 30(3), 451-469. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9817-8>
- Charif, R. A., Waack, A. M., Strickman, L. M.** (2010). Raven Pro 1.4 User's Manual. Cornell Lab of Ornithology. <http://www.birds.cornell.edu/raven>
- Chhaya, V., Lahiri, S., Jagan, M. A., Mohan, R., Pathaw, N. A., Krishnan, A.** (2021). Community bioacoustics: Studying acoustic community structure for ecological and conservation insights. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 706445. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.706445>
- de Lira, A. B., Alquezar, R. D., Giozza, A. P., dos Santos Campos, E. R., Cardoso, A. G. T., Brandão, R. A.** (2020). Acoustic space partition by four Hylidae in an open habitat in Central Brazil. *Heringeriana*, 14(2), 65-80. <https://doi.org/10.17648/heringeriana.v14i2.917916>
- Duarte, M. H., Caliari, E. P., Viana, Y. P., Nascimento, L. B.** (2019). A natural orchestra: How are anuran choruses formed in artificial ponds in southeast Brazil? *Amphibia-Reptilia*, 40(3), 373-382. <https://doi.org/10.1163/15685381-20191146>
- Gerhardt, H. C. & Huber, F.** (2002). *Acoustic communication in insects and anurans: Common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2002.00308.x>
- Gingras, B., Böckle, M., Herbst, C. T., Fitch, W. T.** (2013). Call acoustics reflect body size across four clades of anurans. *Journal of Zoology*, 289(2), 143-150.
- Goutte, S., Dubois, A., Howard, S. D., Márquez R., Rowley, J. J. L., Dehling, J. M., Grandcolas, P., Xiong, R. C., Legendre, F.** (2018). How the environment shapes animal signals: A test of the acoustic adaptation hypothesis in frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 31, 148-158. <https://doi.org/10.1111/jeb.13210>
- Hernández-Hernández, J. C., Chávez, C., List, R.** (2018). Diversidad y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 66(2), 634-646. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i2.33395>
- Hoffmann, E. P., Cavanaugh, K. L., Mitchell, N. J.** (2021). Low desiccation and thermal tolerance constrains a terrestrial amphibian to a rare and disappearing microclimate niche. *Conservation Physiology*, 9(1), coab027. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab027>
- Köhler, J., Jansen, M., Rodríguez, A., Kok, P. J. R., Toledo, L. F., Emmrich, M., Glaw, F., Haddad, C. F. B., Rödel, M. O., Vences, M.** (2017). The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*, 4251(1), 1-124. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4251.1.1>
- Krause, B. L.** (1993). The niche hypothesis: A virtual symphony of animal sounds, the origins of musical expression and the health of habitats. *Soundscape Newsl*, 6, 6-10.
- Márquez, R., Llusia, D., Beltrán, J. F.** (2014). Aplicación de la bioacústica al seguimiento de anfibios. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 25(4), 52-58. <http://hdl.handle.net/10261/132973>

- Martínez-Medina, D., Acevedo-Charry, O., Medellín-Becerra, S., Rodríguez-Fuentes, J., López-Casas, S., Muñoz-Duque, S., Rivera-Correa, M., López-Aguirre, Y., Vargas-Salinas, F., Laverde-R., O., Rodríguez-Posada, M. E.** (2021). Estado, desarrollo y tendencias de los estudios en acústica de la fauna en Colombia. *Biota colombiana*, 22(1), 7-25. <https://doi.org/10.21068/c2021.v22n01a01>
- McGill, R., Tukey, J. W., Larsen, W. A.** (1978). Variations of box plots. *The American statistician*, 32, 12–16. <https://doi.org/10.2307/2683468>
- Mejía-Cepeda, N., Murillo-García, Ó., Bolívar-García, W.** (2024). Acústica de un ensamblaje de anuros del valle geográfico del río Cauca, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 72(1). <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v72i1.55782>
- Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R., Popper, A. N.** (Eds.). (2006). *Hearing and sound communication in amphibians*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-47796-1>
- Navas, C. A.** (1996). Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia*, 108, 617-626. <https://doi.org/10.1007/BF00329034>
- OcenAudio Team.** (2025). Ocenaudio – easy, fast and powerful audio editor. Ocen Framework. <https://www.ocenaudio.com/whatis>
- Oseen, K. L. & Wassersug, R. J.** (2002). Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia*, 133, 616-625. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1067-5>
- Oyamaguchi, H. M., Vo, P., Grewal, K., Do, R., Erwin, E., Jeong, N., Tse, K., Chen, C., Miyake, C., Lin, A., Gridi-Papp, M.** (2018). Thermal sensitivity of a Neotropical amphibian (*Engystomops pustulosus*) and its vulnerability to climate change. *Biotropica*, 50(2), 326-337. <https://doi.org/10.1111/btp.12519>
- Revell, L. J., Harmon, L. J., Collar, D. C.** (2008). Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic biology*, 57(4), 591-601. <https://doi.org/10.1080/10635150802302427>
- Ridout, M. S. & Linkie, M.** (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14, 322-337. <https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>
- Rivera-Correa, M., Ospina-L, A. M., Rojas-Montoya, M., Venegas-Valencia, K., Rueda-Solano, L. A., Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A., Vargas-Salinas, F.** (2021). Cantos de las ranas y los sapos de Colombia: estado actual del conocimiento y perspectivas de investigación en ecoacústica. *Neotropical biodiversity*, 7(1), 350-363. <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.1957651>
- Rojas-Morales, J. A., La Marca, E., Ramírez-Chaves, H. E.** (2021). Advertisement call of a population of the nurse frog *Leucostethus fraterdanieli* (Anura: Dendrobatidae), with notes on its natural history. *Biota colombiana*, 22(1), 122-132. <http://doi.org/10.21068/c2021.v22n01a08>
- RStudio Team.** (2024). RStudio: Integrated Development Environment for R (Versión 2024.09.0). Posit PBC. <https://posit.co/download/rstudio-desktop/>
- Ryan, M. J.** (1983). Sexual selection and communication in a Neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution*, 37(2), 261-272. <https://doi.org/10.2307/2408335>
- Ryan, M. J. & Rand, A. S.** (2003). Sexual selection in female perceptual space: How female túngara frogs perceive and respond to complex mating calls. *Evolution*, 57(11), 2608–2618. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb01504.x>
- Saldaña, I., Cadavid, A., Gómez, D.** (2019). Abundancia relativa y patrones de actividad de *Didelphis marsupialis* en un área periurbana de Medellín, Colombia. *Revista MVZ Córdoba*, 24(3), 7366-7371. <https://doi.org/10.21897/rmvz.1352>
- Sánchez-Porras, R., Brenes-Cambronero, L., Chavarría-Esquivel, K., Mejías-Vásquez, Y.** (2021). Abundancia relativa, diversidad y patrones de actividad de mamíferos terrestres medianos y grandes, sendero Pájaro Sombrilla, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Alajuela, Costa Rica. *Pensamiento Actual*, 21(36). <https://doi.org/10.15517/pa.v21i36.47014>
- Santana, O. F.** (1991). El análisis de cluster: aplicación, interpretación y validación. *Papers: revista de sociología*, 37, 65-76. <https://doi.org/10.5565/rev/papers/v37n0.1596>
- Seefeld, K. & Linder, E.** (2007). *Statistics using R with biological examples*. Durham: University of New Hampshire.
- Sierra-Ramírez, N. & Péfaur, J.** (2022). Uso del Hábitat y Estructura Estacional de una Comunidad de Anuros de los Andes Venezolanos. *Acta Biologica Venezuelica*, 42(2), 131-148.

- Straughan, I. R. & Heyer, W. R.** (1976). A functional analysis of the mating calls of the Neotropical frog genera of the *Leptodactylus complex* (Amphibia, Leptodactylidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 29(23) 221–245. <http://hdl.handle.net/10088/4580>
- Suárez, F., Bonilla, S., Martínez, E., Galindo-T, R., Sánchez, L. R.** (2004). Aporte al manejo de los bosques secos del área metropolitana de Cúcuta. Corporación Autónoma Regional de la Frontera Nororiental (Corponor). Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia, San José de Cúcuta, Colombia. https://corponor.gov.co/areasnaturalesestrategicas/descargas/bst_Aporte_al_Manejo_de_los_Bosques_Secos_del_AM_Cucuta_2004.pdf
- Sugai, L. S., Silva, T. S., Llusia, D., Siqueira, T.** (2021). Drivers of assemblage-wide calling activity in tropical anurans and the role of temporal resolution. *Journal of Animal Ecology*, 90(3), 673-684. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13399>
- Tapia, C. E. F. & Cevallos, K. L. F.** (2021). Pruebas para comprobar la normalidad de datos en procesos productivos: Anderson-Darling, Ryan-Joiner, Shapiro-Wilk y Kolmogórov-Smirnov. *Societas*, 23(2), 83-106. <https://www.revistas.up.ac.pa/index.php/societas/article/view/2302>
- Turriago, J. L., Tejado, M., Hoyos, J. M., Camacho, A., Bernal, M. H.** (2023). The time course of acclimation of critical thermal maxima is modulated by the magnitude of temperature change and thermal daily fluctuations. *Journal of Thermal Biology*, 114, 103545. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103545>
- Valetti, J. A., Salas, N. E., Martino, A. L.** (2013). Bioacoustic of the advertisement call of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Ceratophryidae). *Revista de Biología Tropical*, 61(1), 273-280. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S0034-77442013000100022&script=sci_abstract
- Vasconcelos, T. da S., Rossa-Feres, D. de C.** (2008). Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space in anuran communities in Southeastern Brazil. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 7(2), 127-142. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v7i2p127-142>
- Villanueva-Rivera, L. J.** (2014). *Eleutherodactylus* frogs show frequency but no temporal partitioning: implications for the acoustic niche hypothesis. *PeerJ*, 2, e496. <https://doi.org/10.7717/peerj.496>
- Wells, K.** (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226893334>
- Wickham, H.** (2011). ggplot2. *Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics*, 3(2), 180-85.
- Yasumiba, K., Alford, R. A., Schwarzkopf, L.** (2015). Why do male and female cane toads, *Rhinella marina*, respond differently to advertisement calls? *Animal Behaviour*, 109, 141-147. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.08.015>

Artículo original

Retos de la conservación y el conocimiento de los primates en el departamento de Tolima, Colombia

Challenges for the conservation and knowledge of primates in the department of Tolima, Colombia

✉ **Melissa F. Forero-Castellanos**^{1,*}, ✉ **Daniel E. Campos-Gonzalez**¹,
✉ **Edison D. Bonilla-Liberato**²

¹ Programa de Biología Ambiental, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad de Ibagué, Ibagué, Colombia

² UF School of Natural Resources and Environment, IFAS Fort Lauderdale Research and Education Center, Department of Wildlife Ecology and Conservation, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Davie, Florida, United States of America

Resumen

Los primates cumplen funciones ecológicas claves, como la dispersión de semillas, el reciclaje de nutrientes y el monitoreo ambiental. Sin embargo, cerca del 66 % de las especies está amenazado a nivel mundial. En Colombia se han registrado 38 especies de primates, nueve de ellas endémicas, lo que sitúa al país como el tercero más diverso en primates de América Latina. Más de la mitad de estas especies se encuentra actualmente en alguna categoría de amenaza. El conocimiento científico sobre este grupo presenta sesgos geográficos y taxonómicos debido a la inaccesibilidad geográfica de varias regiones y la impuesta por el conflicto armado. En ese contexto, nuestro objetivo fue analizar, identificar y establecer el estado del conocimiento y la distribución espacial de los primates en el Tolima. Se registraron siete especies: dos categorizadas como de preocupación menor (*Alouatta seniculus* y *Sapajus apella*), tres como vulnerables (*Aotus griseimembra*, *A. lemurinus* y *Lagothrix lagothricha*), y dos en peligro (*Cebus versicolor* y *Oedipomidas leucopus*). Los registros se han concentrado en el norte del departamento, evidenciando sesgos de muestreo y autocorrelación espacial. Las áreas prioritarias de conservación se ubican en el occidente y oriente, coincidiendo con zonas de gran biodiversidad y presión por la deforestación. Se resaltó la necesidad de fortalecer la investigación, el monitoreo poblacional y la participación comunitaria mediante ciencia ciudadana. Por último, se recomienda implementar planes de manejo para especies amenazadas y promover estudios interdisciplinarios que integren ecología, genética y conservación para asegurar una gestión efectiva de los primates en el territorio.

Palabras clave: Amenazas; Análisis espacial; Distribución, Mamíferos; Vacíos de información.

Abstract

Primates play key ecological roles, including seed dispersal, nutrient recycling, and environmental monitoring. However, about 66% of species are globally threatened. Thirty-eight primate species have been recorded in Colombia, nine of which are endemic, making it the third most diverse country in Latin America. More than half of these species are currently in some category of threat, while the scientific knowledge of this group shows geographic and taxonomic biases influenced by the armed conflict and the inaccessibility of several regions. Here, we analyzed the state of knowledge and spatial distribution of primates in the department of Tolima, a biodiverse region strategically located in central Colombia. We recorded seven species: two categorized as “Least Concern” (*Alouatta seniculus* and *Sapajus apella*), three as “Vulnerable” (*Aotus griseimembra*, *A. lemurinus*, and *Lagothrix lagothricha*), and two as “Endangered” (*Cebus versicolor* and *Oedipomidas leucopus*). Records concentrated in the northern part of the department, revealing sampling biases and spatial autocorrelation. Priority conservation areas are located in the western and eastern regions

Citación: Forero-Castellanos MF, et al. Retos de la conservación y el conocimiento de los primates en el departamento de Tolima, Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):366-381, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3321>

Editor: Martha Patricia Ramírez Pinilla

***Correspondencia:**

Melissa F. Forero-Castellanos;
melissafernanda2003@gmail.com

Recibido: 13 de octubre de 2025

Aceptado: 4 de enero de 2026

Publicado en línea: 8 de abril de 2026



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

of Tolima, which overlap with zones of high biodiversity and strong deforestation pressure. The need to strengthen research, population monitoring, and community participation through citizen science is highlighted. We recommend implementing management plans for threatened species and promoting interdisciplinary studies integrating ecology, genetics, and conservation to achieve effective management of primates within the territory.

Keywords: Biodiversity; Illegal trade; Conservation; Mammals; Traffic.

Introducción

Los primates desempeñan un papel fundamental como componentes estructurales y funcionales de los ecosistemas, y contribuyen significativamente a su estabilidad y funcionamiento al influir en procesos ecológicos claves, como la regeneración y estructuración vegetal, la dispersión de semillas y el ciclo de nutrientes (Bufalo *et al.*, 2016; Andresen *et al.*, 2018). Pese a su importancia ecológica, aproximadamente el 64 % de las 539 especies de estos primates está clasificado en alguna categoría de amenaza a nivel internacional, ya sea como vulnerables (20,4 %), en peligro (27,7 %) o en peligro crítico (16,9 %), según datos actualizados de la lista roja de la **International Union for Conservation of Nature - IUCN** (2025) y Mittermeier *et al.* (2024). A nivel mundial se reporta un sesgo taxonómico y geográfico en el conocimiento de estas especies; además, hay escasez de evaluaciones rigurosas sobre la efectividad de las intervenciones implementadas para su conservación (Junker *et al.*, 2020). Asimismo, estos mamíferos enfrentan fuertes presiones por la pérdida y fragmentación de su hábitat, el tráfico ilegal y la caza, lo que se intensifica en el continente americano, donde se concentra la mayor cantidad de especies de primates en categorías de amenaza (Fernández *et al.*, 2022).

En Colombia se han registrado 38 especies de primates, de las cuales nueve son endémicas (Ramírez-Chaves *et al.*, 2024), lo que ubica al país como el tercero con mayor riqueza de primates en América Latina, solo después de Brasil y Perú (GuzmánCaro *et al.*, 2018). De estas especies, más de la mitad se encuentra en alguna categoría de amenaza (Henaó Díaz *et al.*, 2020). Dado que el desarrollo de estrategias de conservación efectivas depende directamente del conocimiento disponible, es urgente promover esfuerzos de conservación y fortalecer el conocimiento científico de este grupo taxonómico en Colombia (Castellón-Castro, 2020; Defler & Bueno, 2010; Morales-Rodríguez, 2017). Los vacíos de conocimiento en el país se agravan por factores estructurales como el conflicto armado y la inaccesibilidad geográfica, que restringen significativamente la capacidad del país para diseñar e implementar acciones de conservación integrales enfocadas en primates (Stevenson *et al.*, 2010), aunque ha habido grandes avances a nivel de conservación, monitoreo y conocimiento en los últimos años (Henaó-Díaz *et al.*, 2020; Tinoco-Sotomayor & García-Restrepo, 2023; Hernández-Jaramillo *et al.*, 2025; Lizcano & Ramírez-Chaves, 2025). La proporción de estudios sobre estos mamíferos no es homogénea, lo que lleva a que aún persistan vacíos de información sobre muchas especies (Caro *et al.*, 2018; García-R *et al.*, 2018; Carrillo-Chávez *et al.*, 2022).

Las regiones con mayor riqueza de especies de primates son la Amazonía, la Orinoquía y los Andes, donde persisten hábitats adecuados para su conservación (Henaó Díaz *et al.*, 2020). Sin embargo, muchos de estos ecosistemas están amenazados por las dinámicas derivadas del conflicto armado, que han generado transformaciones sociales, económicas y políticas con efectos negativos sobre la cobertura boscosa, especialmente en los Andes y la Amazonía (Murillo-Sandoval *et al.*, 2021; Murillo-Sandoval *et al.*, 2022; Ganzenmüller *et al.*, 2022). Esta situación resalta la necesidad de fortalecer el conocimiento y los esfuerzos de conservación de las especies de primates que habitan en los departamentos que conforman dichas regiones, con el objetivo de mitigar el impacto de la pérdida de hábitat.

En este contexto, se hizo una revisión bibliográfica sobre el estado del conocimiento de los estudios primatológicos en el Tolima, departamento de la región de los Andes que alberga una diversidad representativa de grupos taxonómicos en el país (SiB Colombia,

2022), para así tener una aproximación integral al conocimiento disponible sobre los primates en esta zona y entender si el panorama local coincide con lo reportado a nivel nacional. También se analizaron los datos relacionados con la distribución geográfica de los primates en el departamento y se establecieron los municipios en los que, por su gran riqueza y disponibilidad de posibles hábitats, debe priorizarse la conservación de los primates. En conjunto, los resultados del estudio permiten orientar futuras acciones de investigación y manejo ambiental que faciliten el conocimiento y la conservación efectiva de los primates en el Tolima.

Metodología

Área de estudio

El departamento del Tolima está ubicado en la región andina de Colombia, entre las cordilleras Central y Oriental, y limita con los departamentos de Caldas, Cundinamarca, Huila, Cauca, Quindío, Risaralda y Valle del Cauca (**Figura 1**). Presenta una gran

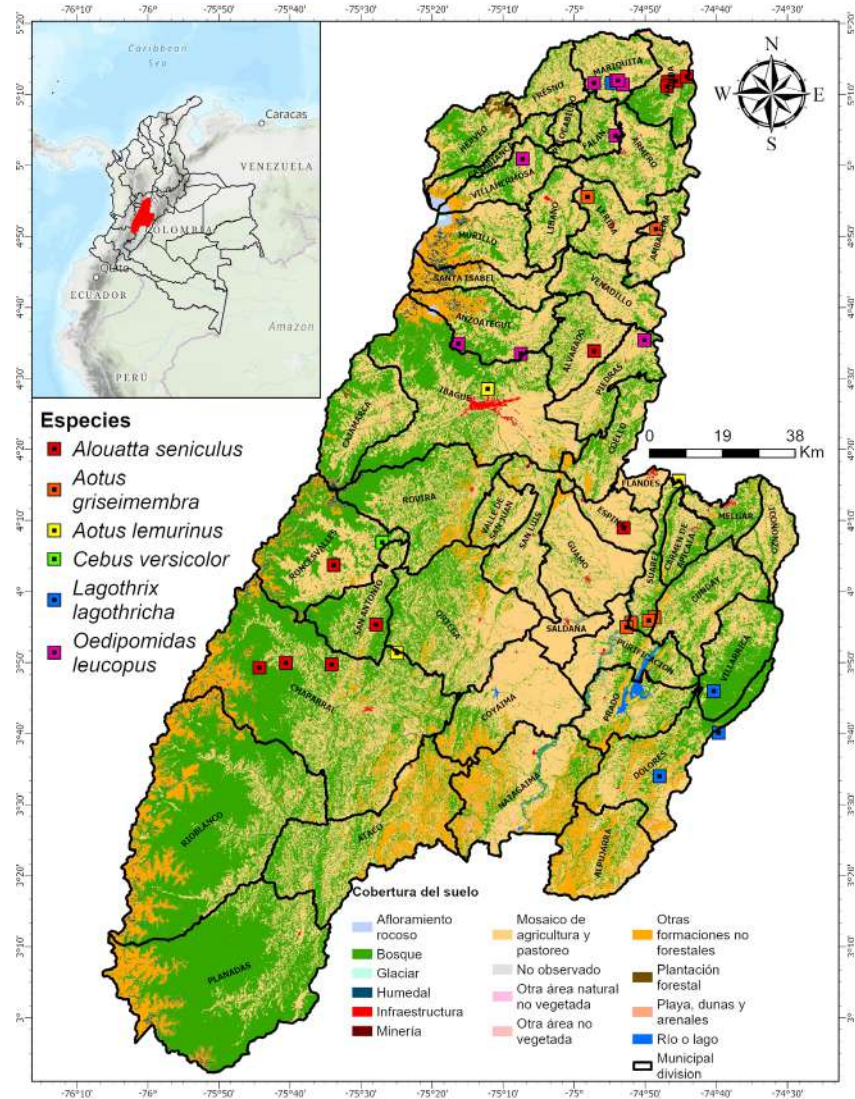


Figura 1. Mapa del departamento del Tolima con sus límites municipales, coberturas de tierra (descargadas de la plataforma MapBiomias, 2024) y registros de presencia de seis de los ocho primates reportados en el departamento obtenidos del *Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2025)*

variedad de ecosistemas, que incluyen zonas subxerofíticas, bosques húmedos tropicales, bosques andinos y páramos, así como un amplio rango de condiciones climáticas que oscilan entre los 0 °C y 38 °C (Cortolima, 2018). Esta heterogeneidad ambiental es producto de su compleja topografía y del gradiente altitudinal, el cual abarca desde los 400 hasta los 5.276 m s.n.m. (Cortolima, 2018). El departamento ocupa el 2,6 % del territorio nacional y alberga más del 11 % de la biodiversidad reportada en el país (SiB Colombia, 2022).

Recopilación y análisis de la información

Para la revisión bibliográfica se utilizaron los motores de búsqueda y las bibliotecas electrónicas Google Scholar, Science Direct, Scopus, Scielo, Semantic Scholar, el buscador online de la Universidad de Ibagué y los repositorios de las universidades del país. Se utilizaron las siguientes palabras clave: “Primate”, “Mico”, “Mono”, “Monkey”, y se incluyeron los nombres de cada una de las especies reportadas para el departamento (Henaó-Díaz *et al.*, 2020); se empleó el operador booleano “AND” seguido de “Tolima”. De cada documento encontrado se extrajo el año de publicación, el tipo de documento (artículo científico, reporte técnico, trabajo de grado, póster, presentación o capítulo), la especie estudiada, el lugar del departamento donde se llevó a cabo el estudio, el enfoque de investigación (ecología, hábitat, densidad poblacional, genética, comportamiento, educación ambiental, tráfico ilegal, entre otros), y los resultados principales. También se incluyeron estudios que no necesariamente se habían centrado en los primates, pero cuyos resultados aportan al conocimiento de estos taxones en el departamento.

Debe recalcar que se consideraron únicamente los estudios realizados directamente dentro del departamento. Además, no se incluyó el estudio de Bueno (2003), en el que se hizo una caracterización genética de diferentes especies de primates mantenidos en zoológicos, incluidos varios taxones del género *Aotus* y la especie *Saimiri sciureus*, ya que, aunque el autor menciona Piscilago como uno de los sitios de muestreo y lo reporta dentro del municipio de Melgar (Tolima), este zoológico en realidad se encuentra en el departamento de Cundinamarca. El documento, además, no especifica el origen geográfico de los individuos analizados, por lo que no puede considerarse como una fuente válida para aportar información sobre primates silvestres del departamento del Tolima.

En cuanto a las especies reportadas en la revisión bibliográfica, se corroboró la clasificación taxonómica de los registros obtenidos mediante el Sistema Integrado de Información Taxonómica (National Museum of Natural History - Smithsonian Institution, 2025). Se consultaron las categorías de amenaza de la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2025), y las categorías nacionales consignadas en la Resolución 126 de 2024 (Ministerio de Ambiente, 2024). Una vez organizada la información, se aplicaron dos modelos de regresión lineal para establecer las tendencias anuales en todos los estudios de primates, así como en los estudios generales que mencionan aspectos particulares de los primates, mediante la función $lm()$ de R, versión 4.3.2 (R Core Team, 2023). Se accedió a los registros georreferenciados de las especies registradas en el departamento a través del Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF, 2025) y, siguiendo los lineamientos de manejo, limpieza y verificación de esta información (Chapman, 2005), se removieron todos los registros cuyas coordenadas no estaban en grados decimales, faltaban o no se localizaban dentro de los límites administrativos del departamento utilizando ArcGIS Pro, versión 3.2.2 (Esri, 2023).

Se determinó la cantidad de registros por municipio mediante la herramienta Spatial Join, la cual considera la ubicación, el solapamiento o la proximidad entre atributos espaciales (Wang, 2006), utilizando el shapefile correspondiente al mapa administrativo del departamento con sus respectivos municipios. Se aplicó el análisis de vecino más cercano promedio (*Average Nearest Neighbor*), con el fin de evaluar el patrón espacial de las geolocalizaciones de los registros de primates en el departamento (Clark & Evans, 1954), lo que permitió determinar si la distribución espacial de los registros presentaba

un patrón agrupado, disperso o aleatorio dentro del territorio departamental, a partir de la comparación de la distancia media observada entre los puntos con la distancia esperada bajo un patrón aleatorio.

Con el objetivo de determinar las áreas de mayor prioridad para la conservación de los primates en el departamento a partir de la calidad del hábitat y la probabilidad de presencia de las especies, se descargó el mapa de coberturas del Tolima de la plataforma **MapBiomias** (2024), el cual fue agrupado en cinco categorías generales: formaciones boscosas, formaciones naturales no boscosas, áreas de uso agropecuario, zonas no vegetadas y cuerpos de agua. Se decidió dejar esta última categoría, ya que, si bien se reconoce que los cuerpos de agua pueden ser una variable menos informativa debido al carácter predominantemente arborícola de los primates, se incluyeron para mantener la coherencia espacial del análisis.

Los mapas de distribución potencial de las especies de primates presentes en el departamento fueron obtenidos de la plataforma de BioModelos y el Atlas de Biodiversidad de Colombia: Primates (**Hena-Díaz et al.**, 2020). A las capas utilizadas, las coberturas y los mapas de distribución potencial de cada especie se les asignaron pesos según la importancia (**Tabla 1**). Se otorgó mayor peso a las formaciones boscosas y a los modelos de distribución potencial, ya que las primeras representan las áreas de mayor idoneidad para la presencia de primates, pues ofrecen las condiciones óptimas de refugio, alimentación y desplazamiento, en tanto que los modelos de distribución reflejan las zonas con mayor probabilidad de presencia de las especies en el departamento. A las formaciones naturales no boscosas y las áreas de uso agropecuario se les asignaron pesos intermedios, ya que algunas especies las utilizan bajo ciertas condiciones o funcionan como zonas de transición dentro de la matriz paisajística (**Ramos-Fernández & Ayala-Orozco**, 2003; **ArroyoRodríguez & Mandujano**, 2006). Por su parte, las áreas sin vegetación, principalmente áreas urbanas, obtuvieron un puntaje bajo, ya que, aunque hay especies que se pueden adaptar a este tipo de ecosistemas (**Bustamante-Manrique et al.**, 2021; **Montilla et al.**, 2025), dichos ambientes generalmente ofrecen una calidad de hábitat reducida, presentan mayores niveles de perturbación y exponen a los individuos a riesgos más altos asociados con la actividad humana (**Montilla et al.**, 2020), por lo que su aporte a la permanencia de las poblaciones de primates dentro del territorio es limitado.

Posteriormente, los pesos fueron normalizados utilizando el método de lista máxima según la propuesta de **Sandoval-Murillo et al.** (2019). Este método se basó en la estandarización de los datos con respecto al máximo valor de peso posible (X_{max}), obteniendo así un rango de 0 a 1: $X = x_i/x_{max}$.

Mediante la herramienta de conversión de ArcGIS Pro, todas las capas correspondientes a las variables utilizadas se transformaron al formato ráster (0,001 grados por píxel) y se integraron a través de una operación de álgebra de mapas con base en la suma ponderada de los valores normalizados de cada variable, que luego se dividieron entre el número total

Tabla 1. Asignación de valores de importancia y normalización de variables utilizadas para el análisis espacial.

Tipo	Variable	Valor	Normalización
Biomodelo	Presencia posible de las especies	3	1
	Formación forestal	3	1
Cobertura terrestre	Formación natural no forestal	2	0,66
	Área agrícola y ganadera	2	0,66
	Área sin vegetación	1	0,33
	Cuerpo de agua	0	0

de capas. Este procedimiento permitió generar un índice continuo que refleja la prioridad relativa de conservación de los primates en los municipios del departamento del Tolima donde los valores más altos señalan aquellas zonas con mayor idoneidad del hábitat.

Cabe mencionar que se decidió omitir a *Aotus jorgehernandezi*, pues si bien la estimación de su rango de presencia incluye parte del oriente del Tolima (Henao-Díaz *et al.*, 2020), persisten imprecisiones sobre su distribución real. Esta especie fue descrita a partir de un único individuo mantenido en cautiverio y, posteriormente, se comprobó que genéticamente no corresponde a las poblaciones cercanas de la zona entre los departamentos de Quindío y Risaralda (Torres *et al.*, 1998; Defler *et al.*, 2001; Defler & Bueno, 2007). Además, recientemente se encontró que esta especie es una sinonimia de *Aotus brumbacki*, especie con una distribución cisandina (Montilla *et al.*, 2025).

Resultados

Según la revisión de literatura y los registros de especies consultados, en el departamento se reporta la presencia de siete primates: *Alouatta seniculus*, *Aotus griseimembra*, *Aotus lemurinus*, *Cebus versicolor*, *Lagothrix lagothricha*, *Oedipomidas leucopus*, y *Sapajus apella*. A nivel internacional, dos de estas especies se encuentran clasificadas en la categoría de preocupación menor (*A. seniculus* y *S. apella*), tres están catalogadas como vulnerables (*A. griseimembra*, *A. lemurinus*, y *L. lagothricha*), y dos, en peligro (*C. versicolor* y *O. leucopus*). A nivel nacional, *A. griseimembra*, *A. lemurinus* y *L. lagothricha* se encuentran categorizadas como vulnerables, *C. versicolor* en peligro, y *O. leucopus* en peligro crítico.

Se encontraron 17 documentos sobre primates en el departamento (Tabla S1, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/3321/5313>), cuyos enfoques abarcan temas como la ecología (15,8 %), la genética poblacional (10,5 %), los parámetros hematológicos (10,5 %), la distribución y el hábitat (10,5 %), así como la bioacústica, la educación ambiental, los aspectos biológicos, la densidad poblacional, la genética, el hábitat, el hábitat en conjunto con el comportamiento, la hematología, la hematología y la bioquímica, la parasitología, la liberación y el seguimiento, y el plan de manejo, cada uno representando 5,3 % del total de estudios. *O. leucopus* aparece como la especie más representativa (76,5 %) en estos estudios, seguida por *C. albifrons* y *S. apella* con un 5,9 % cada una.

Esta bibliografía se concentró del 2004 al 2015, destacándose el 2010 y el 2013 con el mayor número de publicaciones. La mayoría de los documentos correspondió a artículos científicos (n = 13), seguidos de tesis de grado (n = tres), informes técnicos (n = dos) y una presentación en congreso. El análisis de regresión lineal no evidenció una tendencia temporal significativa en el número anual de estudios sobre primates en el departamento ($\beta = -0,047 \pm 0,034$; $R^2 = 0,17$; $p = 0,21$). Se registraron otras nueve publicaciones generadas en el Tolima entre el 2010 y el 2025 que, aunque no se enfocan exclusivamente en primates, aportan información para su conservación y manejo (Figura 2), ya que abordan aspectos relacionados con la diversidad de mamíferos y el tráfico ilegal de fauna en el departamento. Tampoco se detectó una tendencia temporal significativa en la producción científica anual ($\beta = -0,037 \pm 0,041$; $R^2 = 0,06$; $p = 0,39$).

A nivel espacial, se recopilieron 43 registros georreferenciados (*A. seniculus* = 18, *O. leucopus* = 11, *A. griseimembra* = seis, *A. lemurinus* = tres, *C. versicolor* = uno y *L. lagothricha* = cuatro). No se registraron datos para *S. apella* (Figura 1), pese a que en el 2019 se reportó una población al suroccidente del departamento (Paya *et al.*, 2019). El análisis de autocorrelación espacial de las especies indicó que sí hay un patrón de agrupamiento espacial significativo (relación de vecino más cercano = 0,56z-score = -5,46; $p < 0,001$). Se observó una mayor concentración de registros en la zona norte, del departamento del Tolima, especialmente de las especies *A. seniculus* y *O. leucopus*.

La sumatoria de las capas arrojó una distribución heterogénea de valores en todo el departamento, observándose mayores concentraciones en el norte, occidente y centro-oriente del Tolima (Figura 3). Veintidós de los 47 municipios se ubicaron por encima de la media general del índice (0,337). Entre ellos se destacan Villarrica (0,49 \pm 0,23),

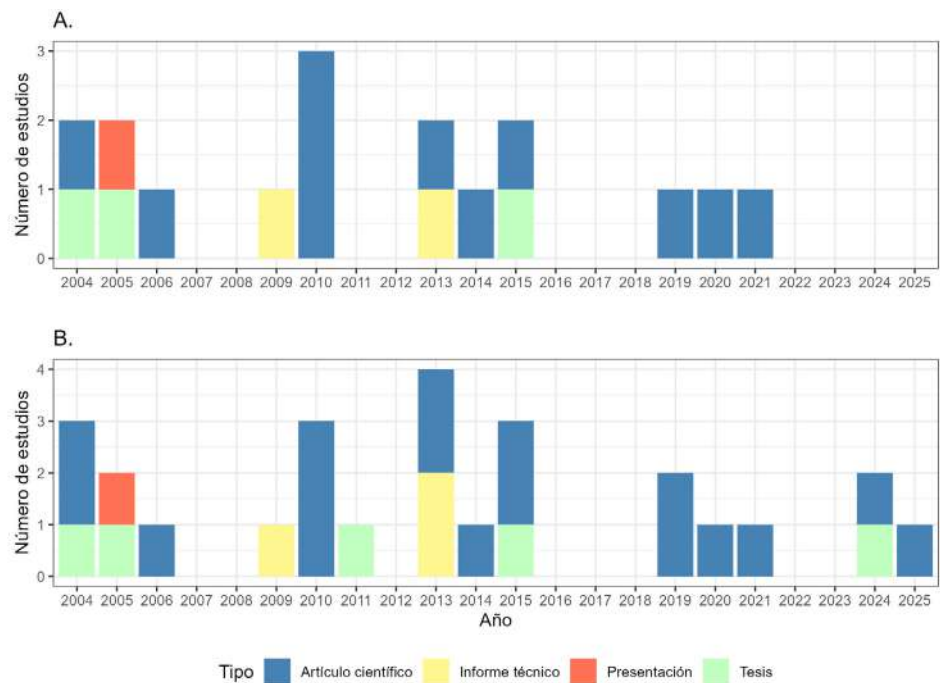


Figura 2. a) Producción bibliográfica sobre primates en el departamento del Tolima entre 2004 y 2024, clasificada por tipo de publicación enfocada en primates. **b)** Publicaciones generadas en el departamento cuyo enfoque, directa o indirectamente (por no centrarse exclusivamente en primates), proporciona información sobre los primates en el departamento

Honda ($0,45 \pm 0,19$), Armero ($0,45 \pm 0,16$) y Falan ($0,45 \pm 0,20$) como los de mayor valor promedio (**Figura 4**). Los municipios con los valores más bajos fueron Santa Isabel ($0,19 \pm 0,11$), Natagaima ($0,22 \pm 0,11$), Murillo ($0,23 \pm 0,18$), Ataco ($0,24 \pm 0,12$) y Prado ($0,26 \pm 0,13$). Cabe resaltar que Ibagué, la ciudad capital del departamento, obtuvo un valor promedio de $0,35 \pm 0,20$.

Discusión

El predominio de estudios centrados en *O. leucopus* en el departamento del Tolima podría deberse a su alta adaptabilidad, la cual le permite habitar en entornos perturbados en ecosistemas naturales y en áreas urbanas y rurales transformadas (Poveda & Sánchez-Palomino, 2004; Arias-González et al., 2021). Estas características facilitan su observación y monitoreo, convirtiéndola en un modelo de estudio para comprender su estado de conservación y su capacidad de adaptación a paisajes antropogénicos. Además, la proximidad geográfica en áreas más accesibles para la investigación, como las cercanas a centros poblados, ha favorecido su estudio. Su clasificación como especie en peligro y su posible rol como indicador ecológico en ecosistemas fragmentados refuerzan su relevancia científica en la región.

Sin embargo, especies como *C. versicolor*, confirmadas en el departamento, han recibido una atención considerablemente menor a pesar de encontrarse igualmente amenazadas, así como las especies pertenecientes a los géneros *Lagothris* y *Aotus*, aunque los estudios sobre la ecología de este último grupo han aumentado a nivel nacional (Carrillo-Chávez et al., 2022). Esta desigualdad sugiere una escasa implementación de estrategias de conservación focalizadas, lo que limita los proyectos que promueven el conocimiento y gestión efectiva de estas especies (Arias-González et al., 2021; Roncancio et al., 2013), especialmente en poblaciones potencialmente aisladas en ambientes con fuertes presiones y taxones menos estudiados, como es el caso de *S. apella* en el Tolima (Paya et al., 2019).

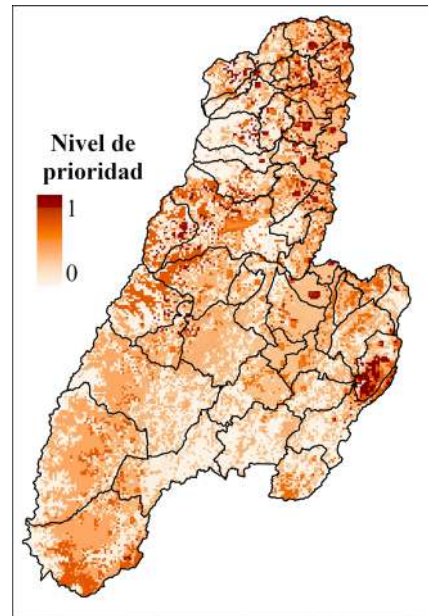


Figura 3. Mapa de priorización espacial para la conservación de primates en el departamento del Tolima. La gráfica representa la distribución de frecuencias de los valores en el mapa.

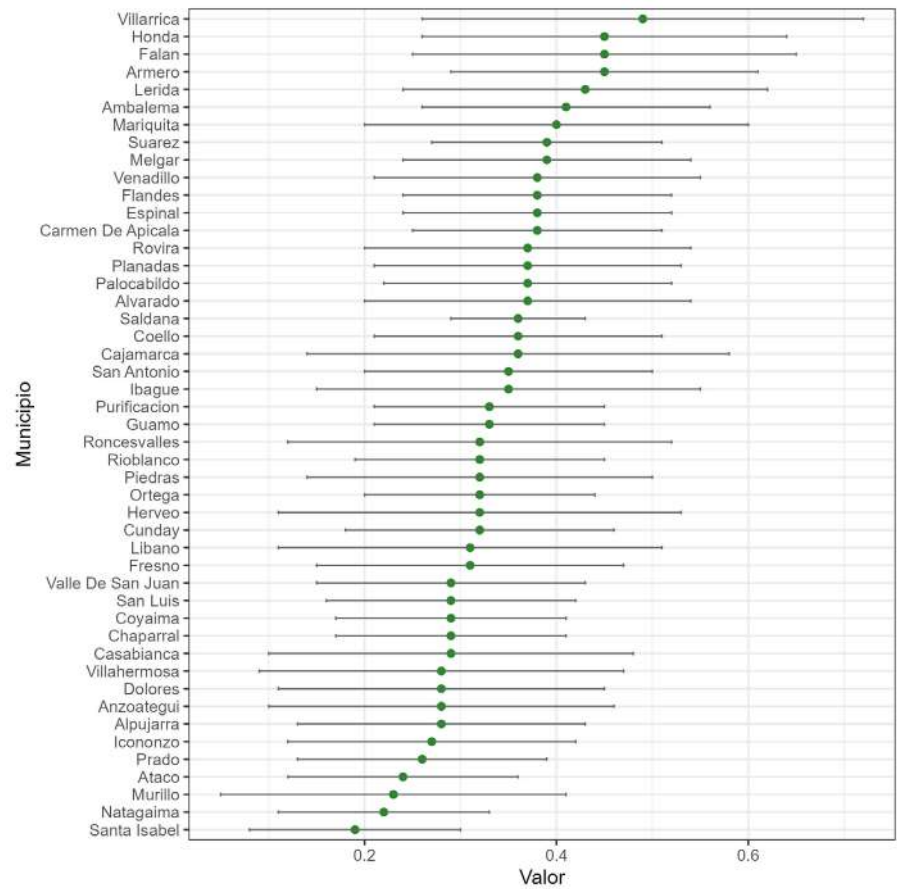


Figura 4. Valores promedio derivados del análisis espacial de prioridades de conservación para cada municipio del departamento del Tolima

El poco interés por otras especies se refleja en la limitada diversidad temática de los estudios en el Tolima, en los cuales predominan los aspectos veterinarios, parasitológicos y de distribución general, sin una línea investigativa sostenida en el tiempo. En otros departamentos del país, en cambio, la investigación en primates ha abarcado áreas como la ecología, la taxonomía, la etnozooloía, la genética poblacional y la biología molecular (Stevenson *et al.*, 2010; García-Restrepo *et al.*, 2018; García-Restrepo, 2020; García-Restrepo & Montilla, 2021; Defler, 2023), lo que evidencia un vacío crítico de conocimiento sobre los primates en el Tolima. Un patrón similar se ha documentado recientemente en los estudios sobre serpientes en el departamento (Bonilla-Liberato & Balaguera-Reina, 2025), lo que sugiere múltiples y significativos vacíos de información sobre diversos grupos taxonómicos que constituyen una problemática estructural para el desarrollo de estrategias de conservación y gestión de la biodiversidad en el Tolima.

El factor económico es otra limitación que condiciona la efectividad del monitoreo y manejo de la fauna silvestre (Gren *et al.*, 2018; Zwerts *et al.*, 2021; Barroso *et al.*, 2024). En el caso de los primates, la planificación y ejecución de acciones de conservación, así como la investigación *in situ* o *ex situ*, dependen en gran medida de los recursos disponibles y de los costos logísticos y operativos (Reuter *et al.*, 2022; Lopresti Goodman & Villatoro-Sorto, 2023). Esto podría explicar el escaso número de estudios en el Tolima, particularmente en áreas de difícil acceso o con infraestructura limitada, lo que restringe la continuidad de los programas de investigación y el establecimiento de estrategias de conservación a largo plazo, evidenciando la necesidad de una mayor inversión económica para promover la investigación sobre estos animales.

En el caso de las especies cuya conservación ya cuenta con recursos, por ejemplo, *O. leucopus*, única con un plan de manejo en el departamento (Galindo-Espinosa *et al.*, 2009), es necesario evaluar y determinar si los objetivos planteados se han cumplido o si se requiere una reestructuración que considere las condiciones actuales y las amenazas que enfrentan las especies en el departamento. También resulta fundamental analizar cómo la disponibilidad de recursos ha influido en el cumplimiento y la culminación de dichos objetivos, con el fin de orientar futuros estudios y fortalecer la formulación e implementación de planes de manejo y conservación en el departamento.

Asimismo, es urgente implementar estrategias que promuevan la participación de las comunidades locales en el departamento del Tolima. Ello facilitaría la recolección de información espacial precisa y sobre el estado poblacional de los primates en áreas específicas, así como la creación de oportunidades y estrategias que fortalezcan la conservación de los primates en la zona (Maldonado & Waters, 2020; Nery *et al.*, 2021).

La comprensión adecuada de las percepciones locales resulta fundamental, dado que algunas especies están asociadas a creencias culturales y prácticas de subsistencia o tenencia como mascotas (Bonilla-Liberato, 2025). Integrar estas dimensiones socioculturales permitiría reducir conflictos humano-fauna y fortalecer acciones de manejo, particularmente frente a eventos como los recientes reportes de mortalidad en *A. seniculus* asociados a brotes de fiebre amarilla, que han afectado gravemente el departamento del Tolima (Bonilla-Aldana *et al.*, 2025).

Los primates constituyen uno de los grupos más afectados por el tráfico ilegal de mamíferos en Colombia (Bonilla-Liberato *et al.*, 2024), pues la posición estratégica del Tolima lo convierte en un corredor potencial para el comercio ilícito de fauna silvestre (Arroyave-Bermúdez *et al.*, 2014). Hasta el 2010, el sur del departamento era uno de los puntos críticos para el tráfico de primates en el país (Rojas-Briñez *et al.*, 2013), pero en las últimas dos décadas ha habido deficiencias en el registro espacial de esta información, lo que impide determinar si dicho patrón se mantiene en la actualidad y limita estrategias de prevención y monitoreo (Lozano-Suárez *et al.*, 2024).

Se han documentado 13 especies de primates pertenecientes a las cinco familias de los Platyrrhinos sometidas a tráfico en la región (Rojas-Briñez *et al.*, 2013; Lozano-Suárez *et al.*, 2024); varias de ellas no son nativas del Tolima, lo que refuerza la hipótesis

del departamento como una de las rutas del tráfico ilegal de fauna. Con excepción de *A. griseimembra*, todas las especies de primates que se distribuyen en el departamento han sido afectadas por el tráfico ilegal regional. Hay evidencia de la extracción ilícita de individuos de *O. leucopus* con fines de comercio de fauna silvestre (Ruiz-García *et al.*, 2020), lo que indica que, además de funcionar como corredor para este tipo de comercio ilegal, en el departamento también se extraen individuos para su comercialización. Esto subraya la necesidad de desarrollar estudios que permitan evaluar el impacto de esta actividad ilícita en las poblaciones silvestres, con el fin de orientar acciones de manejo y estrategias de conservación efectivas.

Espacialmente, las zonas montañosas del oriente y occidente presentan la mayor prioridad. Su ubicación coincide con áreas que han experimentado una intensa pérdida de cobertura boscosa en los últimos años (Murillo-Sandoval *et al.*, 2021; Murillo-Sandoval *et al.*, 2022; Ganzenmüller *et al.*, 2022) y tienen pocos registros de la presencia de primates, lo que refuerza la necesidad de aunar los esfuerzos de investigación sobre estos primates con los de la recopilación de registros de presencia. Llama la atención el caso del suroccidente del Tolima, ya que presenta un gran vacío de información de registros y ha sido uno de los principales focos de fiebre amarilla en poblaciones de *A. seniculus* (Bonilla-Aldana *et al.*, 2025), lo que subraya la urgencia de fortalecer el monitoreo y la investigación en esta región.

Los índices de prioridad municipal son una herramienta valiosa para orientar esfuerzos de investigación y gestión, pero su interpretación debe considerar el contexto ecológico y territorial específico de cada municipio. Aunque es un propósito estratégico enfocar las acciones en aquellos municipios con los valores más altos, ello no implica que los municipios con índices más bajos carezcan de importancia en términos de conservación. De hecho, los valores relativamente bajos pueden estar asociados a la escasa disponibilidad de hábitat, así como a los escasos registros espaciales, lo que impide determinar el rango de distribución real de estas especies.

El uso de herramientas digitales de ciencia participativa como las aplicaciones móviles o los portales web, facilita que las comunidades reporten avistamientos, comportamientos y posibles amenazas. Este tipo de plataformas no solo ampliaría la cobertura espacial y temporal de los registros biológicos, sino que consolidaría el vínculo entre las personas y los esfuerzos de conservación (Callaghan *et al.*, 2022).

Cabe señalar que si bien el análisis de vecino más cercano promedio arrojó una agrupación espacial significativa, ello podría reflejar la representación excesiva de *A. seniculus* (41,86 % en los registros analizados) y la sobreestimación de la significación de los agrupamientos cuando existe una tendencia espacial marcada en los datos.

Además, es necesario considerar los escasos registros disponibles, ya que el tamaño de la muestra podría influir en la precisión de los resultados obtenidos, es decir, los patrones espaciales que observamos para los primates en el departamento podrían estar sobreestimados, lo cual es prueba de que la limitada disponibilidad de información sobre este grupo taxonómico constituye en sí misma una restricción importante para el análisis.

La precisión del análisis espacial de la suma ponderada está condicionada por limitaciones asociadas con la resolución del píxel utilizada, lo que puede generar imprecisiones sobre las verdades características del paisaje (Zuria & Martínez-Morales, 2019). Deben considerarse, además, la disponibilidad y la calidad de los registros existentes en bases de datos como GBIF, los cuales pueden estar sujetos a errores de georreferenciación, submuestreo regional o sesgos de muestreo histórico (Troudet *et al.*, 2017). También podría ser que esta base de datos esté desactualizada en los últimos años, como en el caso del registro que permitió expandir el rango de distribución de *S. apella* en el departamento y que no fue posible encontrar en las geolocalizaciones de GBIF (Paya *et al.*, 2019). Asimismo, hay que tener en cuenta que estas mismas imprecisiones pueden repercutir en la precisión de los biomodelos usados, ya que parte de sus registros proviene de esa base de datos (Heno-Díaz *et al.*, 2020).

Pese a sus limitaciones, los resultados obtenidos son útiles como insumo inicial y deben considerarse como una guía preliminar para orientar futuras acciones de investigación y conservación en el departamento. El criterio de búsqueda de estudios enfocados solamente en el departamento limitó la inclusión de otros con una escala de análisis mayor por ser a nivel nacional o tener en cuenta el rango de distribución de las especies, y cuyos resultados aportan al conocimiento de los primates en el Tolima (**Roncancio *et al.*, 2013; Henao-Díaz *et al.*, 2020; Ruiz-García *et al.*, 2020; Arias-González *et al.*, 2021; Arango-Lozano *et al.*, 2025; Bonilla-Aldana *et al.*, 2025**).

Es evidente que la investigación sobre los primates del Tolima presenta sesgos y vacíos de conocimiento, lo que añadido a las amenazas de deforestación, el tráfico ilegal y los brotes de enfermedades (como la fiebre amarilla), dificulta la implementación de estrategias efectivas para la conservación de estas especies. Por ello es necesario fortalecer los esfuerzos de recolección, sistematización y reporte de datos, con el fin de comprender con mayor precisión la presencia de las especies y los vacíos de muestreo en el departamento. También se requiere una mayor inversión en investigación, monitoreo poblacional y participación comunitaria para así promover estudios interdisciplinarios que aseguren una gestión y protección integral de los primates como elementos claves de los ecosistemas regionales.

Información suplementaria

Ver la información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3321/5313>

Agradecimientos

A todas las personas que han trabajado por los primates del departamento y a los colegas que buscan continuar explorando y conociendo nuestro territorio.

Contribución de los autores

Todos los autores contribuyeron en igual medida en la recopilación, clasificación, análisis, redacción y corrección del documento.

Conflicto de intereses

Declaramos que no existe ningún conflicto de intereses con relación a los resultados, el análisis y los objetivos de la investigación. No contamos con aportes financieros para el presente estudio y tampoco tenemos intereses comerciales o cualquier otro tipo de relación que pueda influir en la objetividad de los hallazgos presentados en este trabajo.

Referencias

- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V., Ramos-Robles, M.** (2018). Primate seed dispersal: Old and new challenges. *International Journal of Primatology*, 39(3), 443-465. <https://doi.org/10.1007/s10764-018-0024-z>
- Arango-Lozano, J., Toro-Cardona, F. A., Montilla, J. S. O., Ramírez-Cháves, H. E.** (2025). Ecological Forecasting for Night Monkeys in the *Aotus lemurinus* Complex: Climate-driven Threats to Habitat Suitability. *International Journal of Primatology*, 46(2), 556-572.
- Arias-González, C., González-Maya, J. F., González-Zamorano, P., Ortega-Rubio, A.** (2021). Climate refugia for two Colombian endemic tamarin primates are critically under-protected. *Mammalian Biology*, 101(5), 531-543. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00151-0>
- Arroyave-Bermúdez, F., Romero-Goyeneche, O., Bonilla-Gómez, M., Hurtado-Heredia, R.** (2014). Tráfico ilegal de tortugas continentales (Testudinata) en Colombia: una aproximación desde el análisis de redes. *Acta Biológica Colombiana*, 19(3), 381-392.
- Arroyo-Rodríguez, V. & Mandujano, S.** (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27(4), 1079-1096.
- Barroso, P., López-Olvera, J. R., Kiluba wa Kiluba, T., & Gortázar, C.** (2024). Overcoming the limitations of wildlife disease monitoring. *Research Directions: One Health*, 2(3), 1-14. <https://doi.org/10.1017/one.2023.16>

- Bonilla-Aldana, D. K., Bonilla-Aldana, J. L., Castellanos, J. E., Rodríguez-Morales, A. J.** (2025). Importance of epizootic surveillance in the epidemiology of yellow fever in South America. *Current Tropical Medicine Reports*, 12, 16. <https://doi.org/10.1007/s40475-025-00349-z>
- Bonilla-Liberato, E. D. & Balaguera-Reina, S. A.** (2025). What do we know about snakes in the department of Tolima, Colombia? A comprehensive review. *Amphibia Reptilia*, 46(2), 263-276. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10219>
- Bonilla-Liberato, E. D., Lozano-Suárez, T. E., Forero-Castellanos, M. F., López-Delgado, E. O.** (2024). Impacto del tráfico ilegal de mamíferos en Colombia con enfoque en los análisis de biodiversidad. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 48(188), 508-522. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.2660>
- Bonilla-Liberato, E. D.** (2025). Análisis del uso, conocimiento y percepción de la fauna silvestre en la comunidad indígena “La Unión”, etnia Pijao de San Antonio, Tolima, Colombia. *Revista Etnobiología*, 23(2), 45-60. <https://revistaetnobiologia.mx/index.php/etno/issue/view/57>
- Bueno, M. L.** (2003). Importancia de la caracterización genética de especies silvestres en Zoológicos, Unidades de Rescate de fauna y Centros de acopio. *Lyonia*, 3(1), 45-55. https://lyonia.org/archive_volume3-1
- Bufalo, F. S., Galetti, M., Culot, L.** (2016). Seed dispersal by primates and implications for the conservation of a biodiversity hotspot, the Atlantic Forest of South America. *International Journal of Primatology*, 37, 333-349. <https://doi.org/10.1007/s10764016-9903-3>
- Bustamante-Manrique, S., Botero-Henao, N., Castaño, J. H., Link, A.** (2021). Activity budget, home range and diet of the Colombian night monkey (*Aotus lemurinus*) in peri-urban forest fragments. *Primates, Journal of Primatology*, 62(3), 529-536. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00895-w>
- Callaghan, C. T., Mesaglio, T., Ascher, J. S., Brooks, T. M., Cabras, A. A., Chandler, M., Cornwell, W. K., Ríos-Málaver, I. C., Dankowicz, E., Dhiya’Ulhaq, N. U., Fuller, R. A., Galindo-Leal, C., Grattarola, F., Hewitt, S., Higgins, L., Hitchcock, C., Hung, K. L. J., Iwane, T., Kahumbu, P., ... Young, A. N.** (2022). The benefits of contributing to the citizen science platform iNaturalist as an identifier. *PLOS Biology*, 20(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001843>
- Caro, D. C. G., Vargas, S. A., Cárdenas, S., Castro, J. D., Stevenson, P. R.** (2018). Estudio y conservación de primates en Colombia: avances, retos y el papel del Sistema de Parques Nacionales Naturales, pp. 283-294. En: B Urbani, M Kowalewski, RG Teixeira da Cunha, S de la Torre, L Cortés-Ortiz (eds.). *La primatología en Latinoamérica*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- Carrillo-Chávez, L., Link, A., Pinto-Sánchez, N. R.** (2022). Estado del conocimiento del género *Aotus* en Colombia: un siglo de exploración. *Neotropical Primates*, 28(1-2), 39-46. <https://doi.org/10.62015/np.2022.v28.228>
- Castañeda, F., Rubiano, J., Cruz, L., Rodríguez, L.** (2010). Prevalencia de helmintos intestinales en primates neotropicales cautivos alojados en Ibagué. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 3, 45-52.
- Castañeda, F. E., Buriticá, E. F., Barbosa, I. X.** (2010). Tití gris (*Saguinus leucopus* Günther 1876): algunos aspectos biológicos y de interés veterinario sobre la especie. White-footed tamarin *Saguinus leucopus* Günther 1876: Some biological aspects and issues of veterinary interest about the species. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 3(1), 53-60.
- Castañeda-Herrera, F. E., Buriticá-Gaviria, E. F., Echeverry-Bonilla, D. F.** (2015). Evaluación de los parámetros hematológicos del tití gris (*Saguinus leucopus* Günther 1876) en cautiverio y su relación con la edad y el sexo. *Veterinaria y Zootecnia*, 9(1), 34-48. <https://doi.org/10.17151/vetzo.2015.9.1.5>
- Castellón-Castro, C.** (2020). *Evaluación Del Estado De Aplicación De Las Estrategias De Conservación Implementadas En Colombia Para La Protección Del Mono Titi Cabeciblanco (Saguinus oedipus)*. Tesis. Universidad Pontificia Bolivariana. <http://hdl.handle.net/20.500.11912/9706>
- Clark, P. J. & Evans, F. C.** (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35(4), 445-453. <https://doi.org/10.2307/1931034>
- Corporación Autónoma Regional del Tolima (Cortolima).** (20 de mayo de 2013). Distribución, disponibilidad de hábitat, densidad poblacional y comportamiento de *Saguinus leucopus* (Tití gris) en el departamento del Tolima. Cortolima. Recuperado el 23 de Julio de 2025 de <https://cortolima.gov.co>
- Corporación Autónoma Regional del Tolima (Cortolima).** (20 de mayo de 2018). Plan de acción regional en biodiversidad del departamento del Tolima (2015-2025). Cortolima. Recuperado el 23 de Julio de 2025 de <https://cortolima.gov.co>

- Cortés-Vera, M., Castañeda-Herrera, F.E., Vélez-García, J.F.** (2020). Estudio hematológico en monos cariblanos (*Cebus albifrons*) en condiciones de cautiverio en Colombia. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 31(2), e17849. <https://doi.org/10.15381/rivep.v31i2.17849>
- Cortés-Vera, M., Castañeda-Herrera, F. E., Vélez-García, J. F.** (2020). Estudio hematológico en monos cariblanos (*Cebus albifrons*) en condiciones de cautiverio en Colombia. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 31(2), e17849. <https://doi.org/10.15381/rivep.v31i2.17849>
- Cubillos, D. M. & Sánchez, R. M.** (2005). Conservación y educación ambiental para el tití gris *Saguinus leucopus* en el municipio de San Sebastián de Mariquita Tolima. En: Memorias I Congreso Colombiano de Primatología. Nov 2–4. Asociación Colombiana de Primatología.
- Defler, T. R., Bueno, M. L., Hernández-Camacho, J. I.** (2001). Taxonomic status of *Aotus herskovitzi*: its relationship to *Aotus lemurinus lemurinus*. *Neotropical Primates*, 9(2), 37-52. <https://doi.org/https://doi.org/10.62015/np.2001.v9.480>
- Defler, T. R. & Bueno, M. L.** (2007). *Aotus* diversity and the species problem. *Primate Conservation*, 22(1), 55-70. <https://doi.org/10.1896/052.022.0104>
- Defler, T. & Bueno, M.** (2010). Prioridades en investigación y conservación de primates colombianos. En: *Primatología en Colombia: avances al principio del milenio* (1st ed., pp. 193-214). Fundación Universitaria San Martín.
- Esri.** (20 de mayo de 2023). ArcGIS Pro (versión 3.2.2) [Software]. Environmental Systems Research Institute, Inc. Recuperado el 23 de Julio de 2025 de <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro>
- Fernández, D., Kerhoas, D., Dempsey, A., Billany, J., McCabe, G., Argirova, E.** (2022). The current status of the world's primates: Mapping threats to understand priorities for primate conservation. *International Journal of Primatology*, 43(1), 15-39. <https://doi.org/10.1007/s10764-021-00242-2>
- Fuentes, J. A., Zerda-Ordóñez, E., Muñoz-Durán, J.** (2013). Vocal communication of white footed tamarin (*Saguinus leucopus*) in the wild. *Caldasia*, 35(1), 49-63.
- Galindo-Espinosa, E. Y., Gutiérrez-Díaz, K. A., Yara-Ortiz, D. C., Reinoso-Flórez, G., Vejarano-Delgado, M., García-Melo, J. E.** (2009). Plan de manejo regional para la conservación del tití gris (*Saguinus leucopus*) en el departamento del Tolima. Corporación Autónoma Regional del Tolima (Cortolima). Recuperado el 12 de julio de 2025 de <https://cortolima.gov.co>
- Ganzenmüller, R., Sylvester, J. M., Castro-Núñez, A.** (2022). What peace means for deforestation: An analysis of local deforestation dynamics in times of conflict and peace in Colombia. *Frontiers in Environmental Science*, 10, 803368. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.803368>
- García-Herrera, L. V., Ramírez-Fráncel, L. A., Reinoso-Flórez, G.** (2015). Mamíferos en relictos de bosque seco tropical del Tolima, Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 22(1), 11-21.
- García-Herrera, L. V., Ramírez-Fráncel, L. A., Reinoso-Flórez, G.** (2019). Mamíferos del departamento del Tolima: distribución y estado de conservación. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 22(2), e1100. <https://doi.org/10.31910/rudca.v22.n2.2019.1100>
- García-Restrepo, S., Montilla, S. O., Bustamante-Manrique, V., BustamanteManrique, S., Cepeda-Duque, C., Sánchez-Londoño, J. D., Ramírez-Chaves, H. E.** (2018). Estado de la investigación primatológica en el Eje Cafetero y Antioquia, Colombia. *Neotropical Primates*, 24(2), 56-63. <https://doi.org/10.62015/np.2018.v24.98>
- García-Restrepo, S.** (2020). *Primates en las colecciones biológicas de Antioquia: Estado y potencial de investigación* [Tesis de pregrado]. Universidad de Antioquia. <http://hdl.handle.net/10495/19774>.
- García-Restrepo, S. & Montilla, S. O.** (2021). Taxonomy of Colombian primates: changes in the last twenty years (2000-2019) and some taxonomic notes. *Mastozoología Neotropical*. 28(2), e0584. <https://doi.org/10.31687/saremMN.21.28.2.0.05.e0584>
- GBIF** (2025). GBIF Occurrence. Global Biodiversity Information Facility. Recuperado el 1 de abril de 2025 de <https://doi.org/10.15468/dl.y59s3a>
- Gren, I. M., Häggmark-Svensson, T., Elofsson, K., Engelmann, M.** (2018). Economics of wildlife management—An overview. *European Journal of Wildlife Research*, 64, 22. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1180-3>
- Guzmán-Caro, D. C., Vargas, S. A., Cárdenas, S., Castro, J. D., Stevenson, P. R.** (2018). Estudio y conservación de primates en Colombia: avances, retos y el papel del Sistema de Parques Nacionales Naturales. En V. A. Lynch Alfaro, J. C. Bicca Marques, y P. R. Stevenson (Eds.). *La primatología en Latinoamérica 2*. Tomo I Argentina-Colombia (pp. 283-294). Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).

- Henao Díaz, F., Stevenson, P., Carretero-Pinzón, X., Castillo-Ayala, C., ChacónPacheco, J., Deffler, T., García-Villalba, J., Guzmán Caro, D., Link, A., Maldonado, A.** (2020). Primates. En: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (Ed.). *Atlas de la biodiversidad de Colombia* (pp. 1-120). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/35544>
- Hernández-Jaramillo, A., Shanee, S., Serio-Silva, J. C.** (2025). Range-wide Distribution Survey, Habitat Modeling, and Characterization of Conservation Threats to the Colombian Black Spider Monkey (*Ateles fusciceps rufiventris*) in Colombia. *International Journal of Primatology*, 46(1), 96-121. <https://doi.org/10.1007/s10764-024-00457-z>
- International Union for Conservation of Nature - IUCN.** (2025). The IUCN Red List of Threatened Species (versión 20251). International Union for Conservation of Nature. Recuperado el 12 de Junio de 2025 de <https://www.iucnredlist.org>.
- Junker, J., Petrovan, S. O., Arroyo-Rodríguez, V., Boonratana, R., Byler, D., Chapman, C. A., Köhl, H. S.** (2020). A severe lack of evidence limits effective conservation of the world's primates. *BioScience*, 70(9), 794-803. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa082>.
- Leguizamón, N., Ruiz-García, M., Castillo, M. I.** (2006). Aplicaciones de los análisis genético-poblacionales a partir de genotipos multilocus y metodologías basadas en modelos bayesianos para la conservación de la especie *Saguinus leucopus*. En: M. Ruiz-García (Ed.). *Conservación ex-situ* (pp. 17-28). Universidad Javeriana.
- Lizcano, D. J. & Ramírez-Chávez, H. E.** (2025). Guía Ilustrada de los Mamíferos de Colombia. *Mammalogy Notes*, 11(2), 594. <https://doi.org/10.47603/mano.v11n2.594>
- Lopresti-Goodman, S. M. & Villatoro-Sorto, B.** (2023). The benefits and challenges of conducting primate research in different settings. *Animals*, 13(1), 133. <https://doi.org/10.3390/ani13010133>
- Lozano-Suárez, T. E., Bonilla-Liberato, E. D., López-Delgado, E. O.** (2024). ¿Cómo ha evolucionado el tráfico ilegal de fauna en el Tolima? Análisis multitemporal de una amenaza para la biodiversidad. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 48(186), 94-108. <https://doi.org/10.18257/racefyn.2223>
- Maldonado, A. M. & Waters, S.** (2020). Ethnoprimatology of the Tikuna in the southern Colombian Amazon. En: B. Urbani y M. Lizarralde (Eds.). *Neotropical Ethnoprimatology* (pp. 87–104). Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3030-27504-4_5.
- MapBiomias.** (2024). Colección 2 de la serie anual de mapas de cobertura y uso del suelo de Colombia. MapBiomias Colombia. Recuperado el 3 de marzo de 2025.
- Ministerio de Ambiente.** (2024). *Resolucion-0126-de-2024*. <https://www.minambiente.gov.co/documento-normativa/resolucion-0126-de-2024>
- Mittermeier, R. A., Reuter, K. E., Rylands, A. B., Ang, A., Jerusalinsky, L., Nash, S. D., Schwitzer, C., Ratsimbazafy, J., Humle, T.** (2024). *Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates 2023–2025*. IUCN SSC Primate Specialist Group, International Primatological Society, Re:wild
- Montilla, S. O., Ríos-Soto, J. A., Mantilla-Castaño, J. C., Patiño-Siro, D., Bustamante-Manrique, S., Botero-Henao, N., Ruiz, S., Arias-Monsalve, H. F., Link, A., Ramírez-Chávez, H. E.** (2020). Eventos de electrocución de *Aotus lemurinus* (Primates: Aotidae) en los Andes Centrales de Colombia. *Mammalogy Notes*, 6(2), 183. <https://doi.org/10.47603/mano.v6n2.183>
- Montilla, S. O., Pulido-G, A., Montoya Valencia, S., Diosa, D., Niño-Moreno, M., Lozano Frias, M. F., Camacho-Durán, M. J., Toro-Soto, M., Chavarro, L. F., Gómez-Hoyos, D. A., Arcila-Pérez, L. F.** (2025). Living in the city: Records of night monkeys (*Aotus* spp.) in urban and peri-urban forests of Colombia. *Therya*, 16(2), 213-222. <https://doi.org/10.12933/therya-25-6151>
- Montilla, S. O., García-Restrepo, S., Dubois, A., Link, A., Ramírez-Chávez, H. E.** (2025). *Aotus jorgehernandezii* Deffler & Bueno, 2007, a synonym of *Aotus brumbacki* Hershkovitz, 1983 (Mammalia, Primates). *Bionomina*, 43(3), 54-77. <https://doi.org/10.11646/bionomina.43.3.3>
- Morales-Rodríguez, L. C.** (2017). *Leyendo a nuestros Primates: un material educativo para incentivar su conocimiento y conservación*. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/64069>
- Moran, R. A.** (1950). Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37(1), 17-23.
- Murillo-Sandoval, P. J., Gjerdseth, E., Correa-Ayram, C., Wrathall, D., van den Hoek, J., Dávalos, L. M., Kennedy, R.** (2021). No peace for the forest: Rapid, widespread land changes in the Andes-Amazon region following the Colombian civil war. *Global Environmental Change*, 69, 102283. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2021.102283>

- Murillo-Sandoval, P. J., Clerici, N., Correa-Ayram, C.** (2022). Rapid loss in landscape connectivity after the peace agreement in the Andes-Amazon region. *Global Ecology and Conservation*, 38, e02205. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02205>.
- National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.** (2025). Integrated Taxonomic Information System (ITIS). Checklist dataset. <https://doi.org/10.5066/f7kh0kbb>
- Nery, M. S., Pereira, R. P., Tabacow, F. P., de Melo, F. R., Mendes, S. L., Strier, K. B.** (2021). Citizen science for monitoring primates in the Brazilian Atlantic Forest: Preliminary results from a critical conservation tool. *Primate Conservation*, 35, 1-13. <https://www.researchgate.net/publication/353295475>
- Negrete-Mendoza, J.** (2005). Comportamiento y uso de hábitat del tití gris o manos blancas (*Saguinus leucopus*) en el bosque municipal de Mariquita Tolima. [Tesis de pregrado]. Universidad de los Andes. <https://hdl.handle.net/1992/22372>.
- Paya, P., Sánchez-C, J., Guzmán-V, C., Rodríguez-P, G., Roncancio-D, N.** (2019). Ampliación del área de distribución del mono maicero cachón (*Sapajus apella*): nuevo registro en el Parque Nacional Natural Las Hermosas-GVC, Tolima, Colombia. *Neotropical Primates*, 25(1), 57-58. <https://doi.org/10.62015/np.2019.v25.95>
- Poveda, K. & Sánchez, P.** (2004). Habitat use by the white-footed tamarin, *Saguinus leucopus*: A comparison between a forest-dwelling group and an urban group in Mariquita, Colombia. *Neotropical Primates*, 12(1), 6-9.
- R Core Team.** (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing (4.3.2).
- Ramírez-Chávez, H. E., Leuro-Robles, N. G., Castaño-Rivera, A., Morales-Martínez, D. M., Suárez-Castro, A. F., Rodríguez-Posada, M. E., Zurc, D., Concha-Osbahr, D. C., Trujillo, A., Noguera-Urbano, E. A., Pantoja-Peña, G. E., González-Maya, J. F., Pérez-Torres, J., Mantilla-Meluk, H., López-Castañeda, C., Velásquez-Valencia, A., Zárrate-Charry, D.** (2024). Mamíferos de Colombia (v1.14) [Dataset/Checklist]. Sociedad Colombiana de Mastozoología. <https://doi.org/10.15472/kl1whs>
- Ramos-Fernández, G. & Ayala-Orozco, B.** (2003). Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, Mexico. En: *Primates in fragments: Ecology and conservation* (pp. 191-209). Springer US.
- Reuter, K. E., Mittermeier, R. A., Williamson, E. A., Jerusalinsky, L., Refisch, J., Sunderland-Groves, J., Byler, D., Konstant, W. R., Eichler Vercillo, U., Schwitzer, C., Rylands, A. B.** (2022). Impact and lessons learned from a half century of primate conservation action planning. *Diversity*, 14(9), 751. <https://doi.org/10.3390/d14090751>
- Rojas-Briñez, D.** (2011). *Comercio de fauna silvestre en el departamento del Tolima, Colombia, bajo el contexto de la demanda internacional de especies*. Tesis. Institución Educativa Técnica Boyacá.
- Rojas-Briñez, D., Regis-Silva, M., García-Melo, J.** (2013). Estado actual y perspectivas de conservación frente al comercio ilegal de fauna silvestre en el departamento del Tolima (Colombia). *Tumbaga*, 1(8):97-111.
- Roncancio, N., Acosta-Castañeda, A., García-Loaiza, L. M., Ríos-Franco, C. A.** (2013). Distribución potencial y disponibilidad de hábitat actual del tití gris (*Saguinus leucopus*): un primate endémico de Colombia y en peligro de extinción. En: T. R. Defler, P. R. Stevenson, M. L. Bueno, y D. C. Guzmán-Caro (Eds.). *Primates colombianos en peligro de extinción* (pp. 213–230). Asociación Primatológica Colombiana.
- Ruiz-García, M., Escobar-Armel, P., Leguizamón, N., Manzur, P., Pinedo-Castro, M., Shostell, J.M.** (2014). Genetic characterization and structure of the endemic Colombian silvery brown bare-face tamarin, *Saguinus leucopus* (Callitrichinae, Cebidae, Primates). *Primates*, 55, 415-435. <https://doi.org/10.1007/s10329-014-0418-2>
- Ruiz-García, M., Leguizamón, N., Bello, A., Pinedo-Castro, M., Ortega, J. M., Jaramillo, M. F.** (2020). Determinación de los orígenes geográficos de los mamíferos silvestres decomisados por la Secretaría Distrital del Ambiente (SDA) en Bogotá (Colombia) mediante análisis moleculares durante 2017-2018. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 114, 50-76.
- Sandoval-Murillo, L. F., Morera-Beita, C., Sandoval-Hernández, I.** (2019). Zonificación de las áreas propensas a incidentes por ataques de *Crocodylus acutus* en el Pacífico Central de Costa Rica utilizando un Sistema de Información Geográfico. *Revista Cartográfica*, 98, 259-279. <https://doi.org/10.35424/rcarto.i98.150>

- SiB Colombia.** (2022). Biodiversidad en cifras del departamento del Tolima: Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia. <https://cifras.biodiversidad.co/tolima>
- Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J. V., Defler, T. R., Ramírez-Cháves, H. E., Trujillo, F.** (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 20(2), 301–365.
- Stevenson, P. R., Guzmán, D. C., Defler, T. R.** (2010). Conservation of Colombian primates: An analysis of published research. *Tropical Conservation Science*, 3(1), 45-62.
- Tinoco-Sotomayor, A. N. & García-Restrepo, S.** (2023). Registros y notas ecológicas de *Aotus griseimembra* Elliot, 1912 en los Montes De María, Colombia. *Neotropical Primates*, 29(1), 88-91. <https://doi.org/10.62015/np.2023.v29.778>
- Torres, O. M., Enciso, S., Ruiz, F., Silva, E., Yunis, I.** (1998). Chromosome diversity of the genus *Aotus* from Colombia. *American Journal of Primatology*, 44(4), 255-275.
- Troudet J, Grandcolas P, Blin A, Vignes-Lebbe R, Legendre F.** (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*. 7, 9132. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6>
- Valle, H. M.** (2004). Estimación poblacional del titi gris *Saguinus leucopus* Gunther 1877 en tres zonas del municipio de Mariquita departamento del Tolima. Tesis de pregrado. Universidad del Tolima.
- Wang, F.** (2006). Quantitative methods and applications in GIS. CRC Press.
- Zuria, I. & Martínez-Morales, M. A.** (2019). Análisis espacial para estudios de biodiversidad. En S. R. Sosa y E. Martínez-Meyer (Eds.), *Ecología espacial: conceptos, herramientas y aplicaciones* (pp. 21-40). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zwerts, J. A., Stephenson, P. J., Maisels, F., Rowcliffe, M., Astaras, C., Jansen, P. A., van der Waarde, J., Sterck, L. E. H. M., Verweij, P. A., Bruce, T., Brittain, S., van Kuijk, M.** (2021). Methods for wildlife monitoring in tropical forests: Comparing human observations, camera traps, and passive acoustic sensors. *Conservation Science and Practice*, 3, e568. <https://doi.org/10.1111/csp2.568>

Original article

Natural diet and efficiency of baits for the capture of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae) in the lower Amazonas River, Brazil

Dieta natural y eficacia de los cebos para la captura de *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae) en el curso inferior del río Amazonas, Brasil

Sting Silva Duarte^{1,*}, Jô de Farias Lima², Luziany Camilly Rodrigues³,
Sheyla Regina Marques Couceiro⁴

¹ Postgraduate Program in BioNorte, Universidade Federal do Amapá – UNIFAP, Macapá, Amapá, Brazil

² Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Macapá, Amapá, Brazil

³ Tropical Biodiversity Program - PPGbio, Universidade Federal do Amapá – UNIFAP, Macapá, Amapá, Brazil

⁴ Laboratory of Ecology and Taxonomy of Aquatic Invertebrates - LETIA, Instituto de Ciências e Tecnologia das Águas - ICTA, Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, Santarém, Pará, Brasil

Abstract

Macrobrachium amazonicum is a native freshwater shrimp from the northern region of Brazil, widely distributed throughout the Amazon basin, which supports an extensive regional fishery. Here, we assessed its dietary habits in the wild in a prime fishery area for this species in the lower Amazonas River (Pará state, Brazil) and evaluated the relative efficiency of three bait types (cooked rice, canned sardines, and babassu fruit meal) for both its quantitative and qualitative capture yield. Stomach contents were analyzed using occurrence frequency, the point method, and the food index. We identified four food categories: fine particulate organic matter (FPOM), coarse particulate organic matter (CPOM), particulate plant matter (PPM), and identified plant matter (INV) (leaves, root remains, and invertebrates). According to the frequency of occurrence and the point method, fine particulate organic matter (FPOM) was the most important food category (88%). In the bait attractiveness test, the average number of shrimps and total biomass captured varied significantly among treatments, with babassu flour being the most attractive. Our results indicate that *M. amazonicum* is omnivorous and an opportunistic generalist shrimp, and that among the three baits tested, babassu meal likely renders higher yields.

Keywords: Amazon prawn; Freshwater prawn; Food habits; Attractivity.

Resumen

Macrobrachium amazonicum es un camarón de agua dulce nativo, con amplia distribución en toda la cuenca amazónica, que constituye el sostén de una importante pesquería regional. Evaluamos los hábitos alimentarios de *M. amazonicum* en estado silvestre en una de las principales zonas de pesca de esta especie en el bajo río Amazonas (estado de Pará, Brasil), y analizamos la eficiencia relativa de tres tipos de cebos (arroz cocido, sardinas enlatadas y harina de fruto de babasú) en el rendimiento cuantitativo y cualitativo de la captura. El contenido estomacal se examinó determinando la frecuencia de ocurrencia y utilizando el método de puntos y el índice alimentario. Se detectaron cuatro categorías de alimento: materia orgánica particulada fina (MOPF), materia orgánica particulada gruesa (MOPG), materia vegetal particulada (MVP) y materia vegetal identificada (INV) (hojas, restos de raíces e invertebrados). Según la frecuencia de ocurrencia y el método de puntos, la materia orgánica particulada fina (MOPF) fue la categoría alimentaria más importante (88 %). En el ensayo de atracción de cebos, el número promedio de camarones y la biomasa total capturada variaron significativamente entre los tratamientos, siendo la harina de babasú la de mayor atractivo. Nuestros resultados indican que *M. amazonicum* es omnívoro y un generalista oportunista, y que, de los tres cebos evaluados, la harina de babasú probablemente proporcione mayores rendimientos de captura.

Palabras clave: Camarón amazónico; Camarón de agua dulce; Hábitos alimentarios; Atractivo.

Citation: Silva Duarte S, *et al.*
Natural diet and efficiency of baits
for the capture of *Macrobrachium
amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae)
in the lower Amazonas River, Brazil.
Revista de la Academia Colombiana de
Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
50(195):382-392, abril-junio de
2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3317>

Editor: Martha Helena Rocha de Campos

***Corresponding autor:**
Sting Silva Duarte;
stingduarte@gmail.com

Received: October 9, 2025

Accepted: January 16, 2026

Published on line: March 20, 2026



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

Introduction

Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* hold remarkable economic and cultural importance across tropical regions, where they are widely valued as a culinary delicacy and as a source of income for artisanal fisheries (Cavalcante & Castro, 2014). In Brazil, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) is the most commercially exploited freshwater shrimp species, supporting extensive fisheries, particularly in the northern and northeastern regions of the country (Bentes *et al.*, 2011; Alcântara & Kato, 2016; Lima *et al.*, 2016; Ramos *et al.*, 2016).

In the Amazon basin, fisheries targeting *M. amazonicum* are traditionally artisanal and take place year-round, with peak harvests recorded between July and December (Vieira, 2003). Harvesting is done with a wide range of gear, but one of the most representative devices is the matapi, a traditional box- or cylinder-shaped trap made from vines and palm splints, in which baits are placed to attract prawns (Bentes *et al.*, 2014; Lima, 2014). This practice not only reflects the socio-cultural heritage of Amazonian riverine communities but also underscores the strong dependency of fishing success on bait type and performance.

Among the baits commonly employed, babassu (*Orbignya speciosa*) fruit meal is particularly popular, and is extensively used across different regions of the Amazon basin (Vieira & Araújo-Neto, 2006; Silva *et al.*, 2012; Bentes *et al.*, 2014). Other resources, including residues from cassava (*Manihot esculenta*) processing, fish and crab remains, as well as fruits from palms such as murumuru (*Astrocaryum murumuru*), injá (*Attalea maripa*), and buriti (*Mauritia flexuosa*), are also used as attractants (Silva *et al.*, 2012; Bentes *et al.*, 2014). In some localities, for example, Santarém (Pará state), cooked rice dumplings and canned sardines are also widely used. Despite this diversity of practices and the evident economic relevance of the species, systematic assessments of bait efficiency in *M. amazonicum* fisheries remain scarce, with just a few exploratory studies (Bentes *et al.*, 2014; Pereira *et al.*, 2017; Lima, 2014).

Comparisons between bait types are essential to improve capture efficiency, as there is a strong, well-established relationship between catch rates, haul size, and bait type in crustaceans (Kutka *et al.*, 1992; Bentes *et al.*, 2011). Besides the acquisition costs, the choice of bait ingredients should consider the trophic characteristics of the target species (Sanchez & Sebastiani, 2009). Despite being widely exploited by artisanal fisheries and showing great potential for aquaculture, few data on the natural diet and feeding habits of *M. amazonicum* are available. The information on the diet and the feeding habits of a species in nature is important to establish its nutritional needs and interactions with other organisms (Chaves & Umbria, 2003; Albertoni *et al.*, 2003), and is indispensable to develop biological and taxonomic studies, as organisms' growth, development, and reproduction depend on the energy contributed by food (Wootton, 1992).

The majority of studies on prawns' feeding habits have focused on penaeid (Marte, 1980; Chong & Sasekumar, 1981; Cortés & Criales, 1990). The analysis of stomach contents provides important information about the feeding habits of the species, and offers evidence of their trophic position in a community, revealing their preferred food items or the most used (Fonteles-Filho, 1989; Chaves & Umbria, 2003). Studies on the feeding biology of *Macrobrachium* shrimp remain scarce, being limited to some reports by Collins and Paggi (1998) on *M. borelli*; Albertoni *et al.* (2003) on *M. acanthurus*, and Abayomi *et al.* (2011) on *M. vollenhovenii*, *M. tenellum*, and *M. carcinus* (Chaves & Umbria, 2003).

Given that *M. amazonicum* is a key species in Amazonian fisheries and has also been highlighted as a promising candidate for aquaculture, filling this knowledge gap is particularly relevant. Integrating dietary studies with evaluations of bait efficiency not only strengthens our understanding of its ecological adaptability but also provides practical guidelines for enhancing catch efficiency in artisanal fisheries and developing cost-effective feeding strategies in aquaculture systems. The present study aimed to investigate the natural feeding habits of *M. amazonicum* in a major fishery area of the lower Amazon River and to assess the relative efficiency of three traditionally used baits: cooked rice,

canned sardines, and babassu meal, in capturing this species. By combining ecological and fishery-based approaches, we sought to contribute both to the biological knowledge of *M. amazonicum* and improve artisanal fishery practices in the Amazon region.

Materials and methods

Study area

The study was conducted in the lower Amazonas River, in front of Marrecas Island (02°12'19.3"S, 54°46'17.9"W) (**Figure 1**), some 30 km north of the city of Santarém, Pará state, Brazil. The area has suitable habitats for shrimp, with shallow water and slower current than the main channel of the Amazon River, and macrophyte banks (*Eichhornia* spp) allowing the development of *M. amazonicum* (**Lima et al.**, 2014).

The climate in the region is tropical hot, with a dry period from July to December, and a rainy season from January to June (**Bentes et al.**, 2014). In this region, the dry season coincides with ebbing and low waters, and the rainy season with flooding and high waters in the Amazon River, with an annual average oscillation of 7 m in water levels (**Almeida**, 2010).

Shrimp sampling and biometry

The *M. amazonicum* specimens were collected in a single study area, and two distinct biological data sets were recorded from the same sampling site: one to characterize the natural diet of *M. amazonicum* (obtained in June and November 2017), and a second to assay the efficiency of different baits in capturing *M. amazonicum* (obtained between November 2017 and May 2018). Both data sets were collected using artisanal traps called "matapi" (cylindrical creel made by hand with vines and palm trees from the Amazon floodplain, 50 cm long, 25 cm in diameter, and a distance of 5 mm between the splints) baited with babassu (*O. speciosa* flour), and submerged (spindle) (**De Araújo et al.**, 2014) in the Amazon River at dusk (05:30 pm) for 12 h (**Lima et al.**, 2016).

In the laboratory, all captured shrimp were identified to species level, sexed, and measured. Taxonomic identification followed **Melo** (2003). Standard length (SL; mm), defined as the distance between the base of the ocular peduncle and the distal end of the

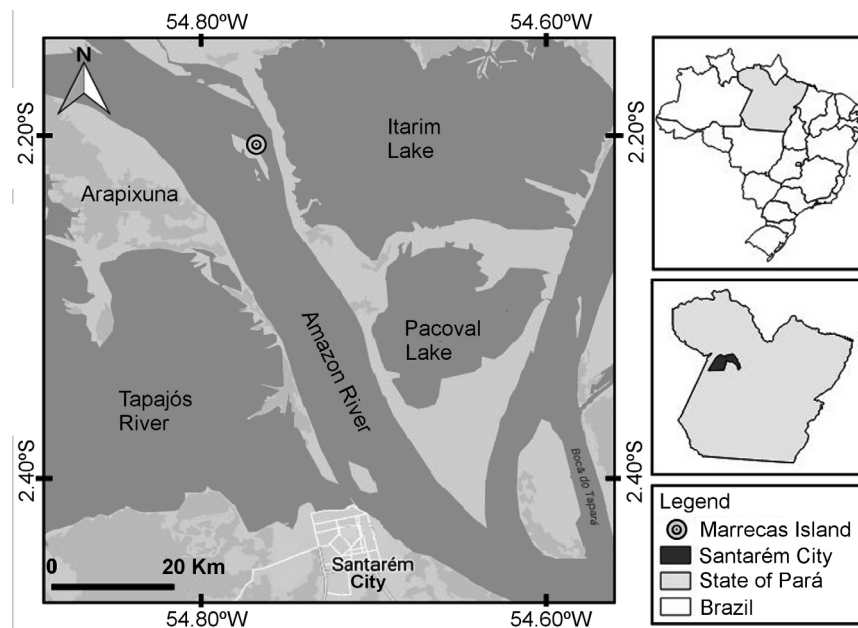


Figure 1. Location of the study area in front of Marrecas Island on the lower Amazon River, Santarém, Pará state, Brazil

telson, was measured following **Lima et al.** (2014) using analog calipers (model 125MEB-6/200, Starfer, Itu, SP, Brazil; precision 0.05 mm). Total body mass (g) was determined using a semi-analytical digital scale (model AD 330, Mars, Santa Rita do Sapucaí, MG, Brazil; precision 0.001 g).

Sex was determined based on the presence or absence of the male appendix on the endopodite of the second pair of pleopods. Individuals were classified into life-stage categories based on body size: shrimp with standard length smaller than the smallest ovigerous (egg-bearing) female recorded in the sample were classified as juveniles, whereas individuals with standard length equal to or greater than this threshold were classified as adults, following **Lima et al.** (2014). For diet composition analyses by size, individuals were grouped into 5-mm interval standard-length classes.

Processing and analysis of stomach contents

In the laboratory, the samples were processed using a stereomicroscope, Petri dishes, and entomological forceps. The stomachs were accessed through dorsal dissection of the cephalothorax using fine scissors under a stereomicroscope (ZEISS Stemi, Göttingen, Germany), following the methodology described by **Lima et al.** (2014). Stomach contents were carefully removed from each specimen using entomological forceps and dissecting pins, and subsequently analyzed under a light microscope using the transparency method, as proposed by **Tomanova et al.** (2006).

The relative contribution of each food item in the stomach contents was estimated using a point-count method based on the proportional area occupied by particles. For each slide, ten points were randomly selected and examined under a stereomicroscope (Zeiss Stemi 2000) at 100× or 400× magnifications. The proportion of each food category was calculated as the percentage of points in which the item was recorded, with values subsequently expressed on a 0–100% scale. Five food categories, adapted from **Tomanova et al.** (2006), were considered: fine debris < 1 mm (fine particulate organic matter – FPOM), plant tissue < 1 mm (vegetal particulate matter – VPM), coarse debris > 1 mm (coarse particulate organic matter – CPOM), algae (ALG), invertebrates (INV), and sand (SAND).

Bait efficiency for *M. amazonicum* captures

To evaluate the efficiency of different baits in capturing *M. amazonicum*, we used 30 matapi traps. The traps were equally distributed among three bait treatments: ten matapis baited with babassu fruit meal (30 g), ten baited with cooked rice (30 g), and ten baited with canned sardine (30 g).

Data analysis

Natural diet. Differences in diet composition between sexes and among size classes were evaluated using a multivariate approach. Given that occurrence frequency data represent proportional and compositional information, they do not meet the assumptions of normality and homoscedasticity required for parametric tests. Therefore, no normality tests were applied.

The variation in the composition of food categories was tested using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), based on a Bray–Curtis dissimilarity matrix, with sex and size class included as fixed factors. The statistical significance was assessed using permutation procedures. When necessary, the occurrence of individual food categories was further evaluated using generalized linear models (GLMs) with a binomial error distribution to test the effects of sex and size class on the probability of occurrence of each food item.

Baits. Differences in *M. amazonicum* mean body length, individual mass, catch abundance (number of individuals per trap), and total capture biomass (wet mass per trap) with different bait types were evaluated using one-way analysis of variance (ANOVA), with bait type treated as a fixed factor. Before the analysis, the data were tested for normality and

homoscedasticity following Zar (1999). When significant effects were detected, Tukey’s HSD post hoc tests were applied to identify pairwise differences among bait treatments. The proportion of juveniles and adults captured by each bait type was compared using a chi-square test. The significance level of all statistical analyses was $p < 0.05$.

Results

Natural diet

Only 2.2% of the 90 shrimps examined had full stomachs, whereas 82.2% presented partially filled stomachs, 12.2% were poorly filled, and 3.3% were empty. Sand grains were recorded in 76.7% of the stomachs analyzed. Among the food categories identified, fine particulate organic matter (FPOM) showed the highest frequency of occurrence (88%), while invertebrates (INV) presented the lowest frequency (2.6%) (Table 1).

The multivariate analysis of the diet composition detected no significant differences in the overall frequency distribution of food categories between males and females (PERMANOVA, $p > 0.05$) (Table 2). Similarly, the diet composition did not show a significant variation among shrimp size classes when considering the relative occurrence of FPOM, CPOM, PPM, and invertebrates (PERMANOVA, $p > 0.05$). Although graphical representations revealed a substantial variability within size classes, particularly reflected by large dispersion values, it did not translate into statistically significant differences in food category composition (Figure 2A–D).

Bait efficiency assessment

The analysis of 404 *M. amazonicum* specimens demonstrated that bait type significantly influenced capture performance in terms of abundance and total biomass. The mean number of shrimp captured per trap and the total wet biomass per trap differed among bait treatments, with babassu meal yielding the highest values for both metrics (one-way ANOVA; abundance: $F = 2.5$, $df = 6$, $p < 0.001$; biomass: $F = 7.5$, $df = 6$, $p < 0.001$).

Table 1. Percentage of total point methods (MP), frequency of occurrence (FO), and food index (IAi) of food items found in the stomachs of 90 individuals of *Macrobrachium amazonicum* in the lower Amazon River

Food items	FO (%)	MP (%)	IAI
INV	29.07	7	2.61
MOPF	97.67	70	87.95
MOPG	29.07	12	4.48
MVP	34.88	11	4.93
Sand	76.74	---	---

Table 2. Percentage frequency test of the point method for the food categories in the natural diet of *M. amazonicum* males and females in the low Amazon River

Itens	MP	MP	$\chi^2_{\text{calculated}}$	$\chi^2_{\text{tabulated}} (\alpha = 0,05; \text{gl}=1)$
	Male	Female		
INV	8.00	6.20	0.23	3.84
MOPF	72.10	69.50	0.05	3.84
MOPG	11.10	11.80	0.02	3.84
MVP	8.70	12.50	0.68	3.84
Total	100	100	---	---

0.002) (Figure 3A–B). In contrast, bait type did not significantly affect the demographic or morphometric characteristics of the catch. Mean body length (one-way ANOVA: $F = 1.42$, $df = 2,401$, $p = 0.24$) and individual mass ($F = 1.67$, $df = 2,401$, $p = 0.19$) did not differ among bait treatments, and Tukey's post hoc tests confirmed the absence of pairwise differences (Table 3). Likewise, the proportion of juveniles and adults was similar across bait types (chi-square test: $\chi^2 = 1.02$, $df = 2$, $p = 0.60$) (Table 4). Although variability in size and mass was observed among individuals, this did not translate into statistically detectable differences among treatments. The overall sex ratio was biased toward females (2.12 females:1 male); however, no evidence of bait-related sex selectivity was detected, as the relative proportions of males and females were comparable among treatments.

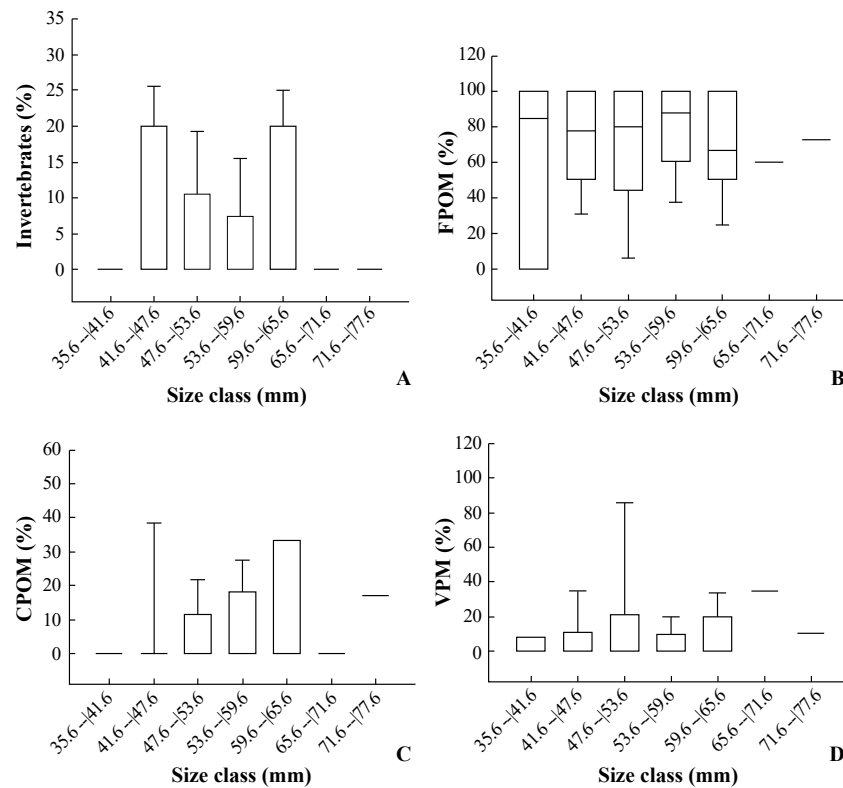


Figure 2. Consumption percentage of food ingested by *Macrobrachium amazonicum* from Marrecas Island, lower Amazon River, Santarém, Pará state, according to length class interval. **A.** Invertebrates (INV). **B.** Fine particulate organic matter (FPOM). **C.** Coarse particulate organic matter (CPOM). **D.** Vegetal particulate matter (VPM).

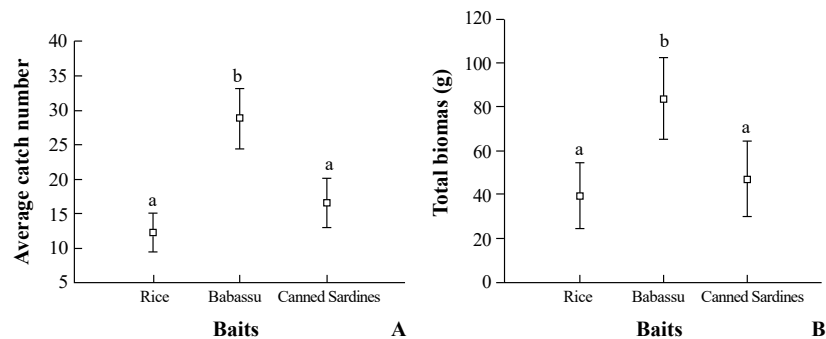


Figure 3. Average catch number (A) and biomass (B) of *Macrobrachium amazonicum* captured by baits tested in Marrecas Island, lower Amazon River, between November 2017 and May 2018

Table 3. Mean (\pm SD) body size and individual mass of *Macrobrachium amazonicum* captured with different bait types on Marrecas Island, lower Amazon River, between November 2017 and May 2018, and results of one-way ANOVA and Tukey post hoc tests

Bait type	n	Body length (mm)	Tukey	Body mass (g)	Tukey
Rice	86	58.88 \pm 6.38	a	3.27 \pm 1.35	a
Babassu	202	56.96 \pm 3.20	a	2.98 \pm 0.52	a
Sardine	116	56.50 \pm 3.28	a	2.78 \pm 0.46	a
ANOVA		F = 1.42	p = 0.24	F = 1.67	p = 0.19

Letters indicate significant differences among bait types according to Tukey's HSD test ($p < 0.05$). Since there was no difference, they were all marked with "a".

Table 4. Proportion of *Macrobrachium amazonicum* juveniles and adults captured with different bait types, and results of the chi-square test

Bait type	Juveniles (%)	Adults (%)
Rice	8.14	91.86
Babassu	7.43	92.57
Sardine	5.17	94.83
χ^2 test	$\chi^2 = 1.02$	p = 0.60

Discussion

Natural diet

The high percentage of *M. amazonicum* individuals with food in their stomachs (84.4%) indicated an efficient exploitation of available trophic resources around Marrecas Island during the study period, but not necessarily overall resource abundance. This pattern is consistent with the generalist and opportunistic feeding strategy described for freshwater shrimps, which allows them to utilize a wide range of food items, including detritus, plant material, and animal prey, according to local availability (Jimoh *et al.*, 2011; Melo & Nakagaki, 2013; Lima *et al.*, 2014). Studies from different Brazilian regions highlight the remarkable dietary plasticity of *M. amazonicum*, enabling populations to persist in highly variable freshwater environments and to maintain feeding activity even under fluctuating or limited resource conditions (Odinetz-Collart, 1993; Aguiar, 2016). This trophic flexibility is a key ecological trait underlying the species' broad distribution and resilience in seasonally dynamic ecosystems.

Within this broad spectrum of trophic resources, fine particulate organic matter (FPOM) appears as a recurrent component in the stomach contents of *Macrobrachium* species. FPOM has been frequently reported in *M. amazonicum* (Aguiar, 2016) and *M. brasiliense* dietary studies (Melo & Nakagaki, 2013), although its presence does not necessarily imply active dietary selection. Given the feeding behavior of freshwater shrimps characterized by substrate scraping, detritus handling, and suspension feeding, FPOM may be ingested both intentionally and incidentally during the exploitation of other resources such as biofilm, periphyton, and planktonic organisms.

FPOM originates from the microbial and physical breakdown of coarse particulate organic matter (Bentes, 2011) and can be nutritionally heterogeneous, with microbial conditioning potentially increasing its protein and lipid content. Thus, while FPOM may contribute to the overall energy intake of *M. amazonicum*, current evidence does not allow the assumption that it represents an essential or irreplaceable dietary component. Instead, its frequent occurrence likely reflects high environmental availability and the species' flexible feeding strategy.

This interpretation reinforces the view of *M. amazonicum* as a trophic generalist, capable of maintaining its feeding activity across a range of resource conditions. However, since FPOM availability is closely linked to riparian vegetation and upstream organic inputs, alterations in these habitats may modify the composition and accessibility of basal food resources, with potential indirect effects on shrimp population dynamics (Janas & Barańska, 2008). Consequently, the conservation of riparian ecosystems remains ecologically relevant, not as a guarantee of a single food source, but as a means of sustaining the diversity and stability of trophic pathways that support shrimp populations and small-scale inland fisheries (Melo & Nakagaki, 2013).

Contrary to the expectations and to previous studies on other crustaceans (Janas & Barańska, 2008; Jimoh *et al.*, 2011), no clear statistical relationship was detected between shrimp size classes and diet composition in this study. Although ontogenetic dietary shifts are common among aquatic invertebrates, the size categorization and analytical approach used here limit our ability to robustly detect such patterns. Therefore, the absence of significant differences should not be interpreted as evidence of dietary constancy throughout growth, but rather as an indication of high trophic overlap among size classes within the resolution of the data. Similar patterns reported for *M. brasiliense* (Melo & Nakagaki, 2013) support the view that *M. amazonicum* exhibits a generalist feeding strategy under the conditions examined. However, the present design does not allow conclusions about the influence of resource availability or true ontogenetic specialization, which would require finer size stratification and complementary methods to be adequately assessed.

Another noteworthy finding was the high frequency of sand in stomach contents (76%), a phenomenon also reported in both freshwater and marine shrimps (Heales, 2000; Branco & Moritz-Junior, 2001; Jimoh *et al.*, 2011; Lima *et al.*, 2014). While some authors have suggested sand as a potential carbonate source (Haefner, 1990), the more plausible explanation in *Macrobrachium* is its functional role in food maceration, since the genus lacks a gastric mill (Mantelatto & Cristofolletti, 2001; Lima *et al.*, 2014). The intentional or incidental ingestion of sand may therefore be better interpreted as a consequence of benthic foraging behavior rather than as a deliberate adaptive strategy. This behavior also indicates a close interaction between shrimp feeding and sediment characteristics, suggesting that substrate composition may influence not only habitat selection but also digestive efficiency.

Taken together, these findings reinforce the view of *M. amazonicum* as an ecological generalist capable of exploiting a broad range of resources, with FPOM and sand playing particularly important roles in its feeding ecology. The species' reliance on detrital pathways emphasizes its contribution to nutrient cycling and ecosystem functioning, while its stable dietary habits across life stages highlight a strategy of ecological resilience. From a management perspective, maintaining organic matter inputs and protecting riparian zones are critical for supporting shrimp populations and the fisheries that rely on them. In addition, the frequent occurrence of sand in stomach contents, as reported for other decapods, suggests a benthic feeding-related process that merits further investigation regarding its potential functional role.

Bait efficiency assessment

Our study demonstrates that bait type significantly influenced *M. amazonicum* capture efficiency and biomass. Among the three baits tested, babassu meal consistently outperformed cooked rice and canned sardines, yielding approximately twice the total wet biomass. While rice and sardines have slightly higher protein content (20.0% and 20.3%, respectively) compared to babassu meal (18.9%) (Walter *et al.*, 2008; De Freitas *et al.*, 2015), this marginal difference is unlikely to account for the observed preference. Dietary protein requirements for post-larval and adult shrimp are substantially higher (27–35%) (Bentes, 2011), indicating that factors other than proximate composition determine bait attractiveness. Babassu meal effectiveness is most plausibly linked to its chemical properties: its distinctive aroma likely stimulates shrimp chemoreceptors, enhancing detectability and

capture success (Ache, 1982). In contrast, sardines, despite their nutritional value, emit a very strong odor that may act as a deterrent rather than an attractant, highlighting the role of volatile compounds and olfactory cues in *M. amazonicum* foraging behavior. These findings reinforce the importance of considering sensory ecology alongside nutritional content when evaluating bait performance.

Regarding morphometric composition, all bait types resulted in captured shrimp predominantly within intermediate adult size classes (54–63 mm) (Bentes, 2011). However, it is not possible to determine whether this reflects true gear selectivity or merely mirrors the size distribution of the local population at the time of sampling. Therefore, these data should be regarded as preliminary observations of size composition in matapi catches, providing a descriptive baseline rather than evidence of selective harvest. Future research employing broader spatial and temporal sampling, ideally including fishery-dependent monitoring and repeated seasonal assessments, will be necessary to elucidate whether matapi traps influence population demographics or the reproductive potential of *M. amazonicum*.

The sex ratio observed in this study (2.12 females: 1 male) aligns with previous reports of female-biased populations in multiple ecosystems (Lima *et al.*, 2014). Although prior studies have suggested that such patterns may result from differences in habitat utilization or resource allocation between sexes (Queiroz, 2013; Lima *et al.*, 2014), our dataset does not provide sufficient evidence to test these hypotheses or establish a causal relation. Accordingly, any discussion of sex ratio mechanisms remains speculative. From an applied perspective, the superior capture efficiency of babassu meal, combined with its favorable cost–benefit ratio compared to rice and sardines, underscores its utility as a practical, low-cost bait for small-scale *M. amazonicum* fisheries, without apparent bias toward a particular sex or size class.

Collectively, these results highlight that bait selection can substantially influence total catch and biomass, while having minimal effects on the demographic composition of captured shrimp under the conditions tested. The study also emphasizes the need to integrate sensory ecology, behavioral responses, and population biology when evaluating fishery practices. Future investigations should expand sampling effort, extend temporal monitoring, and explore potential interactions between bait type, environmental variables, and shrimp population dynamics to provide more comprehensive guidelines for sustainable small-scale fisheries management.

Conclusion

The analysis of the natural diet of *Macrobrachium amazonicum* near Santarém, lower Amazon River, indicated that the species is omnivorous and an opportunistic generalist. The diet was composed mostly of fine particulate organic matter (FPOM), coarse particulate organic matter (CPOM), and invertebrates. No variation in the frequency of occurrence and relative abundance of food categories among size classes, nor between males and females, was observed. Among the three bait types compared, babassu meal was found to be more attractive than cooked rice or canned sardines to capture *M. amazonicum*. Captured shrimp did not differ among baits in the proportion between young and adult, nor between males and females.

References

- Aguiar, F.P. (2016). *Dinâmica populacional e hábitos alimentares em Macrobrachium sob influência de barragem*. Master's dissertation, Universidade Federal de Lavras.
- Alcântara, G.d.L.C. & Kato, H.C.A. (2016). Good handling practices of fresh shrimp sold in street fairs of Belém, PA, Brazil. *Journal of Bioenergy and Food Science*, 3, 139-148.
- Almeida, M.C. (2010). *Composição, abundância e pesca da ictiofauna como indicadores do estado de conservação de dois lagos de várzea no baixo rio Amazonas (Brasil)*. Master's dissertation. Universidade Federal do Pará.

- Almeida-Neto, M.E. & Freire, A.G.** (2017). Avaliação de consumo alimentar e textura do exoesqueleto do camarão marinho *Litopenaeus vannamei* (Crustacea: Penaeidae) em cultivo comercial, durante o ciclo de muda. *Instituto de Pesca de São Paulo*, 33, 147-156.
- Haefner, Jr. P.A.** (1990). Natural diet of *Callinectes ornatus* (Brachyura: Portunidae) in Bermuda. *Journal of Crustacean Biology*, 10, 236-246.
- Ache, B.** (1982). Chemoreception and thermoreception. In: Atwood, H.L.; Sanderman, D.E. (Ed.). *The Biology of Crustacea*. Academic Press.
- Bentes, B.S., Martinelli, J.M., Souza, L.S., Cavalcante, D.V., Almeida, M.C., Isaac, V.J.** (2011). Spatial distribution of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in two perennial creeks of an estuary on the northern coast of Brazil (Gujará Bay, Belém, Pará). *Brazilian Journal of Biology*, 71, 925-935.
- Bentes, B., Martinelli, J.M., Paes, E.T.P., Fernandes, S.C.P., Paula J.D., Isaac, V.** (2014). Experimental study on the efficiency of different types of traps and baits for harvesting *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 36, 383-391.
- Branco, J.O. & Moritz-Jr, H.C.** (2001). Alimentação natural do camarão sete-barbas, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea, Decapoda), na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18, 53-61.
- Cavalcante, R.M. & Castro, P.M.** (2014). Verificação das potencialidades do camarão de água doce *Macrobrachium jelskii* Miers, 1877 com o cultivo em viveiros de tambaqui *Colossoma macropomum* no município de Alto Alegre no Estado de Roraima. *Revista Eletrônica Ambiente, Gestão e Desenvolvimento*, 6, 45-53.
- Carnevali, R.P., Collins, P.A., Neiff, A.S.G.P.** (2012). Trophic ecology of the freshwater prawn, *Pseudopalaemon bouvieri* (Decapoda: Palaemonidae) in Northeastern Argentina, with remarks on population structure. *Revista de Biología Tropical*, 60, 305-316.
- De Freitas, M.A.G., Siqueira, G.B., Siqueira, F.L.T.** (2015). Avaliação do uso do resíduo farelo de babaçu (*Orbignyia* sp) na alimentação de ruminantes. *Interações Campo Grande*, 15, 59-70.
- Heales, D.S.** (2000). The feeding of juvenile grooved tiger prawns *Penaeus semisulcatus* in a tropical Australian estuary: A comparison of diets in intertidal seagrass and subtidal algal beds. *Asian Fisheries Science*, 13, 97-104.
- Jimoh, A.A., Clarke, E.O., Whenu, O.O., Adeoye, H.B.** (2011). Food and feeding habits of the African river prawn (*Macrobrachium vollenhovenii* Herklots, 1857) in Epe Lagoon, southwest Nigeria. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*, 3, 10-15.
- Janas, U. & Barańska, A.** (2008). What is the diet of *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Crustacea, Decapoda), a non-indigenous species in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*, 50, 221-237.
- Kawakami, E. & Vazzoler, G.** (1980). Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto de Oceanografia*, 29, 205-207.
- Kutka, F.J., Richards, C., Merick, G.W., Devore, P.W.** (1992). Bait preference and trap ability of two common crayfishes in northern Minnesota. *The Progressive Fish-Culturist*, 54, 250-254.
- Lima J.F., Garcia J.S., Silva T.C.** (2014). Natural diet and feeding habits of a freshwater prawn (*Macrobrachium carcinus*: Crustacea, Decapoda) in the estuary of the Amazon River. *Acta Amazonica*, 44, 235-244.
- Lima, J.F.** (2014). Viabilidade de matapis adaptados com diferentes espaçamentos entre talas sobre a captura do camarão da Amazônia (*Macrobrachium Amazonicum* Heller, 1862) no estuário do Rio Amazonas. *Embrapa Amapá-Comunicado Técnico*, 3, 1-3.
- Lima, J.F., Cintra, I.H.A., Bastos, A.M., Damasceno, L.F., Montagner, D., Varela E.S.** (2016). Caracterização do sistema pesqueiro de produção do camarão-da-Amazônia no Estuário Amazônico. *Embrapa Amapá Documentos*, 95, 44.
- Mantelatto, F.L.M. & Christofoletti, R.A.** (2001). Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): influence of season, sex, size and molt stage. *Marine Biology*, 138, 585-594.
- Melo, G.A.S.** (2003). *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de Água Doce do Brasil*. 1st ed. Loyola.
- Melo, M.S. & Nakagaki, J.M.** (2013). Evaluation of the feeding habits of *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1862) in the Cural de Arame stream (Dourados/Mato Grosso Do Sul, Brazil). *Nauplius*, 21, 25-33.
- Odinetz-Collart, O.** (1993). *Ecologia e Potencial pesqueiro do camarão-canela, Macrobrachium amazonicum, na Bacia Amazônica. Bases Científicas para Estratégias de Preservação e Desenvolvimento da Amazônia*. Editora INPA.

- Pereira, J.A., Castro, P.M., Costa, F.Z., Santo, M.A.L.** (2017). Camarões de água doce (Crustacea: Decapoda) que ocorrem no igarapé Água Boa, municípios de Alto Alegre e Boa Vista, Roraima. *Boletim do Museu Integrado de Roraima*, 11, 39-44.
- Queiroz, L.F.S.** (2013). Biologia reprodutiva de *Macrobrachium amazonicum* (HELER, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) no reservatório da Pedra do Cavalo Rocha, S.S. 2010. Diferença entre dois métodos de coleta utilizados na captura de crustáceos decápodes em um rio da Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo. *Iheringia, Série Zoológica*, 100, 116- 122.
- Ramos, A.S., Pereira, L.d.J.G., Cintra, I.H.A., Bentes, B.S.** (2016). Etnoconhecimento de pescadores artesanais de *Macrobrachium rosenbergii* em campos alagados de uma região Amazônica-Brasil. *Acta of Fisheries and Aquatic Resources*, 4, 93-105.
- Sanches, E.G. & Sebastiani, E.F.** (2009). Atratores e tempo de submersão na pesca artesanal com armadilhas. *Biotemas*, 22, 199-206.
- Silva, B.B., Cañete, V.R., Martinelle, J.M., Isaac, V.J.** (2012). Descrição socioeconômica da pesca do camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) em um estuário da costa Norte do Brasil: o caso da ilha do Mosqueiro (PA). *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, 25, 12-23.
- Simonian, L.T.L.** (2006). Pescadoras de camarão: gênero, mobilização e sustentabilidade na ilha Trambioca, Barcarena, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 1, 35-52.
- Teixeira, R.R & Couto, E.C.G.** (2012). Crustacea Decapoda capturados através de coleta passiva em um trecho do Rio dos Mangues (Porto Seguro – BA). *Biotemas*, 25, 149-156.
- Vieira, I.M.** (2003). *Bioecologia e pesca do camarão Macrobrachium amazonicum (Heller, 1862) no baixo Rio Amazonas-AP*. Master's dissertation, Universidade de Brasília.
- Vieira, I.M. & Aaraújo-Neto, M.D.** (2006). Aspectos da socioeconomia dos pescadores de camarão da ilha do Pará (PA) e arquipélago do Bailique (AP). *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, 19, 85-94.
- Walter, M., Marchezan, E., Avila, L.A.D.** (2008). Arroz: composição e características nutricionais. *Ciência Rural*, 38, 4.
- Wear, R.G. & Haddon, M.** (1987). Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around central and northern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, 35, 39-49.
- Williams, M.J.** (1981). Methods for analysis of natural diet in portunid crabs. (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 52, 103-113.
- Zar, J.H.** 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. 1st ed. Prentice-Hall, Inc.

Artículo original

Identificación de nematodos fitoparásitos en cultivos de *Musa* AAB (subgrupo plátano) ‘Hartón’ en el municipio de Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia

Identification of plant-parasitic nematodes in *Musa* AAB (Plantain subgroup) ‘Hartón’ crops in Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia

Jhon Jairo Díaz-Camacho¹,  Óscar Adrián Guzmán-Piedrahita^{2,*}

¹ Programa de Ingeniería Agronómica, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

² Departamento de Producción Agropecuarias, Programa Ingeniería Agronómica, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

Resumen

En Colombia el plátano es un alimento básico de la canasta familiar debido a su calidad alimenticia como fuente de carbohidratos y su precio asequible. El consumo per cápita es de 72 kg/persona/año y los cultivos ocupan 438.051 ha, con una producción de 4'724.031 t y un rendimiento de 10,53 ton/ha. El objetivo de este estudio fue cuantificar e identificar los nematodos fitoparásitos que afectan los cultivos de *Musa* AAB ‘Hartón’ en Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia. En 20 fincas se recolectaron muestras compuestas de 2 kg de raíces y 3 kg de suelo al frente del hijo de sucesión de plantas recién florecidas. En una hectárea de cada finca, se recolectó una muestra conformada de diez submuestras; la unidad de muestreo fue la planta de plátano y se utilizó un patrón de muestreo aleatorio. La extracción de nematodos se hizo en el laboratorio de nematología de la Universidad de Caldas mediante el método de licuado, centrifugación y flotación en azúcar. Se identificaron seis géneros de fitonematodos: *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Meloidogyne*, *Tylenchus*, *Dorylaimus* y *Criconemoides*. El género *Pratylenchus* predominó en las muestras de suelo y de raíces, con una frecuencia poblacional de 85 % y poblaciones máximas de 24.796 individuos/100 g de raíces, seguido de *Helicotylenchus* y *Meloidogyne*, con una frecuencia poblacional de 50 y 40 % y poblaciones máximas de 7.670 y 10.451 individuos/100 g de raíces, respectivamente. Se encontró que las raíces no eran funcionales entre 40 y 87 % de las muestras y presentaban síntomas típicos de daños en el cilindro cortical, coloración rojiza, necrosis y agallas, ocasionadas por los géneros identificados. Las poblaciones de nematodos fitoparásitos y el porcentaje de raíces no funcionales por muestra tuvieron una correlación positiva de Pearson de 0,68. Esta es la primera identificación de nematodos fitoparásitos en cultivos de *Musa* AAB (subgrupo plátano) ‘Hartón’ en el municipio de Puerto Salgar, lo cual es esencial para establecer estrategias de manejo integrado de fitonematodos y reducir las pérdidas en el rendimiento del cultivo.

Palabras clave: Nematodos fitoparásitos; *Musa* AAB ‘Hartón’; *Pratylenchus*.

Abstract

Plantain is a staple food in Colombia, with a per capita consumption of 72 kg/year. The crop covers 438,051 ha, producing 4.61 million tons and yielding 10.53 t/ha. In this study, we aimed to quantify and identify the plant-parasitic nematodes associated with *Musa* AAB ‘Hartón’ in Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia. Composite samples of 2 kg of roots and 3 kg of soil were collected from succession suckers of recently flowered plants in 20 farms (one sample per hectare, each comprising 10 subsamples). The nematodes were extracted in the Nematology Laboratory of Universidad de Caldas using the blending–centrifugation–sugar flotation method. We identified six plant-parasitic nematode genera: *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Meloidogyne*, *Tylenchus*, *Dorylaimus*, and *Criconemoides*. *Pratylenchus* was predominant in both soil and root

Citación: Díaz-Camacho JJ & Guzmán-Piedrahita ÓA. Identificación de nematodos fitoparásitos en cultivos de *Musa* AAB (subgrupo plátano) ‘Hartón’ en el municipio de Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):393-403, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3308>

Editor: Jairo Zapata Castaño

***Correspondencia:**

Óscar Adrián Guzmán-Piedrahita;
oscar.guzman@ucaldas.edu.co

Recibido: 30 de septiembre de 2025

Aceptado: 19 de enero de 2026

Publicado en línea: 19 de marzo de 2026



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

samples, with a population frequency of 85% and maximum densities of 24,796 individuals/100 g of roots, followed by *Helicotylenchus* (50%; 7,670 individuals/100 g of roots) and *Meloidogyne* (40%; 10,451 individuals/100 g of roots). Root dysfunction ranged from 40% to 87%, characterized by cortical cylinder damage, reddish discoloration, necrosis, and gall formation caused by these genera. Nematode populations were positively correlated with the percentage of non-functional roots (Pearson's $r = 0.68$). This study constitutes the first report of plant-parasitic nematodes associated with *Musa* AAB (plantain subgroup) 'Hartón' in the municipality of Puerto Salgar. It provides a baseline for developing integrated nematode management strategies to mitigate yield losses.

Keywords: Plant-parasitic nematodes; *Musa* AAB 'Hartón'; *Pratylenchus*.

Introducción

En Colombia los cultivos de *Musa* AAB (subgrupo plátano) 'Hartón' y 'Dominico Hartón' son un alimento básico de la canasta familiar debido a su calidad alimenticia como fuente de carbohidratos y sus precios asequibles, con un consumo per cápita de 72 kg/persona/año (SAC, 2022). En el país hay 438.051 ha sembradas, con una producción de 4'724.031 t y un rendimiento de 10,53 ton/ha (Agronet, 2025). Como la mayoría de las especies vegetales, el cultivo de plátano requiere del conocimiento técnico y científico para su manejo agronómico y para el control de plagas y enfermedades, lo que implica limitaciones tanto en las regiones exportadoras de grandes extensiones de cultivos (departamentos de Antioquia, Magdalena y La Guajira) como en zonas donde este producto está destinado al comercio local y al cultivo de pancoger.

Los cultivos de *Musa* AAB están expuestos a enfermedades ocasionadas por hongos, virus, bacterias y nematodos fitoparásitos (Robinson & Galán, 2010). De estos últimos se conocen 64 especies asociadas con el banano y el plátano; sin embargo, pocas especies ocasionan daño económico como *Radopholus similis*, nematodo barrenador, *Pratylenchus coffeae* y *P. araucensis*, nematodos lesionadores, *Helicotylenchus multicinctus*, nematodo espiral, y *Meloidogyne incognita* y *M. arenaria*, nematodos del nudo radical (Daneel & De Waele, 2017; Sikora *et al.*, 2018; Guzmán & Castaño, 2020).

Radopholus similis y *P. araucensis* se alimentan de las células del parénquima cortical de las raíces, ocasionando síntomas primarios como lesiones iniciales de color amarillo claro a oscuro, luego rosado rojizo y, finalmente, marrón negro, las cuales frecuentemente causan la ruptura de las raíces (Sikora *et al.*, 2018; Guzmán & Castaño, 2020). En la parte externa del cormo también se pueden observar lesiones necróticas similares a las observadas en las raíces (Bridge *et al.*, 1997). Los síntomas secundarios incluyen el amarilleamiento y la disminución del tamaño de la planta y del racimo, así como del peso. El ataque de estos dos fitonematodos limita el anclaje de la planta, ocasionando volcamiento, principalmente en época de cosecha debido al peso del racimo (Guzmán, 2011a; Sikora *et al.*, 2018; Guzmán & Castaño, 2020). En condiciones de campo, *R. similis* ha ocasionado hasta un 100 % de pérdidas en los cultivos de musáceas en Brasil (Arya, 2003), en tanto que *P. coffeae* ha ocasionado pérdidas de producción del 62 % en cultivos de plátanos (*Musa* AAB) en Honduras (Pinochet, 1978).

Después de *R. similis*, *Helicotylenchus* spp. es el fitonematodo más diseminado en cultivos de musáceas (Guzmán, 2011b). Los síntomas primarios se caracterizan por lesiones superficiales en las raíces, que se tornan de color castaño rojizo a oscuro. Cuando las infestaciones son altas, estas lesiones se convierten en raíces necrosadas que ocasionan la muerte de la planta. Los síntomas secundarios se expresan como menor crecimiento, enanismo, alargamiento del ciclo productivo y reducción de la vida productiva del cultivo luego de tres años. El resultado es un menor peso del racimo, menor tamaño de los frutos y madurez retardada (Sikora *et al.*, 2018; Guzmán & Castaño, 2020) y puede ocasionar pérdidas de hasta 34 % (Reddy, 1994).

Meloidogyne spp. es el nematodo fitoparásito más importante en el mundo (Guzmán & Castaño, 2020), pero históricamente se ha subestimado su importancia en los cultivos de musáceas, lo que ha limitado la investigación en este campo (Sikora *et al.*, 2018). Estos

fitonematodos parasitan las células de las raíces generando hipertrofia e hiperplasia de las células corticales que rodean al nematodo, lo que resulta en la formación de nudos o agallas (Sikora *et al.*, 2018; Guzmán & Castaño, 2020). Los síntomas secundarios se caracterizan por la afectación en el crecimiento de la planta, lo que ocasiona, a su vez, el amarillamiento foliar, afectando los procesos fisiológicos de fotosíntesis (Sikora *et al.*, 2018) y ocasiona pérdidas hasta de 57 % en el Cavendish gigante (Davide & Marasigan, 1985).

Conocer los nematodos fitoparásitos que afectan el crecimiento y la producción del cultivo de *Musa* AAB ‘Hartón’ en el municipio de Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia, es fundamental para la seguridad alimentaria y la economía de sus habitantes. En este sentido, el objetivo de nuestro estudio fue identificar y cuantificar los nematodos fitoparásitos asociados a los cultivos de *Musa* AAB ‘Hartón’ en dicho municipio.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el municipio de Puerto Salgar, Cundinamarca, región del Bajo Magdalena, a 177 m s.n.m., con una precipitación anual de 2.067 mm, temperatura media de 27,6 °C y humedad relativa de 70 % (Figura 1). Las muestras se analizaron en el laboratorio de nematología de la Universidad de Caldas, ubicado en el municipio de Manizales, Caldas.

Condiciones de los cultivos

Las muestras se recolectaron en 20 fincas de 0,1 a 2 ha de área, con cultivos de *Musa* AAB ‘Hartón’, ubicadas entre el norte y sur del municipio (Figura 1). Los cultivos tienen un manejo convencional; el material de siembra utilizado son los cormos obtenidos de la misma plantación o de cultivos vecinos en la misma región. Los cultivos están ubicados principalmente en las vegas de los ríos Magdalena y Rionegro. Las plantas utilizadas para los muestreos estaban en etapa productiva al inicio de la floración.

Muestreo

En una hectárea de cada finca se recolectó una muestra conformada de 10 submuestras, cuya unidad de muestreo fue la planta de plátano, utilizando un patrón de muestreo aleatorio. Para la toma de cada muestra, con una pala se hizo un hoyo de 20 cm de ancho, 20 cm de largo y 30 cm de profundidad al frente del hijo de sucesión de una planta que

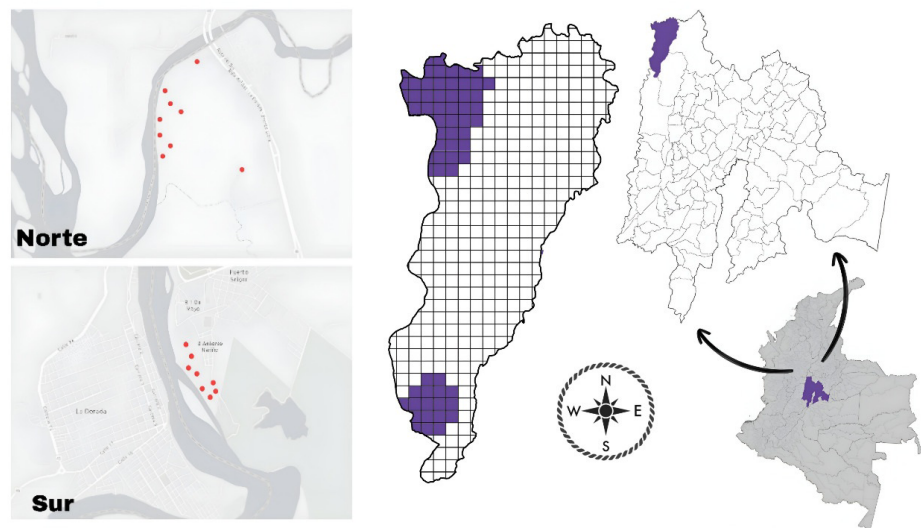


Figura 1. Ubicación por georreferenciación de las fincas de *Musa* AAB ‘Hartón’ evaluadas en el municipio de Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia (• = finca)

estaba al inicio de floración (Araya *et al.*, 1995). De cada planta se recolectaron 200 g de raíces y 300 g de suelo para finalmente obtener una muestra compuesta de 2 kg de raíces y 3 kg de suelo, que se depositaron en bolsas de cierre hermético debidamente rotuladas con la información del cultivo: coordenadas geográficas, nombre de la finca, vereda y prácticas agronómicas realizadas (Guzmán & Castaño, 2004; Aguirre *et al.*, 2016).

Extracción de nematodos

Para la extracción de nematodos en las raíces se utilizó el método de licuado, centrifugación y flotación en azúcar descrito por Guzmán y Castaño (2010). Las raíces recolectadas se lavaron con abundante agua y se dejaron secar a temperatura ambiente. Posteriormente se separaron raíces funcionales y no funcionales, dado que en las funcionales hay mayor cantidad de nematodos fitoparásitos. Con ayuda de un cuchillo se cortaron transversalmente las raíces funcionales en trozos de 1 cm y luego se pesaron 25 g. Estos trozos se depositaron dentro del vaso de una licuadora marca Oster con 500 mL de agua y se licuaron a alta velocidad por 30 seg. La solución del licuado se depositó en un tamiz de 250 μm , colocado sobre otro tamiz de 150 μm y este a su vez sobre uno de 25 μm . La solución obtenida sobre los tamices se lavó con agua a presión y la depositada en el tamiz de 25 μm se trasvasó hasta llenar un tubo Falcon de 50 mL de capacidad. Posteriormente se hizo un primer ciclo de centrifugación de 5 min a 3.800 rpm y de cada tubo Falcon se desechó el sobrenadante y se volvió a llenar con sacarosa al 50 %. Esta nueva solución pasó por un segundo ciclo de centrifugación de 3 min a 3.800 rpm. Con la centrifugación se logró que las partículas pesadas se sedimentaran en el fondo del tubo y, al ser menos densos que estas partículas, los nematodos se ubicaron en el gradiente de sacarosa; así, el sobrenadante se depositó en un tamiz de 25 μm y se lavó con abundante agua para evitar que la sacarosa afectara los nematodos. Por último, se depositó el lavado del tamiz con los nematodos en tubos Falcon. La extracción de nematodos en suelo se realizó de la misma manera, utilizando 100 cc de suelo, pero omitiendo el proceso del licuado. Se repitió tres veces el procedimiento en cada muestra de raíces y suelo.

Conteo e identificación de nematodos

Para el conteo, se homogenizó el contenido de cada muestra y se depositó en una cámara de lectura de 36 cuadrantes de 6 x 6 cm. Se contó el total de nematodos presentes en cinco cuadrantes de manera aleatoria y se cuantificó la población total en los 36 cuadrantes para finalmente extrapolar con base en una muestra de 100 g. Para la identificación de nematodos fitoparásitos se tomaron 30 individuos por muestra y con la ayuda de una micropipeta se colocaron en un portaobjetos con una gota de agua de 50 μL para su posterior observación en el microscopio compuesto de luz. La identificación de géneros se realizó con las claves taxonómicas de Guzmán (2016) y Siddiqi (2000).

Análisis estadístico. Se estimaron las poblaciones de nematodos fitoparásitos por muestra, se calcularon medias aritméticas y se establecieron los porcentajes de las densidades poblacionales de nematodos y de los daños en las raíces. Además, se determinó la correlación de Pearson entre las variables de población de fitonematodos y el porcentaje de daño en las raíces. Este cálculo se hizo con el *software* IBM PSS Statistics (IBM, 2022) y la prueba de varianza multivariada de Hotelling con InfoStat (InfoStat, 2008).

Resultados y discusión

Las raíces evaluadas presentaban síntomas típicos de daños ocasionados por nematodos fitoparásitos como lesiones en el córtex, principalmente de color negro y en algunos casos de rojizas, y raíces débiles y quebradizas (Figura 2A, B). Las raíces no funcionales oscilaron entre 40 y 87 % del total de la muestra de cada finca (Tabla 1). En los lotes muestreados se observó volcamiento de plantas, lo que se relacionó con las altas densidades poblacionales de nematodos fitoparásitos encontrados y con la acción del viento y la inundación cotidiana de los ríos Magdalena y Negro, que actuaron como medios mecánicos favorecedores del volcamiento de las plantas, cuyo sistema radical estaba afectado extensamente por los



Figura 2. Raíces y plantas de *Musa* AAB ‘Hartón’ afectadas por nematodos fitoparásitos. **A.** Comparación de raíces no funcionales (izquierda) y raíces funcionales (derecha) de las muestras analizadas. **B.** Corte longitudinal de fragmentos de raíces con síntomas característicos causados por fitonematodos como lesiones de color rosado rojizo y marrón oscuro. **C.** Planta de plátano con volcamiento ocasionado por ataques graves de fitonematodos en el sistema radical. **D.** Volcamiento generalizado de una plantación de plátano atacada por nematodos fitoparásitos en un lote inundado por el río Magdalena

fitonematodos (**Figura 2C, D**). El volcamiento es un síntoma característico de la acción de los nematodos fitoparásitos de las especies *R. similis* y *P. coffeae* en musáceas (**Guzmán & Castaño, 2020**).

Se identificaron seis géneros de nematodos fitoparásitos: *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Meloidogyne*, *Tylenchus*, *Dorylaimus* y *Criconemoides* (**Tabla 1**). Algunos de estos géneros han sido reportados con anterioridad en cultivos de *Musa* AAB en otras regiones de Colombia por **Torrado & Castaño (2009)**, **Navarro et al. (2010)**, **Guzmán y Castaño (2004)**, **Riscos et al. (2019)**, **Jaraba et al. (2020)** y **Guzmán et al. (2021)**.

En nuestro estudio, el género *Pratylenchus* (**Figura 3**) predominó tanto en raíces como en suelo, encontrándose en el 85 % de las plantaciones muestreadas. Se registró una población media de 13.771 individuos/100g de raíces, llegando a poblaciones máximas de 24.796 nematodos/100g de raíces (**Tabla 2**). El predominio de *Pratylenchus* spp. difirió de lo hallado en estudios en otras regiones de Colombia en condiciones ambientales similares a las de Puerto Salgar y con la misma variedad ‘Hartón’. Por ejemplo, **Jaraba et al. (2020)** reportaron a *Hoplolaimus* spp. como el nematodo predominante y a *Pratylenchus* spp. como el tercer nematodo de importancia poblacional en plantas de ‘Hartón’ del departamento de Córdoba, pero **Silva (1984)** no reportó este fitonematodo en el departamento del Meta en la variedad ‘Hartón’. Por otro lado, **Barriga y Cubillos (1980)** encontraron que *Pratylenchus* spp. predominaba en cultivos de ‘Hartón’ en zonas bananeras de Antioquía y Magdalena. En nuestro estudio, la densidad poblacional de *Pratylenchus* spp. fue mayor a la reportada en investigaciones anteriores en Colombia y Suramérica en *Musa* AAB ‘Hartón’ y ‘Dominico Hartón’ por **Zúñiga et al. (1979)**, **Guzmán y Castaño (2004)**, **Torrado y Castaño (2009)**, **Abou-Assi et al. (2009)** y **Labarca et al. (2011)**, quienes reportaron valores de 400, 6, 650, 1.470 y 1.560 nematodos/100 g de raíces, respectivamente. Sin embargo, **Barriga y Cubillos (1980)** reportaron en el municipio de Chigorodó, departamento de Antioquia, y en Santa Marta, departamento de Magdalena, poblaciones de 18.000 y 37.000 nematodos/100 g de raíz, respectivamente, en la variedad ‘Hartón’, que son densidades poblacionales de *Pratylenchus* spp. mayores a las encontradas en esta investigación. En Colombia, **Múnera**

Tabla 1. Coordenadas geográficas de las fincas evaluadas con poblaciones de nematodos fitoparásitos en las muestras de raíces y suelo y cantidad de raíces no funcionales (%) en las plantas de *Musa* AAB (Subgrupo plátano) ‘Hartón’ en Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia

Población de nematodos fitoparásitos en 100 g de raíces y 100 cc de suelo															
Finca	Coordenadas	<i>Pratylenchus</i> spp.		<i>Helicotylenchus</i> spp.		<i>Meloidogyne</i> spp.		<i>Tylenchus</i> spp.		<i>Dorylaimus</i> spp.		<i>Criconeoides</i> spp.		Total	Raíces no funcionales por muestra (%)
		Raíz	Suelo	Raíz	Suelo	Raíz	Suelo	Raíz	Suelo	Raíz	Suelo	Raíz	Suelo		
1	5°27'15"N 74°39'30"W	22.310	308	0	0	1.594	0	0	0	0	0	0	0	24.212	85
2	5°27'20"N 74°39'34"W	9.953	390	0	0	343	0	686	0	0	0	0	0	11.372	79
3	5°27'23"N 74°39'35"W	8.956	163	3.135	36	0	0	1.343	36	0	127	0	0	13.633	77
4	5°27'22"N 74°39'37"W	8.604	415	2.244	0	0	0	0	0	0	46	0	0	11.263	70
5	5°45'04"N 74°38'11"W	21.268	178	5.800	113	0	0	967	0	0	97	0	0	28.326	87
6	5°27'17"N 74°39'26"W	9.830	228	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.059	77
7	5°27'13"N 74°39'25"W	19.219	383	2.218	0	0	0	0	0	0	55	0	0	21.820	83
8	5°27'19"N 74°39'32"W	14.600	857	3.042	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18.499	86
9	5°44'42"N 74°37'48"W	16.506	353	0	0	0	44	569	0	0	110	0	0	17.473	79
10	5°45'23"N 74°38'05"W	21.226	330	0	0	0	0	0	49	0	0	0	0	21.555	82
11	5°27'17"N 74°39'32"W	15.213	210	2.646	11	0	0	1.984	0	0	33	0	0	20.064	73
12	5°27'15"N 74°39'23"W	24.796	312	0	0	0	0	855	0	0	0	0	0	25.963	78
13	5°45'01"N 74°38'19"W	0	0	2.365	101	1.245	101	0	0	0	0	0	0	3.811	64
14	5°44'47"N 74°38'18"W	56	0	0	55	1.633	89	0	0	0	0	0	0	1.834	42
15	5°45'12"N 74°38'17"W	0	0	7.669	99	2.334	79	0	10	0	0	0	0	10.182	40
16	5°45'07"N 74°38'15"W	0	0	5.996	70	3.331	53	666	0	0	0	0	0	10.117	52
17	5°44'51"N 74°38'15"W	10.451	0	5.226	71	0	0	0	0	0	0	0	59	15.747	58
18	5°44'55"N 74°38'19"W	13.987	181	0	0	0	0	0	0	0	0	0	101	14.169	68
19	5°32'17"N 74°35'01"W	3.135	124	2.090	53	10.451	0	0	0	0	0	0	0	15.853	51
20	5°32'12"N 74°36'11"W	13.987	272	0	20	0	0	0	0	0	0	0	10	14.280	74

et al. (2009) reportaron en el departamento de Arauca, a 150 m s.n.m., altitud similar a la de Puerto Salgar, la presencia de *Pratylenchus araucensis* parasitando cultivos de *Musa* AAB ‘Hartón’. Asimismo, hay reportes de este nematodo en los departamentos de Caldas, Quindío y Valle del Cauca en cultivos de *Musa* AAB (subgrupo plátano) ‘Dominico Hartón’ (Arboleda *et al.*, 2022).

El género *Helicotylenchus* fue el segundo más frecuentemente hallado en nuestro estudio, estando presente en 50 % de las muestras analizadas (Figura 4), con una densidad poblacional promedio de 3.857 individuos/100g de raíces y 63 individuos/100 cc de suelo (Tabla 2). Las poblaciones de *Helicotylenchus* spp. en raíces que encontramos fueron mayores a las reportadas en la misma variedad ‘Hartón’ por Zúñiga *et al.* (1979) y Silva (1984), quienes reportaron en Santa Marta y en la región del Ariari poblaciones de 2.000 y 2.500 nematodos/100g de raíces, respectivamente.

El género *Meloidogyne* (Figura 5A) fue el tercer fitonematodo más frecuente, con una media poblacional de 2.990 individuos/100 g de raíces y 73 individuos/100 cc de suelo en el 40 % de las muestras evaluadas (Tabla 2). También el género *Tylenchus* (Figura 5B) presentó una densidad poblacional importante, con una media poblacional de 1.010 individuos/100 g de raíces en el 35 % de las muestras evaluadas. Los géneros *Dorylaimus* (Figura 5C) y *Criconemoides* (Figura 5D) se encontraron en las muestras de suelo con una frecuencia poblacional de 30 y 15 % y una media poblacional de 78 y 57 individuos/100 cc de suelo, respectivamente (Tabla 2).

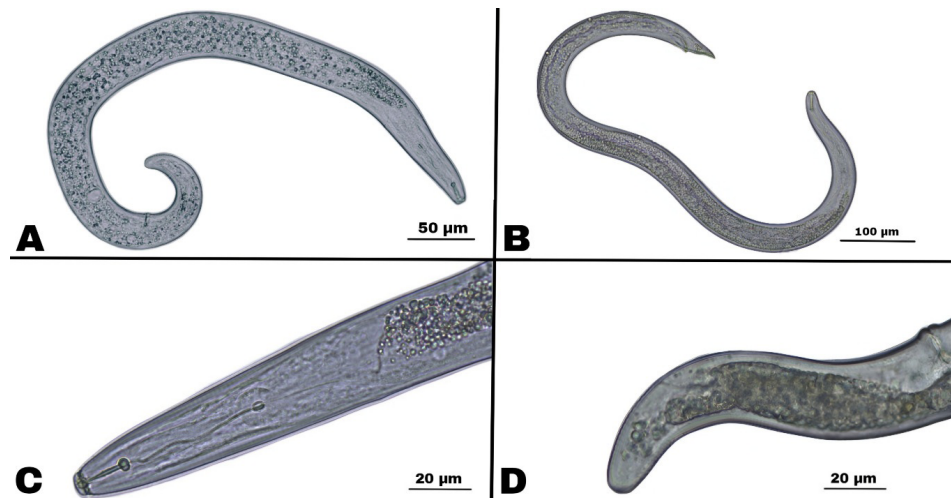


Figura 3. *Pratylenchus* spp. (Nematodo lesionador). **A.** Hembra adulta completa. **B.** Macho adulto completo. **C.** Región anterior de hembra adulta. **D.** Región posterior de hembra adulta

Tabla 2. Frecuencia (%) y media poblacional de nematodos fitoparásitos encontrados en plantas de *Musa* AAB (Subgrupo plátano) ‘Hartón’ en Puerto Salgar, Cundinamarca, Colombia

Género de nematodo	Frecuencia (%)	Cantidad (100g)	
		Raíces	Suelo
<i>Pratylenchus</i>	85	13.771	314
<i>Helicotylenchus</i>	50	3.857	63
<i>Meloidogyne</i>	40	2.990	73
<i>Tylenchus</i>	35	1.010	32
<i>Dorylaimus</i>	30	0	78
<i>Criconemoides</i>	15	0	57

Pratylenchus spp. se identificó como el fitonematodo con mayor predominancia poblacional en el 75 % de las muestras (**Tabla 1**). Se encontró que en el sistema radical de los cultivos de *Musa* AAB ‘Hartón’ muestreados en los que el nematodo predominante fue *Pratylenchus* spp. se registraron los mayores porcentajes de raíces no funcionales, oscilando entre 70 y 87 % del total de las muestras. Estos porcentajes tuvieron una diferencia estadística significativa ($p < 0,05$) en comparación con los registros de raíces no funcionales en muestras en las que *Helicotylenchus* spp. o *Meloidogyne* spp. eran los nematodos predominantes (**Tabla 3**).

En este estudio se encontró una correlación positiva de Pearson de 0,68 entre el tamaño poblacional total de fitonematodos y el porcentaje de daño en las raíces, lo que indica una relación directa entre la densidad poblacional encontrada en cada muestra y la

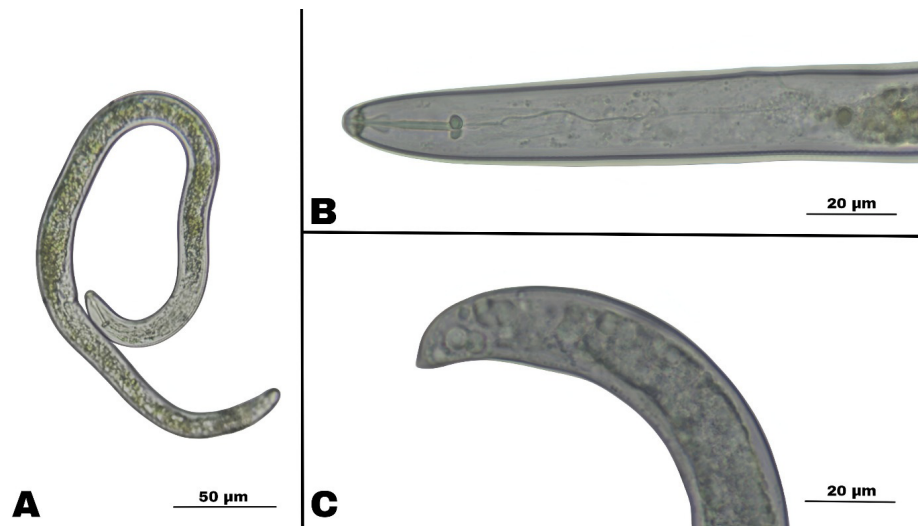


Figura 4. *Helicotylenchus* spp. (Nematodo espiral). **A.** Hembra adulta completa. **B.** Región anterior de hembra adulta. **C.** Región posterior hembra adulta

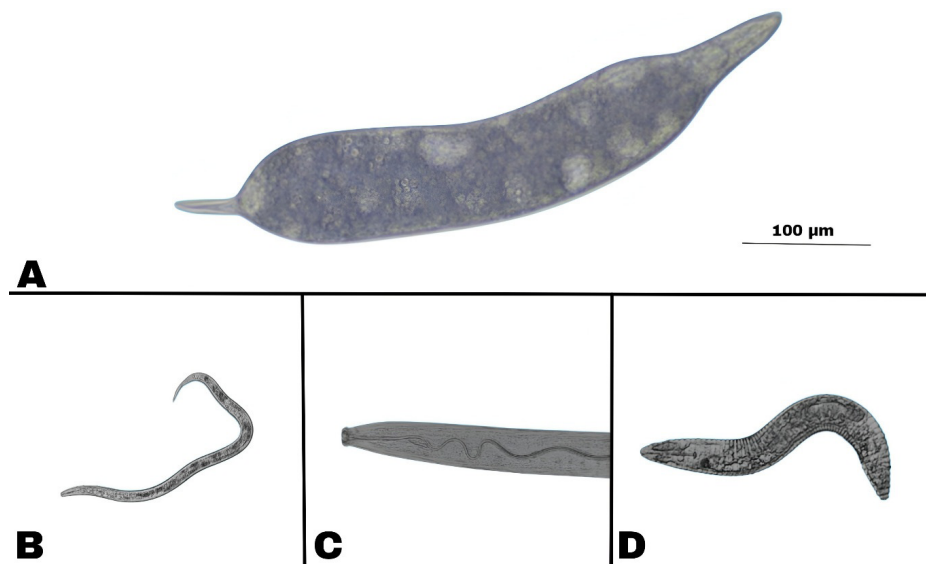


Figura 5. **A.** Hembra juvenil (J4) de *Meloidogyne* spp. **B.** Hembra adulta completa de *Tylenchus* spp. **C.** Región anterior de *Dorylaimus* spp. **D.** Hembra adulta completa de *Criconemoides* spp.

Tabla 3. Análisis de varianza multivariada de Hotelling (Alfa = 0,05) entre el género de nematodo fitoparásito predominante, las poblaciones totales y los porcentajes de daño

Género predominante	Población (100g de raíces y suelo)	Raíces no funcionales (%)	n	
<i>Pratylenchus</i>	17.895	77	15	A*
<i>Meloidogyne</i>	8.843	46,5	2	B
<i>Helicotylenchu</i>	8.036	52	3	B

*Las medias con una letra común no fueron significativamente diferentes ($p < 0,05$)

cantidad de daño expresado en raíces no funcionales con síntomas de ataque de nematodos fitoparásitos. Es decir, a mayor densidad poblacional de nematodos fitoparásitos en la muestra, mayor la cantidad de lesiones y daños encontrados, lo que muestra una relación directa entre estas variables en los cultivos *Musa* AAB ‘Hartón’.

No encontramos *R. similis* en las muestras de raíces de las plantas de *Musa* AAB ‘Hartón’, debido a que esta especie es migratoria y su centro de origen está en Australia y Oceanía (Sher, 1968). A pesar de que *R. similis* ha sido reportado por varios autores en diferentes regiones de Colombia (Zúñiga *et al.*, 1979; Barriga & Cubillos, 1980; Guzmán & Castaño, 2004; Torrado & Castaño 2009; Guzmán & Castaño, 2024), el municipio de Puerto Salgar ha vivido una situación de violencia y alteración del orden público por décadas, lo que pudo haber limitado el intercambio de material vegetal infestado con *R. similis* presente en cultivos de otras regiones de Colombia.

Conclusiones

Los cultivos de *Musa* AAB ‘Hartón’ se encontraron gravemente afectados por nematodos fitoparásitos de los géneros *Pratylenchus*, *Helicotylenchus* y *Meloidogyne*, lo cual ha impactado negativamente su rendimiento en Puerto Salgar. Esta es la primera identificación de nematodos fitoparásitos en cultivos de *Musa* AAB (subgrupo plátano) ‘Hartón’ en el mencionado municipio de la región del Magdalena central colombiano. Esta información es esencial para establecer estrategias de manejo integrado de fitonematodos y reducir las pérdidas en el rendimiento del cultivo y contribuirá a la seguridad alimentaria de las comunidades de esta región de Colombia.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a los agricultores del municipio de Puerto Salgar, Cundinamarca, por permitirnos el ingreso a sus fincas a recolectar las muestras de plátano.

Contribución de los autores

JD: responsable de todo el experimento, contribución en la recolección de las muestras en campo y el análisis en el laboratorio, y el análisis, interpretación y elaboración del manuscrito. **OG:** coordinación de la investigación, la redacción y la edición de texto final.

Conflicto de intereses

Los autores no tienen ningún conflicto de intereses que influya en la transparencia u objetividad de la revisión del artículo por pares y su publicación, como tampoco relacionados con su empleador.

Referencias

- Abou Assi, K., Guillén, J., Labarca, J., Casassa, A., Paredes, C., Casanova, M., Sandoval, L. (2009). Nematodos fitoparasiticos asociados al cultivo del plátano (*Musa* AAB. cv. Hartón) en bosque seco tropical. *Revista Científica UDO Agrícola*, 9(1), 199-207.
- Agronet. (2025). Reporte: Área, Producción y Rendimiento Nacional por Cultivo. *Ministerio de agricultura de Colombia*. <https://www.agronet.gov.co/Paginas/inicio.aspx>

- Aguirre, Ó., Chávez, Giraud, A., Araya, M.** (2016). Frequencies and population densities of plant-parasitic nematodes on banana (*Musa* AAA) plantations in Ecuador from 2008 to 2014. *Agronomía colombiana*, 34(1), 61-73.
- Araya, M.** (2003). Situación actual del manejo de nematodos en banano (*Musa* AAA) y plátano (*Musa* AAB) en el trópico americano. (pp.79-102). En: G. Rivas & F. Rosales (Eds.). *Manejo Convencional y alternativo de la Sigatoka Negra, Nematodos y Otras Plagas Asociadas al Cultivo de Musáceas en los Trópicos*. INIBAP, Francia.
- Araya, M., Centeno, M., Carrillo, W.** (1995). Densidades poblacionales y frecuencia de los nematodos parásitos del banano (*Musa* AAA) en nueve cantones de Costa Rica. *Corbana*, 20, 6-11.
- Arboleda, C., Riascos, D., Varón, F., Mosquera, A., Oliveira, C., Muñoz, J.** (2022). *Pratylenchus araucensis* (Rhabditida: Pratylenchidae) a widely distributed nematode in *Musa* spp. from Colombia. *Journal of Nematology*, 54(1), 1-13.
- Barriga, R. & Cubillos, G.** (1980). Principales nemátodos fitoparásitos asociados con cultivos de plátano (*Musa* AAB y *Musa* ABB) en cuatro regiones de Colombia. *Fitopatología colombiana*, 9, 79-91.
- Bridge, J., Fogain, R., Speijer, P.** (1997). Nematodos lesionadores de los banano. *Plagas de Musa, hoja divulgativa* N° 2. pp.1-4.
- Daneel, M. & De Waele, D.** (2017). Nematode pests of banana. (pp. 359-371). In: H. Fourie, V. Spaull, R. Jones, M. Daneel, & D. De Waele (Eds.), *Nematology in South Africa: A view from the 21st century*. Springer.
- Davide, R. G. & Marasigan, L. Q.** (1985). Yield loss assessment evaluation of resistance of banana cultivars to the nematodes *Radopholus similis* Thorne and *Meloidogyne incognita* Chitwood. *The Philippine Agriculturist*, 68, 335-349.
- Guzmán, Ó.** (2011a). El nematodo barrenador (*Radopholus similis* [Cobb] Thorne) del banano y plátano. *Revista Luna Azul*, 33, 137-153.
- Guzmán, Ó.** (2011b). Importancia de los nematodos espiral, *Helicotylenchus multicinctus* (Cobb) Golden y *H. dihystra* (Cobb) Sher, en banano y plátano. *Revista Agronomía*, 19(2), 19-32.
- Guzmán, Ó.** (2016). *Manual para la identificación de nematodos fitoparásitos*. Asociación Colombiana de Fitopatología y Ciencias Afines. 132p.
- Guzmán, O. & Castaño, J.** (2004). Reconocimiento de nematodos fitopatógenos en plátanos dominico Hartón (*Musa* AAB Simmonds), África, FHIA-21 en la granja Montelindo, municipio de Palestina (Caldas), Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 28, (107), 295-301.
- Guzmán, Ó. & Castaño, J.** (2010) Identificación de nematodos fitoparásitos en guayabo (*Psidium guajava* L.), en el municipio de Manizales (Caldas), Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 34 (130), 117-125.
- Guzmán, Ó. & Castaño, J.** (2020). *Nematodos fitoparásitos en cultivos tropicales. Manual diagnóstico*. Académica Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N°. 39. 281p.
- Guzmán, Ó. & Castaño, J.** (2024). *Manual ilustrado para la identificación y manejo de enfermedades limitantes en plátano y banano, causadas por hongos, bacterias, nematodos fitoparásitos y virus en Colombia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 238p.
- Guzmán-Piedrahita, O. A., Zamorano-Montañez, C., Núñez-Rodríguez, L., Flores-Chaves, L., Humphreys-Pereira, D. A., López-Nicora, H. D.** (2021). Molecular identification and pathogenicity of *Meloidogyne* spp. in *Musa* AAB (plantain subgroup) 'Dominico Hartón' seedlings. *Nematropica*, 51(1), 27-35.
- IBM Corp.** (2022). *IBM SPSS Statistics* (Versión 29.0) [Software].
- InfoStat.** (2008). *InfoStat* (Versión 2008) [Software]. Grupo InfoStat.
- Jaraba, J., Jarma, A., Combatt, E., Rodríguez, L.** (2020). *Nematodos fitopatógenos asociados al cultivo de plátano (Musa AAB Simmonds) clon 'Hartón' en el Alto Sinú, Córdoba*. Universidad de Córdoba.
- Labarca, J., Casassa Padrón, A., Pineda, M., Ulacio, D., Casanova, M., Sandoval, L.** (2011). Diagnóstico de nematodos fitoparásitos en plátano (*Musa* AAB) cv. Hartón en el Sur del Lago de Maracaibo. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad del Zulia*, 28 (1), 213-227.
- Múnera, G., Bert, W. Decraemer, W.** (2009). Morphological and molecular characterization of *Pratylenchus araucensis* n. sp. (Pratylenchidae), a root-lesion nematode associated with *Musa* plants in Colombia. *Nematology*, 11(6), 799-813.

- Navarro, R., Gaviria, B., Carvajal, P.** (2010). Caracterización de especies *Meloidogyne* en zonas bananeras de Antioquia y Magdalena. *Revista Universidad Católica De Oriente*, 24(31), 21-30.
- Pinochet, J.** (1978). Histopathology of the root lesion nematode, *Pratylenchus coffeae*, on plantain, *Musa* AAB. *Nematologica*, 24, 331-340.
- Reddy, P.** (1994). Status of banana nematodes in India. (pp. 247–254). In: R. V. Valmayor, R. G. Davide, J. M. Stanton, N. L. Treverrow, & V. N. Roa (Eds.). *Banana nematodes and weevil borers in Asia and the Pacific*. INIBAP/ASPNET.
- Riascos, D. H., Mosquera-Espinosa, A. T., Varón de Agudelo, F., Rosa, J. M. O., Oliveira, C. M. G., Muñoz, J. E.** (2019). Morphological, biochemical, and molecular diagnostics of *Meloidogyne* spp. associated with *Musa* spp. *Nematropica*, 49, 229-245.
- Robinson, C. & Galán V.** (2010). *Bananas and plantains*. (2nd edition) Cab International.
- Sher, S. A.** (1968). Revision of the genus *Radopholus* Thorne, 1949 (Nematoda: Tylenchoidea). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 35, 219-237.
- Siddiqi, M.** (2000). *Tylenchida: Parasites of plants and insects* (2nd ed.). CABI.
- Sikora, R., Coyne, D., Quénéhervé, P.** (2018). Chapter 17: Nematode parasites of bananas and plantains. Pp. 617-657. In: R. Sikora, D. Coyne, J. Hallmann & P. Timper (Eds.). *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture*. CABI Publishing.
- Silva, M.** (1984). Identificación de métodos fitopatógenos asociados con el cultivo del plátano en la región del Ariari (Departamento del Meta). *Agronomía Colombiana*, 27(2), 237-244.
- Torrado, M. & Castaño, J.** (2009). Incidencia de nematodos en plátano en distintos estados fenológicos. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 237-244.
- Zúñiga, G., Ortiz, R., Varón, F.** (1979). Nematodos asociados con el cultivo del plátano (*Musa* AAB o ABB) en el Valle del Cauca. *Fitopatología colombiana*, 8(2), 40-52.

Artículo original

Efecto de la experiencia del investigador y el conocimiento local en la representatividad del muestreo de epífitas en el Parque Natural Regional El Vínculo – Buga

The effect of researcher expertise and local knowledge on sampling representativeness and epiphyte diversity at Parque Natural Regional El Vínculo-Buga

Nathalia Cepeda-Luna¹, Karen Noguera-Uni¹, Edier Soto-Medina^{2,*}

¹ Universidad Icesi, Cali, Colombia

² Grupo de Investigación Ecología y Diversidad Vegetal, Universidad del Valle, Cali, Colombia

Resumen

Nuestro estudio evaluó cómo la experiencia del investigador y los saberes comunitarios influyen en la representatividad y la diversidad del muestreo de epífitas. Se empleó una metodología mixta: en el componente cuantitativo se compararon estadísticamente los registros de epífitas vasculares y no vasculares de tres investigadores del PNR El Vínculo con distintos niveles de experiencia (experto, intermedio e inexperto), utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) para las diversidades alfa y gamma; en el componente cualitativo se entrevistó a seis habitantes locales para determinar su nivel de conocimiento ecológico y de las especies de epífitas. Los resultados evidenciaron que la experiencia del investigador influyó en la representatividad del muestreo, especialmente de líquenes, pues el nivel de experto registró mayor riqueza y diversidad, en tanto que los investigadores con menos experiencia tendieron a sobreestimar los briófitos, posiblemente por confundirlos con los líquenes. En el muestreo de epífitas vasculares no hubo diferencias significativas. Las curvas de acumulación y rarefacción confirmaron estos patrones. En cuanto al análisis cualitativo, se destacó el conocimiento detallado de los habitantes locales sobre las epífitas, así como las transformaciones ecológicas del territorio. Además, se estableció el potencial de los jardines domésticos como espacios informales de conservación, con especies no registradas en los muestreos. Estos hallazgos subrayan la necesidad de integrar la experiencia científica y el conocimiento local en los lineamientos metodológicos para una representación más precisa de la biodiversidad de epífitas, especialmente de las no vasculares.

Palabras clave: Conocimiento local; Conservación participativa; Epífitas; Experticia del investigador; Muestreo.

Abstract

Our study evaluated how researchers' experience and community knowledge influence the representativeness and diversity of epiphyte sampling. We used a mixed methodology. For the quantitative component, we made a statistical comparison of vascular and non-vascular epiphyte records from three researchers with different levels of expertise (expert, intermediate, and inexperienced) at PNR El Vínculo. For the qualitative component, we interviewed six local inhabitants and analyzed their responses to identify ecological knowledge and conservation practices. The results showed that researchers' expertise influenced sampling representativeness, especially for lichens, with the expert-level researcher recording greater richness and diversity. The less experienced researchers tended to overestimate bryophytes, possibly due to confusion with lichens. No significant differences were found for vascular epiphytes. Accumulation and rarefaction curves confirmed these patterns. From a qualitative perspective, detailed local knowledge about epiphytes and ecological transformations in

Citación: Cepeda-Luna N, *et al.* Efecto de la experiencia del investigador y el conocimiento local en la representatividad del muestreo de epífitas en el Parque Natural Regional El Vínculo – Buga. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):404-415, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3235>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**
Edier Soto; ediersot@gmail.com

Recibido: 7 de julio de 2025

Aceptado: 27 de enero de 2026

Publicado en línea: 13 de marzo de 2026



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

the area was highlighted. Furthermore, the potential of domestic gardens as informal conservation spaces was identified, with species not recorded in technical surveys. These findings underscore the need to integrate scientific expertise and local knowledge into methodological guidelines for a better representation of epiphyte biodiversity, especially nonvascular species.

Keywords: Local knowledge; Participatory conservation; Epiphytes; Researcher expertise; Sampling.

Introducción

Para la concesión de licencias o permisos ambientales en proyectos que afecten la flora silvestre, el Estado colombiano establece lineamientos para evitar la pérdida de biodiversidad (**Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible - MADS**, 2018), lo que implica la necesidad de estudios de caracterización vegetal en las zonas de intervención. Entidades como la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA), el MADS y las corporaciones autónomas regionales son las encargadas de esta regulación y de la emisión de los permisos. Entre julio de 2019 y julio de 2022, la ANLA recibió 418 solicitudes de licenciamientos ambientales (incluidas licencias ambientales y planes de manejo ambiental), de las cuales 364 fueron resueltas (ANLA, s.f). La decisión sobre la mayoría de estas solicitudes requiere estudios de caracterización, por lo que se contratan biólogos especialistas, o profesionales afines, como ingenieros ambientales o forestales, que se encarguen del levantamiento de los datos.

En estos estudios es esencial considerar las epífitas, pues están en veda a nivel nacional. Las epífitas son plantas que crecen sobre otras sin dañarlas, absorbiendo humedad y nutrientes del aire y la lluvia (**Carmona-Higueta et al.**, 2023). Se pueden clasificar en vasculares (orquídeas, bromelias, aráceas, entre otras) y no vasculares (líquenes y briofitos). En Colombia se han registrado más de 64.000 especies de epífitas, lo que representa aproximadamente el 20 % de la diversidad mundial (**Sistema de Información sobre Biodiversidad-SIB Colombia**, 2023). Tan solo en los ecosistemas de bosque seco tropical del Valle del Cauca se encuentran algo más de 417 especies, destacándose los líquenes como el grupo más abundante (**Del Valle**, 2022). Estas plantas desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas, pues contribuyen a la formación de suelos y al ciclo de nutrientes, además de servir como bioindicadores (**Ramírez-Morán et al.**, 2016; **Uribe & Gradstein**, 2024), pero su estado de vulnerabilidad es alto debido a la pérdida de hábitat, el cambio climático y la deforestación (**Carmona-Higueta et al.**, 2023). Asimismo, la escasez de información dificulta la identificación de áreas y especies prioritarias para la conservación (**SIB Colombia**, 2023).

El estudio de las epífitas enfrenta múltiples desafíos, entre otros, el conocimiento de su taxonomía, la detección de especies crípticas, su crecimiento a grandes alturas, que requiere equipos costosos, y su distribución en puntos críticos de biodiversidad, lo que complica la logística del muestreo (**Medina**, 2024). Además, su sensibilidad al cambio climático dificulta las investigaciones a largo plazo (**Kaufmann et al.**, 2019). Por ello, la observación detallada y las habilidades especializadas son necesarias para su muestreo en estudios ecológicos y de impacto ambiental. Una gestión inadecuada del muestreo puede conllevar la pérdida de información clave sobre la diversidad de epífitas. En este sentido, **Obermuller et al.** (2011) señalan que la ausencia de conocimiento riguroso sobre las especies epífitas que albergan los árboles puede llevar a una pérdida de riqueza significativa de dichas especies durante las talas.

En Colombia, la caracterización de epífitas sigue el protocolo del *Rapid and Representative Epiphyte Analysis* (RRED), basado en la metodología de Gradstein y del proyecto CORINE (Coordination of Information on the Environment) Land Cover (CLC). Este protocolo considera el área de estudio, el equipo de trabajo, el tiempo de investigación, las metodologías de muestreo y la zonificación vertical de los forófitos para evaluar la distribución de epífitas en el dosel (**Gradstein et al.**, 2003; **MADS**, 2019; **Suárez-Parra et al.**, 2016). Sin embargo, el RRED tiene limitaciones como la exclusión de las epífitas folícolas, lo que podría sesgar los resultados en ciertos ecosistemas. Además,

el uso de morfoespecies sin identificación taxonómica puede subestimar la riqueza real, y las restricciones de tiempo y número de muestreos aumentan la posibilidad de sesgos (Gradstein *et al.*, 2011). Algunos de estos factores son esenciales para evaluar la composición, abundancia y diversidad del ecosistema, y su omisión puede resultar en la subestimación de la diversidad y en decisiones ambientales mal fundamentadas.

La experiencia del investigador es un factor clave para garantizar la calidad y representatividad de los datos sobre biodiversidad epífita (Morrison *et al.*, 2023; Morrison, 2021). La falta de especialización puede introducir sesgos, ya que los investigadores inexpertos tienden a omitir especies crípticas o difíciles de identificar, afectando así la precisión de los registros (De Araujo & Ramos, 2021). Esta problemática es más evidente en grupos menos estudiados, como los líquenes y los briófitos, y el país tiene pocos expertos en este campo.

Por otra parte, el conocimiento de las comunidades locales aporta información valiosa sobre el uso, la ecología y la ubicación de las epífitas (Kor *et al.*, 2023), y facilita también el acceso a áreas remotas lo que favorece la recopilación de datos y el esfuerzo de muestreo. Las comunidades ofrecen, además, perspectivas culturales, resaltando la importancia de las epífitas en sus tradiciones, creencias y prácticas (ANLA, 2019), lo que puede desempeñar un papel crucial en los esfuerzos de conservación, involucrando a las comunidades y sus líderes, y fomentar la creación de conciencia y el sentido de la responsabilidad, así como la educación ambiental. La colaboración entre científicos y colectividades locales tiende puentes que enriquecen y complementan el conocimiento. En este contexto, nuestro proyecto se centró en responder la siguiente pregunta de investigación: ¿cómo influyen la experiencia del investigador y el conocimiento local en la representatividad del muestreo y el reconocimiento de la diversidad de epífitas?

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en el parque Natural Regional El Vínculo, ubicado en el corregimiento de El Vínculo, a tres kilómetros al sur del municipio de Buga, sobre la carretera Panamericana, entre los 980 y los 1.150 m s. n. m. Es la más grande reserva de bosque seco tropical del Valle del Cauca, con una superficie de 80 hectáreas. Su localización estratégica en el piedemonte de la cordillera central le provee el ambiente propicio para una gran variedad de especies de flora; en los estudios se han reportado 112 especies representadas en 48 familias que incluyen árboles, arbustos, hierbas y epífitas (SIDAP & CVC, 2023; INCIVA (s.f)).

Muestreo

Los investigadores se clasificaron en tres niveles de experiencia: inexperto, intermedio y experto. Los criterios de selección de los investigadores fueron su nivel de formación académica relacionada con botánica, ecología o biología; la cantidad de artículos científicos relacionados con epífitas; los años de experiencia de muestreo en campo y su afiliación a instituciones de investigación. El nivel de los investigadores expertos incluyó la formación académica de doctor, cerca de 20 publicaciones en el área y siete años de experiencia en muestreo. Los investigadores de nivel intermedio tenían maestría y cinco años de experiencia en el muestreo de epífitas. Los investigadores inexpertos habían obtenido el pregrado y no tenían publicaciones o experiencia en el muestreo. Los expertos estuvieron a cargo de la determinación de las especies.

La caracterización de epífitas se hizo con la metodología de análisis rápido y representativo de epífitas (RRED) propuesto por Gradstein. En este caso, cada investigador muestreó los mismos 10 forófitos por cobertura elegidos aleatoriamente y seleccionados incluyó los siguientes criterios: altura de más de 7 metros, diámetro a la altura del pecho (DAP) de más de 10 cm, y cobertura de epífitas de más del 40 %, entre otras recomendaciones proporcionadas por el Ministerio (Tabla 1). Los forófitos fueron muestreados al azar por investigadores de cada nivel de experiencia.

Tabla 1. Eficiencia de muestreo según los estimadores Chao1, Jackknife 1 y Bootstrap

	Nivel de experiencia	Riqueza	Chao 1	Jack 1	Bootstrap
Líquenes	Experto	53	91	64	81
	Medio	26	100	72	85
	Bajo	20	100	71	85
Briófitas	Experto	7	100	72	86
	Medio	5	100	74	86
	Bajo	3	100	77	87
Vasculares	Experto	12	40	69	82
	Medio	6	100	87	90
	Bajo	5	100	100	95

Posteriormente, se zonificó el forófito siguiendo la propuesta de Johansson, recuperada posteriormente por Gradstein (Carmona – Higuira *et al.*, 2023; Johansson, 1974). Ello implicó dividir el árbol en tres zonas verticales, E1, E2 y E3, correspondientes a la base, el tronco y la base de las primeras ramificaciones, respectivamente (Figura 1), lo que permite la inspección visual detallada en cada una de las zonas, así como el registro de su ubicación dentro del forófito y del número de los individuos observados por especie.

El muestreo de epífitas no vasculares se hizo en cuadrantes de 20 x 30 cm², en cada uno de los cuales se estimó y fotografió su cobertura, considerando los cuatro estratos en el tronco del forófito (Figura 2): los estratos 1 y 4, que abarcan hasta los 50 cm de altura en el tronco, y los estratos 2 y 3, comprendidos entre los 50 y los 200 cm, aproximadamente.

Entrevistas

Se entrevistó a seis personas locales seleccionadas de manera aleatoria, quienes habían manifestado su disposición para participar, con el propósito de evaluar el aporte de sus conocimientos y su conexión con la biodiversidad de la zona. Las entrevistas duraron 5 minutos aproximadamente y se hicieron con el consentimiento informado de los participantes, cuya identidad se protegió en todo momento.

Análisis de datos

En el análisis de los datos recolectados en el muestreo de epífitas se utilizaron los programas *Rstudio* (versión 2024.09.1+394) y los paquetes *vegan*, *iNEXT* y *biodiversityR*, y *EstimateS*. Se evaluaron métricas claves para caracterizar la diversidad y la representatividad del muestreo realizado por los investigadores de los tres niveles (inexperto, intermedio y experto). La riqueza y la abundancia se calcularon teniendo en cuenta los datos de presencia y ausencia y el número de especies, respectivamente. La diversidad alfa (por forófito) se analizó mediante el índice de Shannon (H), y el índice de dominancia de Simpson permitió determinar la proporción de especies más abundantes. Se estimaron las curvas de acumulación y rarefacción para evaluar la representatividad del muestreo, considerando la riqueza observada y su relación con el esfuerzo de muestreo. Asimismo, se comparó la riqueza observada con la riqueza estimada mediante los estimadores Chao1, Jackknife1 y Bootstrap. Para comparar los niveles de experiencia, primero se evaluaron la normalidad y la homogeneidad de los datos y, a partir de los resultados, se empleó el ANOVA o modelos lineales generalizados (GLM). En estos últimos, se utilizó la función $\exp()$ para transformar los coeficientes, lo cual permite interpretar los resultados como razones de cambio relativas al nivel de referencia. Se calcularon entonces los porcentajes de diferencia con la fórmula $(\exp(\text{coeficiente}) - 1) \times 100$, lo que facilitó la interpretación de la cantidad aproximada hallada por los investigadores de los distintos niveles comparada con la del experto. Todos estos resultados se presentaron mediante gráficos y tablas generadas en *Rstudio*.

En cuanto a las encuestas, se hizo un análisis cualitativo que permitió enriquecer el listado de epifitas del PNR El Vínculo.

Resultados

Evaluación de la diversidad

Según el índice de Shannon, los investigadores expertos reportaron la mayor diversidad de líquenes, con valores que alcanzaron hasta 2,0 (**Figura 1A**). Al disminuir la experiencia de los investigadores, también se redujo la diversidad, lo que sugiere la gran influencia que ejerce esa variable. En cuanto a los briófitos, la diversidad fue baja en general, siendo aún menor en los registros de los inexpertos. La diversidad de las epifitas vasculares fue moderada, y las diferencias entre los niveles de experiencia no fueron evidentes. Aunque se observaron tendencias entre grupos, las pruebas estadísticas no mostraron diferencias significativas ($p > 0,05$).

En cuanto a la abundancia (**Figura 1B**), los briófitos presentaron la mayor cantidad de registros en comparación con líquenes y epifitas vasculares. Aquí, los investigadores expertos reportaron menor abundancia, según los resultados del GLM: un 66 % y un 33 % más de abundancia en los niveles intermedio e inexperto, respectivamente. En cuanto a los líquenes, los investigadores expertos tuvieron una mediana más alta, mientras que los otros dos niveles reportaron los valores más bajos: 21 % y 57 % menos individuos, respectivamente. Por último, las epifitas vasculares fueron el grupo con menor abundancia, con registros similares y sin diferencias significativas entre los investigadores de todos los niveles de experiencia.

En términos de dominancia (**Figura 1C**), los líquenes presentaron valores más bajos. Los expertos registraron los menores índices de dominancia en líquenes. Por el contrario, los briófitos y las epifitas vasculares mostraron valores de dominancia más elevados, lo que sugiere que pocas especies concentran la mayoría de los individuos.

En cuanto a la riqueza, los briófitos y las epifitas vasculares presentaron medianas y rangos intercuartílicos similares, lo que indica valores relativamente homogéneos entre los

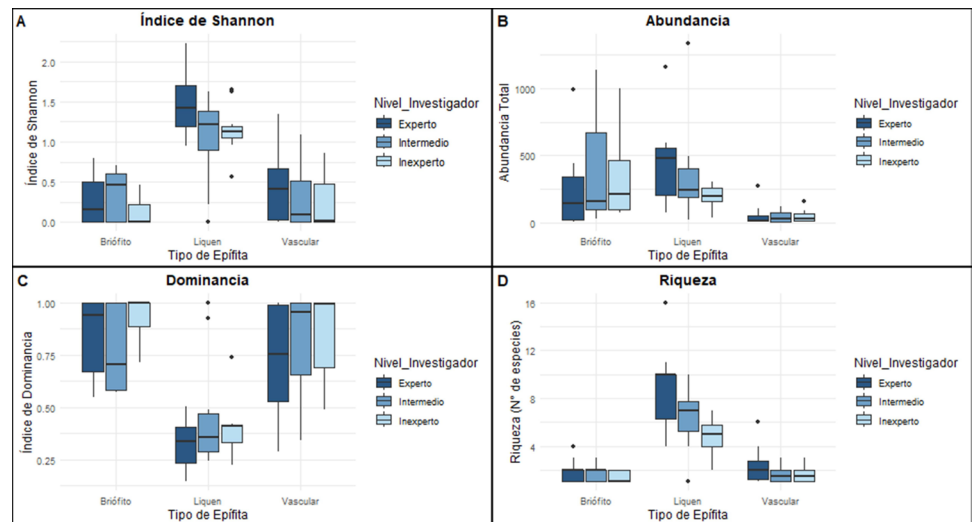


Figura 1. Diversidad de epifitas según el nivel de experiencia de cada Investigador. **A)** Índice de Shannon: mayor en líquenes, especialmente en los registros de los investigadores con el nivel más alto de experiencia; menor diversidad en vasculares en general. **B)** Abundancia de especies: mayor abundancia en líquenes en los registros de los expertos comparados con los demás niveles. **C)** Índice de dominancia de Simpson: menores valores en líquenes de forma consistente; los briófitos y vasculares presentaron mayor variabilidad y valores según el nivel de experiencia de los investigadores. **D)** Riqueza: sin diferencias entre briófitos y vasculares, pero en líquenes se registró un valor más alto entre los investigadores expertos.

niveles de experiencia ($p > 0,05$). Los líquenes, en cambio, mostraron una mayor riqueza, particularmente en los registros de los expertos, cuya mediana y variabilidad fueron mayores (**Figura 1D**). Las pruebas estadísticas evidenciaron diferencias significativas en los líquenes, donde los investigadores de nivel intermedio y los inexpertos registraron 30 % y 47 % menos especies que los expertos, respectivamente.

Representatividad del muestreo

En líquenes, las curvas de acumulación de especies evidenciaron que los investigadores de nivel experto no alcanzaron una estabilización clara (**Figura 2A**), lo que sugiere que podrían existir especies raras o poco visibles que aún no han sido registradas. Los investigadores de nivel intermedio reportaron una riqueza máxima considerablemente menor que los expertos, aunque las curvas de observación y las estimaciones eran más asintóticas. En los reportes de los inexpertos se observó una riqueza ligeramente inferior (35 especies) que en los de nivel intermedio, con una tendencia hacia la estabilización no del todo definida. La eficiencia del muestreo fue más alta entre los investigadores de nivel inexperto en los tres estimadores de riqueza, en tanto que disminuyó al aumentar el nivel de experiencia (**Tabla 1**). En el muestreo de briófitos, los expertos se acercaron más rápidamente a la estabilización, con una riqueza mayor, mientras que los investigadores de nivel intermedio registraron menos especies. Entre los inexpertos se presentaron curvas de riqueza observada y estimada casi superpuestas, aunque con intervalos de confianza más amplios, lo que sugiere una mayor incertidumbre y un esfuerzo de muestreo limitado. Al igual que en los líquenes, la eficiencia del muestreo aumentó con la disminución del nivel de experticia (**Tabla 1**).

En cuanto a las epífitas vasculares, el nivel de los expertos presentó curvas más asintóticas, lo que indica un muestreo más exhaustivo. Sin embargo, la estimación del Chao1 fue superior a la riqueza observada, lo que sugiere que aún podrían faltar especies por registrar. La eficiencia de muestreo fue mayor en el nivel de los expertos y más bajo en el de los inexpertos.

Las curvas de rarefacción confirmaron que los expertos identificaron una mayor diversidad de especies en todos los grupos taxonómicos (**Figura 3**), con curvas más elevadas que se estabilizaron más lentamente, reflejando un muestreo más exhaustivo, especialmente

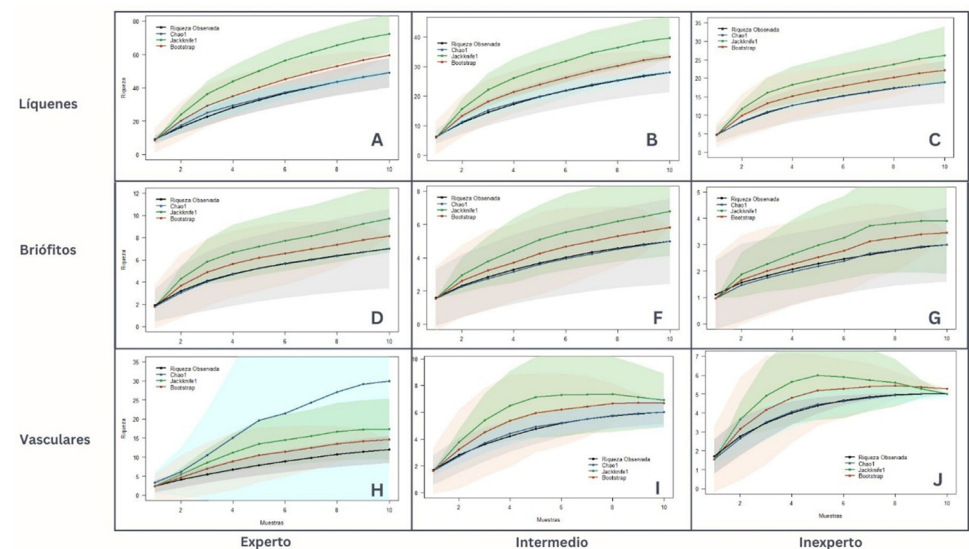


Figura 2. Curvas de acumulación de especies por nivel de experiencia y grupo taxonómico. Entre los expertos, las curvas tendieron a crecer sin estabilizarse completamente, con estimaciones de riqueza (Chao1, Jackknife, Bootstrap) generalmente por encima de la riqueza observada. Entre los investigadores de niveles intermedio e inexperto, las curvas evidenciaron menor riqueza y, en algunos casos, signos incipientes de estabilización, aunque con mayor incertidumbre en la estimación.

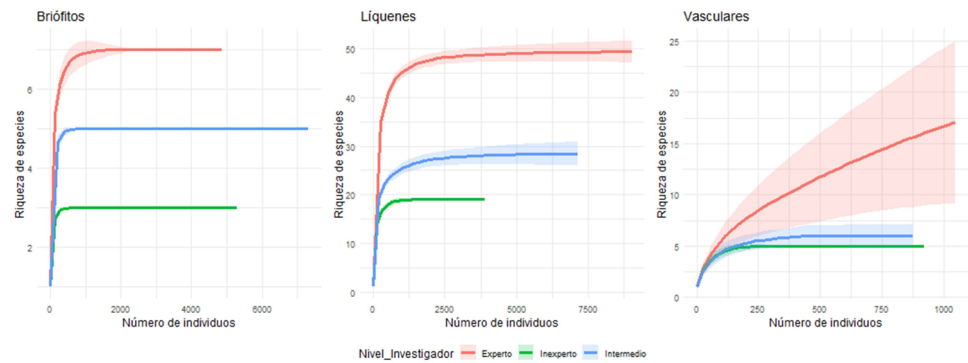


Figura 3. Curvas de rarefacción para briófitos, líquenes y plantas vasculares según el nivel de experiencia. El nivel de experiencia más alto presentó la mayor riqueza y una estabilización más lenta, reflejando un muestreo más exhaustivo. En los niveles intermedio e inexperto las curvas fueron más bajas y la estabilización fue temprana, lo que indica una menor capacidad para identificar especies.

en briófitos y líquenes. El nivel intermedio presentó curvas más bajas, con una estabilización más temprana, lo que indica una subestimación moderada de la diversidad. Por último, las curvas fueron incluso más bajas y planas en el nivel de inexpertos.

En cuanto a las entrevistas, las orquídeas fueron las epífitas más reconocidas por la comunidad. Se encontró un ejemplar del género *Dimerandra* en la casa de una entrevistada, a pesar de no haber sido registrado durante los muestreos previos.

Discusión

Diversidad por árbol forófito

Los resultados sugieren que en la diversidad de Shannon por árbol, los expertos registraron una mayor diversidad en los líquenes y las vasculares, la cual fue disminuyendo con el nivel de experiencia. Esto demuestra la relevancia de un alto nivel de experiencia y de conocimiento taxonómico de los grupos de difícil identificación y alta variabilidad intra-específica, como los líquenes, que requieren de un nivel de conocimiento taxonómico elevado para su adecuado reconocimiento en la investigación de campo (Sinha *et al.*, 2024). El que no se hayan detectado diferencias significativas en el índice Shannon indicaría que los análisis usados no serían suficientes para captar las variaciones relacionadas con la experiencia, posiblemente por la complejidad que implica evaluar un factor subjetivo, el cual no siempre se refleja de manera precisa mediante pruebas estadísticas convencionales (Boumans, 2015).

En cuanto a la abundancia, los briófitos presentaron mayores valores en comparación con los líquenes y las epífitas vasculares. Los investigadores de nivel experto reportaron menor abundancia de briófitas, con el GLM señalando 66 % y 33 % más abundancia para los investigadores de los niveles intermedio e inexperto, respectivamente. En los líquenes se observó un patrón opuesto al encontrado en las briófitas, diferencia que podría explicarse por la posible sobreestimación de parte de los investigadores menos experimentados debida a una posible confusión entre briófitos y líquenes por la similitud morfológica de algunas especies. Las epífitas vasculares fueron las menos abundantes, con registros similares entre los niveles de experiencia y sin diferencias significativas. Ello se explicaría por su fácil detección, incluso cuando se trata de personas con menos experiencia, debida a sus características morfológicas más evidentes, lo que reduce el riesgo de confusión.

En lo referente a la dominancia, el nivel experto registró los menores índices de dominancia en los líquenes, en tanto que los briófitos y las epífitas vasculares registraron valores de dominancia más elevados, sugiriendo que pocas especies concentran la mayoría de los individuos. Al comparar estos resultados con lo observado en la diversidad, puede concluirse que son métricas inversamente relacionadas. Según algunos estudios,

esto podría estar vinculado con entornos de bajo estrés ambiental, ya que las especies dominantes pueden llegar a suprimir la diversidad de especies menos competitivas cuando hay recursos limitados (Davinson *et al.*, 2022; Richardson *et al.*, 2012). Aunque no se registraron diferencias significativas, los patrones observados refuerzan nuevamente la influencia de la experiencia.

En cuanto a la riqueza por forófito, los briófitos y las epífitas vasculares mostraron valores similares y relativamente homogéneos entre niveles de experiencia. En los líquenes, en cambio, se registró una mayor riqueza, particularmente entre los investigadores de nivel experto, cuya mediana y variabilidad fueron mayores. Las pruebas estadísticas evidenciaron diferencias significativas en líquenes, con los niveles intermedio e inexperto registrando 30 % y 47 % menos especies que el experto, respectivamente. Como ya se mencionó, estas diferencias estarían relacionadas con la dificultad en la clasificación taxonómica de los líquenes (Sinha *et al.*, 2024), lo que reafirma la importancia de la experiencia especializada en proyectos de investigación para optimizar la metodología y los resultados.

Representatividad del muestreo

En los líquenes, las curvas de acumulación de especies mostraron que el nivel experto no alcanzó una estabilización clara, lo sugiere que podrían existir especies raras o poco visibles que aún no han sido registradas. En este nivel de experiencia se registró la mayor riqueza de líquenes, con 53 especies. En el nivel intermedio la riqueza máxima alcanzada fue considerablemente menor que en el nivel experto, aunque las curvas de observación y estimaciones resultaron más asintóticas. En el nivel inexperto se observó una riqueza ligeramente inferior al intermedio (35 especies), con una tendencia hacia la estabilización no completamente definida. Este resultado podría reflejar limitaciones de muestreo en la detección de especies poco comunes, algo esperado en grupos de difícil identificación como los líquenes. En los briófitos, los investigadores expertos se acercaron más rápidamente a la estabilización, reportando una riqueza mayor, en tanto que los de nivel intermedio registraron menos especies, lo que refleja un registro más exhaustivo entre los primeros y una posible subestimación de la riqueza entre los segundos debido a su menor capacidad de detección. Por su parte, las curvas de riqueza observada y estimada de los investigadores inexpertos se superpusieron casi completamente, aunque con intervalos de confianza más amplios, lo que sugiere una mayor incertidumbre y un esfuerzo de muestreo limitado. Así, aunque los investigadores expertos hallaron una mayor diversidad total, los investigadores de todos los niveles mostraron eficiencias de muestreo similares, aunque con valores más altos entre los investigadores con menores niveles de experiencia (riqueza observada más cercana a la estimada). Esta mayor eficiencia de muestreo entre los investigadores con menores niveles de experiencia se debe a que los expertos pueden detectar más especies crípticas, mientras que aquellos con menores niveles de experiencia tienden a homogenizar especies muy similares o pasar por alto las especies crípticas, lo cual hace que las curvas alcancen la asíntota más rápidamente.

En cuanto a las epífitas vasculares, los registros de los expertos presentaron curvas más asintóticas, lo que indica un muestreo más exhaustivo. Sin embargo, la estimación del Chao1 fue superior a la riqueza observada, lo que sugiere que aún faltarían especies por registrar. Este desfase entre observación y estimación, incluso entre los investigadores con gran experiencia, indicaría la existencia de especies crípticas o poco abundantes que no son registradas. Las curvas que recogieron los datos del nivel intermedio fueron menos planas, en tanto que las del nivel inexperto evidenciaron una fase de crecimiento más pronunciada en la curva, indicando que aún podrían encontrarse más especies con un esfuerzo adicional. Esto refuerza la idea de que la experiencia influye directamente en la eficiencia del muestreo y la aproximación a la riqueza real, dada la capacitación técnica y profesional de los investigadores en este área (Sinha *et al.*, 2024).

Las curvas de rarefacción mostraron que los expertos identificaron una mayor diversidad de especies en todos los grupos taxonómicos, ya que fueron más elevadas y se estabilizaron más lentamente, lo que refleja un muestreo más exhaustivo, especialmente

en briófitos y líquenes. Como ya se ha señalado, este patrón evidencia que los expertos pueden detectar especies menos comunes, evitando así la subestimación de la riqueza real, aspecto clave en grupos con alta complejidad taxonómica. Las curvas de los registros de los investigadores de nivel intermedio fueron más bajas, con una estabilización más temprana, lo que indica una subestimación moderada de la diversidad y un esfuerzo de muestreo intermedio, con algunas especies que aún pasan desapercibidas, aunque se reconoce parcialmente la diversidad presente. Por último, los datos de los investigadores inexpertos se expresaron en curvas aún más bajas y planas, reflejando limitaciones importantes en su capacidad para identificar y registrar la riqueza real. En las epífitas vasculares, aunque los expertos reportaron mayor riqueza, la curva sugiere que aún se podrían hallar más especies con un mayor esfuerzo. Esto podría estar asociado a una mayor variabilidad en los datos debido a la heterogeneidad estructural de este grupo y a la presencia de especies poco frecuentes o crípticas.

Los resultados evidencian que la experiencia del investigador tuvo un efecto determinante en la diversidad total registrada y la representatividad del muestreo de epífitas, particularmente en grupos taxonómicos de identificación compleja como los líquenes y briófitos, es decir, los inexpertos logran más fácilmente una alta representatividad de muestreo debido a que omitieron varias especies. Los investigadores expertos registraron mayor riqueza, abundancia y diversidad en líquenes, lo que indica una mejor capacidad de detección. En contraste, los investigadores de los niveles intermedio e inexperto tendieron a sobreestimar la abundancia de los briófitos, debido a posibles confusiones con su identificación. En las epífitas vasculares, dada su morfología más evidente, no se registraron diferencias significativas entre los niveles de experiencia, lo que sugiere que no todos los grupos se ven igualmente afectados por este factor.

Aunque las pruebas estadísticas convencionales no siempre manifestaron diferencias significativas, los gráficos revelaron tendencias claras que podrían explorarse mejor mediante un GLM. En cuanto a la representatividad del muestreo, los índices estimados superaron los observados en la mayoría de los grupos, lo que sugiere que hay especies aún no detectadas, especialmente de líquenes, donde los investigadores de nivel experto e intermedio no alcanzaron la estabilización de las curvas, lo que sugiere una mayor habilidad para identificar especies raras en comparación con el nivel inexperto. Esto se reflejó en las curvas de rarefacción, las cuales muestran gráficamente la importancia del nivel de experiencia para identificar la diversidad y la representatividad del muestreo de epífitas, sobre todo en el grupo de los líquenes, que es el de mayor dificultad taxonómica.

En las entrevistas, las orquídeas fueron las epífitas más reconocidas por la comunidad. Además, se encontró un ejemplar del género *Dimerandra* en la casa de una entrevistada, a pesar de no haber sido registrado durante muestreos previos (en el PNR el Vínculo no se han reportado orquídeas epífitas) (SIDAP & CVC, 2023). Esto revela una limitación potencial de los métodos estandarizados de muestreo cuando no integran el conocimiento comunitario, lo cual podría llevar a una representación inferior a la de la biodiversidad real (Huntigton, 2000; Berkes, 2009). Como señalan Danielsen *et al.* (2005), los métodos científicos convencionales pueden subestimar la biodiversidad si no incorporan el conocimiento local, especialmente en entornos complejos. En este caso, las viviendas aparecen como microhábitats que resguardan especies no detectadas con las metodologías científicas aplicadas (Clement *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2024). Se establece, así, el potencial de los jardines domésticos como espacios informales de conservación, con especies no registradas en los muestreos.

Por último, con las curvas de acumulación y rarefacción se comprobó que la experiencia del investigador tiene un impacto directo en la representatividad del muestreo y la estimación de la riqueza de todos los grupos evaluados, especialmente de los líquenes. Dado que los investigadores expertos detectaron el doble de riqueza que los de otros niveles, podría concluirse que un porcentaje muy alto de la diversidad se ignoraría en estudios ambientales que se aceptan porque cumplen con los requisitos de representatividad. Esto evidencia la necesidad de replantear la importancia de la experiencia en relación con la

precisión de los muestreos, además de considerar nuevas rutas (métodos de muestreo en biotopos, otros estimadores de diversidad, otros métodos para evaluar la representatividad, etc.) que permitan complementar posibles vacíos en estas investigaciones. Se recomienda usar otros métodos para evaluar la diversidad, más allá de la representatividad, por ejemplo, establecer líneas de base de distintos ecosistemas para compararlos con estudios futuros, de manera que se pueda contrastar la diversidad de especies en un determinado lugar. Con respecto a la presencia de especies raras y muy raras, las cuales aumentan con el estado de conservación del bosque, se podrían establecer umbrales indicadores de muestreos no exhaustivos. Por último, debe garantizarse que los muestreos de epifitas estén a cargo de personal capacitado para evitar la subestimación de la diversidad.

Agradecimientos

Al Instituto para la Investigación y la Preservación del Patrimonio Cultural y Natural del Valle del Cauca (INCIVA) por permitir la entrada al PNR el Vínculo.

Contribución de los autores

Todos los autores participaron por igual en el planteamiento del estudio, su escritura y su análisis.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., & Chevalier, R.** (2006). Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, *17*(3), 299-306. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)017\[0299:EOSTSR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)017[0299:EOSTSR]2.0.CO;2)
- Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA).** (2019). *Circular interna sobre supresión del trámite de levantamiento parcial de vedas. Circular No. 00016, 31 de diciembre de 2019.* <https://www.dropbox.com/scl/fi/i5b5jyctknto9by5s4w8u/CIRCULAR-INTERNA-No.-00016-ANLA-VEDAS.pdf?rlkey=5nj96u9m0m7gq35w4zhfsuxy0&e=1&st=4f7lclu&dl=0>
- Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA).** (s.f.). *Nuestros logros.* <https://www.anla.gov.co/evaluacion-de-licencias-ambientales/nuestros-logros-selaanla.gov.co>
- Berkes, F.** (2008). *Sacred Ecology* (2nd ed.). Routledge.
- Berkes, F.** (2009). Evolution of co-management: Role of knowledge generation, bridging organizations and social learning. *Journal of Environmental Management*, *90*(5), 1692-1702. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.12.001>
- Berkes, F., Colding, J., Folke, C.** (2003). *Navigating Social-Ecological Systems: Building Resilience for Complexity and Change.* Cambridge University Press.
- Bermúdez-Cavero, A. O., Bernat-Ponce, E., Gil-Delgado, J. A., López-Iborra, G. M., Rodríguez-Navarrete, I.** (2023). El efecto de los observadores y la estructura urbana en las estimaciones poblacionales en la tórtola turca (*Streptopelia decaocto*). *Caldasia*, *46*(2), 421-432. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v46n2.107168perfilesycapacidades.javeriana.edu.co>
- Boumans, M.** (2015). *Science Outside the Laboratory: Measurement in Field Science and Economics.* Oxford University Press.
- Carmona-Higueta, M. J., Mendieta-Leiva, G., Gómez-Díaz, J. A., Villalobos, F., Nunes Ramos, F., Costa Elias, J. P., Jiménez-López, D. A., Zuluaga, A., Holst, B. Kessler, M., Mathieu, G., Zizka, A., Zotz, G., Krömer, T.** (2023). Conservation status of vascular epiphytes in the Neotropics. *Biodiversity and Conservation*, *33*, 51-71 (2024). <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02730-8>
- Clement, C. R., Ferreira, M. J., Cassino, M. F., De Moraes, J. F.** (2024). Domestication of Amazonian landscapes. *Estudos Avançados*, *38*, 55-72. <https://doi.org/10.1590/s0103-40142024380104>
- Danielsen, F., Burgess, N. D., Balmford, A.** (2005). Monitoring matters: Examining the potential of locally-based approaches. *Biodiversity and Conservation*, *14*, 2507-2542. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-8375-0>

- Davison, J., Vasar, M., Sepp, S.-K., Oja, J., Al-Quraishy, S., Bueno, G., Cantero, J.J., Chimbiputo-Fabiano, E., Decocq, G., Fraser, L., Hiiesalu, I., Hozzein, W.N., Koorem, K., Moora, M., Mucina, L., Onipchenko, V., Öpik, M., Pärtel, M., Phosri, C., Semchenko, M., Vahter, T., Tedersoo, L., Zobel, M.** (2022). Dominance, diversity, and niche breadth in arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Ecology*, *103*, e3761. <https://doi.org/10.1002/ecy.3761>
- De Araujo, M. L. & Ramos, F. N.** (2021). Targeting the survey efforts: Gaps and biases in epiphyte sampling at a biodiversity hotspot. *Forest Ecology and Management*, *498*, 119544. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119544>
- Del Valle, G.** (2022). *Más de 400 especies de plantas y 35 de murciélagos, entre hallazgos de investigación del Inciva en el bosque seco tropical*. Gobernación del Valle del Cauca. <https://www.valledelcauca.gov.co/publicaciones/75751/mas-de-400-especies-de-plantas-y-35-de-murcielagos-entre-hallazgos-de-investigacion-del-inciva-en-el-bosque-seco-tropical/>
- Giordani, P. & Brunialti, G.** (2014). Sampling and interpreting lichen diversity data for biomonitoring purposes. En U. N. Rai (Ed.), *Biomonitoring of Air Pollution Using Lichens—Recent Advances* (pp. 19-46). Springer. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2181-4_2
- Gradstein, S. R., Nadkarni, N. M., Krömer, T., Nöske, N. M.** (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity. *Ecotropica*, *9*(1), 59-66.
- Haraway, D.** (2016). *Staying with the Trouble: Making Kin in the Chthulucene*. Duke University Press.
- Huntington, H. P.** (2000). Using traditional ecological knowledge in science: Methods and applications. *Ecological Applications*, *10*(5), 1270-1274. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[1270:UTEKIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1270:UTEKIS]2.0.CO;2)
- INCIVA.** (s.f.). *Parque Natural Regional El Vínculo - Buga*. INCIVA. <https://www.inciva.gov.co/patrimonios-turisticos---v2/parque-natural-regional-el-vinculo---buga>
- Johansson, D.** (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African Rain Forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, *59*, 1-129.
- Kaufmann, S., Weinrich, T., Hauck, M., Leuschner, C.** (2019). Vertical variation in epiphytic cryptogam species richness and composition in a primeval *Fagus sylvatica* forest. *Journal of Vegetation Science*, *30*(5), 881-892. <https://doi.org/10.1111/jvs.12767>
- Kor, L., Fernández-Lucero, M., Flórez, D. A. G., Dawson, T. P., Díazgranados, M.** (2023). Bridging local and scientific knowledge for area-based conservation of useful plants in Colombia. *AMBIO*, *53*(1), 309-323. <https://doi.org/10.1007/s13280-023-01890-2>
- Krasny, M. E. & Tidball, K. G.** (2009). Applying a resilience systems framework to urban environmental education. *Environmental Education Research*, *15*(4), 465-482. <https://doi.org/10.1080/13504620903003290>
- Lakićević, M. & Srđević, B.** (2018). Measuring biodiversity in forest communities – A role of biodiversity indices. *Contemporary Agriculture*, *67*(1), 65-70. <https://doi.org/10.2478/contagri-2018-0009>
- Martínez-Alier, J.** (2009). *El ecologismo de los pobres: Conflictos ambientales y lenguajes de valoración*. Icaria Editorial.
- Medina, E.** (2024). *Informe Licencia Ambiental – Cañas Gordas*. Colombia.
- Milena, M. M.** (2016). *Análisis espacio-temporal de uso del suelo en el valle geográfico del río Cauca en las últimas cuatro décadas* [Tesis de maestría, Universidad del Valle]. Biblioteca Digital Universidad del Valle. <https://hdl.handle.net/10893/33632>
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS).** (2019). *Circular MADS 8201-2-808 del 09 de diciembre de 2019 – Anexo*. <https://www.minambiente.gov.co/direccion-de-bosques-biodiversidad-y-servicios-ecosistemicos/levantamiento-de-veda-de-flora-silvestre/>
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS).** (2018). *Manual de compensaciones del componente biótico*. <https://www.minambiente.gov.co/documento-entidad/manual-de-compensaciones-del-componente-biotico/minambiente.gov.co>
- Morrison, L. W.** (2021). Nonsampling error in vegetation surveys: Understanding error types and recommendations for reducing their occurrence. *Plant Ecology*, *222*(5), 577–586. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01109-2>
- Morrison, L. W., Leis, S. A., DeBacker, M. D.** (2023). Observer error in grassland vegetation surveys: Effects on species diversity metrics and species–abundance relationships. *Journal of Plant Ecology*, *16*(2), 123-132. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtac123>
- Obermüller, F. A., Silveira, M., Salimon, C. I., Daly, D. C.** (2011). Epiphytic (including hemiepiphytes) diversity in three timber species in the southwestern Amazon, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, *21*(3), 565-575. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0196-4>

- Qiao, H., Orr, M. C., Hughes, A. C.** (2024). Measuring metrics: What diversity indicators are most appropriate for different forms of data bias? *Ecography*, 47(1), e06543. <https://doi.org/10.1111/ecog.06543>
- Ramírez-Morán, N. A., León-Gómez, M., Lücking, R.** (2016). Uso de biotipos de líquenes como bioindicadores de perturbación en fragmentos de bosque altoandino (Reserva Biológica “Encenillo”, Colombia). *Caldasia*, 38(1), 31-52. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v38n1.57821ingentaconnect.com+2perfilesycapacidades.javeriana.edu.co+2researchgate.net+2>
- Richardson, P. J., MacDougall, A. S., Stanley, A., Kaye, T. N., Dunwiddie, P. W.** (2012). Inversion of plant dominance-diversity relationships along a latitudinal stress gradient. *Ecology*, 93(7), 1431-1438. <https://doi.org/10.1890/11-1570.1>
- Sharashy, O.** (2022). Application of Shannon and Simpson Diversity Index to study plant biodiversity on coastal rocky ridges habitats with reference to census data in the Ras El-Hekma and Omayed area on the western coastal region of Egypt. *Journal of Pure & Applied Sciences*, 21(1), 41-45.
- SIDAP & CVC.** (2023). *Parque Natural Regional El Vínculo*. SIDAP Valle del Cauca. <https://sidap.cvc.gov.co/es/areas-protegidas/pnr-el-vinculo>
- Sinha, D., Borkataky, M., Chowardhara, B., Nath, R.** (2024). Taxonomy of Lichen. In *Taxonomy of Lichen* (pp. 21-37). <https://doi.org/10.1002/9781394190706.ch3>
- Sistema de Información sobre Biodiversidad (SIB) Colombia.** (2023). *Compromiso de los tomadores de decisiones, basado en las colecciones biológicas, para salvar epífitas globalmente amenazadas en Colombia*. <https://biodiversidad.co/comunidad/proyectos/bid/epifitas/>
- Suárez-Parra, K. V., Cély-Reyes, G. E., Forero-Ulloa, F. E.** (2016). Validación de la metodología Corine Land Cover (CLC) para determinación espacio-temporal de coberturas: caso microcuena de la quebrada Mecha (Cómbita, Boyacá), Colombia. *Revista Facultad de Ingeniería*, 25(44), 9-17. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49148412001>
- Toledo, V. M. & Barrera-Bassols, N.** (2008). *La memoria biocultural: La importancia ecológica de las sabidurías tradicionales*. Icaria Editorial.
- Uribe, J. & Gradstein, S. R.** (2024). Estado del conocimiento de la flora de hepáticas de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(87), 315-318. [https://doi.org/10.18257/raccefyn.23\(87\).1999.2909raccefyn.co](https://doi.org/10.18257/raccefyn.23(87).1999.2909raccefyn.co)
- Wang, D., Xu, P.-Y., An, B.-W., Guo, Q.-P.** (2024). Urban green infrastructure: Bridging biodiversity conservation and sustainable urban development through adaptive management approach. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1352269>

Artículo original

Respuesta del ensamblaje de algas fitoperifíticas a la introducción de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en quebradas andinas

Response of phytoplanktonic algal assemblages to the introduction of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Andean streams

Adriana Marcela Forero-Céspedes*, Francisco Antonio Villa-Navarro

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

Resumen

En los ecosistemas dulceacuícolas, la introducción de especies exóticas se convierte en un problema a largo plazo, pues altera el flujo de materia y energía en las comunidades bióticas. Los efectos de los organismos introducidos en los ecosistemas acuáticos dependen de la magnitud de las interacciones que suceden entre las especies nativas y las introducidas. Dichas interacciones son complejas y poco se han estudiado en la región andina colombiana. Por tal razón, en el presente estudio se analizaron las variaciones en el ensamblaje de la comunidad de algas fitoperifíticas en quebradas con y sin la presencia de *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) y bajo diferentes tipos de cobertura vegetal (bosques frente a pastos y cultivos). Se registró una densidad total de 119.600 organismos/cm³ distribuidos en cuatro filos, seis clases, 22 órdenes, 31 familias y 41 géneros. Se evaluaron cuatro tratamientos, de los cuales los tratamientos tres y cuatro registraron las mayores densidades de perifiton. La división Bacillariophyta se encontró en los cuatro tratamientos evaluados. No se evidenciaron diferencias significativas entre los tratamientos frente a la presencia de trucha arcoíris en las quebradas. El presente estudio presenta información base sobre la influencia de la introducción de *O. mykiss* en la comunidad de algas fitoperifíticas en quebradas andinas.

Palabras clave: Ensamblaje; Algas fitoperifíticas; Trucha arcoíris; Quebradas andinas.

Abstract

In freshwater ecosystems, introducing exotic species has been a long-term problem, altering the flow of matter and energy in biotic communities. The effects of introduced organisms on aquatic ecosystems depend on the magnitude of the interactions between native and introduced species. Such interactions are complex and have been little studied in the Colombian Andean region. In this context, our study analyzed variations in the assembly of phytoplanktonic algal communities in streams with and without *Oncorhynchus mykiss* (rainbow trout) and under different types of vegetation cover (forests versus pastures and crops). A total density of 119,600 organisms/cm³ was recorded, distributed across four phyla, six classes, 22 orders, 31 families, and 41 genera. Of the four treatments evaluated, treatments three and four recorded the highest periphyton densities, with the Bacillariophyta division being the most present in all four treatments evaluated. No significant differences were found between treatments regarding the presence of rainbow trout in the streams. This study presents baseline information on the influence of the introduction of *O. mykiss* on the phytoplanktonic algal community in Andean streams.

Keywords: Assembly; Phytoplanktonic algae; Rainbow trout; Andean streams.

Citación: Forero-Céspedes AM & Villa-Navarro FA. Respuesta del ensamblaje de algas fitoperifíticas a la introducción de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en quebradas andinas. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):416-424, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.3211>

Editor: Arturo Acero

***Correspondencia:**

Adriana Marcela Forero Céspedes;
adrianam@ut.edu.co

Recibido: 22 de abril de 2025

Aceptado: 5 de febrero de 2026

Publicado en línea: 19 de marzo de 2026



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

Introducción

En las comunidades bióticas el perifiton es un componente fundamental de los procesos de transferencia de energía a través de las cadenas tróficas, el ciclo de nutrientes y la productividad primaria (Montoya-Moreno & Aguirre, 2013; Martínez-Cuesta & Mosquera-Murillo, 2022). Asimismo, las algas fitoperifíticas cumplen un papel fundamental en las redes tróficas de los ecosistemas acuáticos debido a que son la base alimenticia de varios grupos de insectos acuáticos y de algunas especies de peces (Ramírez-Restrepo *et al.*, 2022a). La composición y la estructura de las algas fitoperifíticas pueden verse influenciadas por el tipo de sustrato, el estado trófico del agua y las alteraciones naturales o antrópicas que presenten las corrientes de agua (Godoy-Lozada & Peláez-Rodríguez, 2020; Ramírez-Restrepo *et al.*, 2022a), ya que conforman una comunidad rica en especies con distintos perfiles de tolerancia ambiental, lo que puede reflejarse en cambios estructurales y funcionales que dependen de las variaciones ambientales del ecosistema (Vilhes *et al.*, 2016), y responden rápidamente a diferentes tensores ambientales (Huertas *et al.*, 2019).

Los ecosistemas acuáticos neotropicales se han visto afectados por la introducción de especies (Taborda *et al.*, 2022) que pueden impactar los ecosistemas de diferentes maneras, afectando la disponibilidad de nutrientes, el flujo de energía a través de las redes alimentarias y la disponibilidad o calidad de los recursos físicos, incluido el hábitat (Crooks, 2002). En Colombia, *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) fue introducida en 1939 para el poblamiento de los ecosistemas acuáticos de aguas dulces de la zona andina (Pineda *et al.*, 2004), donde se ha convertido en la especie íctica dominante (Jiménez-Segura *et al.*, 2016). Ello también ha afectado el ensamblaje de otros organismos diferentes a los peces. Por ejemplo en los ecosistemas lacustres tropicales de alta montaña, la trucha arcoíris ha producido efectos en la estructura del zooplancton y fitoplancton, así como en la riqueza de algas (Herrera-Martínez *et al.*, 2017). En las quebradas andinas del Ecuador, la presencia de *O. mykiss* se ha relacionado con la disminución de la biomasa de algas (Vimos *et al.*, 2015). Asimismo, Alexiades *et al.* (2022) encontraron que su introducción podría tener implicaciones en la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas dulceacuícolas andinos.

En Colombia hay pocos estudios sobre los efectos de *O. mykiss* en el ensamblaje del fitoperifiton en quebradas andinas. Por tal razón, en el presente estudio nos planteamos el objetivo de evaluar cómo varía el ensamblaje de la comunidad de algas fitoperifíticas en quebradas con y sin presencia de *O. mykiss* y con diferente cobertura vegetal (bosque vs. pastos vs. cultivos).

Materiales y métodos

Área de estudio

Los sitios de estudio se localizan en el flanco oriental de la cordillera Central, en el departamento de Tolima (Colombia), cuenca alta del río Magdalena. Cada quebrada fue muestreada una vez entre agosto y septiembre de 2019 y enero y marzo de 2020 en el período de bajas lluvias según los registros de los últimos 30 años tomados por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM). Se muestrearon 13 quebradas en las que se determinó el porcentaje de cobertura en una zona de amortiguamiento de 100 m de radio alrededor del límite aguas arriba del tramo muestreado. Se utilizó la metodología del Corine Land Cover con imágenes satelitales de SAS Planet de 2016 y píxel de cinco metros.

Las trece quebradas seleccionadas se asignaron a cuatro tratamientos (Tabla S1, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3211/5311>): el tratamiento 1 incluyó la cobertura boscosa y la presencia de *Astroblepus micrescens* y/o *Astroblepus trifasciatus* en cuatro quebradas; el tratamiento 2 comprendió la cobertura de pastos y cultivos y presencia de *A. micrescens* en una quebrada; el tratamiento 3 integró la cobertura boscosa y presencia de *O. mykiss*, *A. micrescens* o *A. trifasciatus* en cuatro quebradas, y el tratamiento 4 incluyó la cobertura de pastos y cultivos y la presencia de *O. mykiss* y *A. micrescens*

en cuatro quebradas. Debido a la emergencia del Covid-19 en 2020 y las políticas que el gobierno nacional estableció durante este tiempo, hubo que suspender las salidas de campo programadas para completar el número de quebradas del tratamiento dos.

Metodología de campo y laboratorio

Las muestras de perifiton se recolectaron en hábitats de rápidos, seleccionando al azar seis rocas con un diámetro medio de $20,0 \pm 5,0$ cm que se rasparon y lavaron con agua destilada hasta completar un área de muestra de $48,3$ cm² (Lowe & LaLiberte, 2017). Se combinaron las seis muestras en una sola por estación, que luego se almacenó en una botella de plástico oscura y se preservó con una solución Transeau (seis partes de agua, tres partes de etanol al 90 % y una parte de formol al 37 %) (American Public Health Association - APHA, 2012). Se repitió el mismo proceso de recolección de una muestra para calcular la biomasa de algas (medida como clorofila *a*) y la biomasa de perifiton (medido como peso seco libre de cenizas, PSLC). Las muestras de perifiton se filtraron al vacío *in situ* usando filtros de fibra de vidrio Whatman Millipore previamente calcinados (1 h a 500 °C). Después de este proceso todos los filtros fueron inmediatamente congelados y almacenados.

En el laboratorio los filtros se secaron durante 24 h a 105 °C para obtener el PSLC, luego se pesaron y se calcinaron en una mufla durante 1 h a 500 °C, y se volvieron a pesar. La concentración de clorofila *a* se midió siguiendo la metodología de Steiman *et al.* (2017). El conteo y la determinación del material biológico se hizo con un microscopio invertido OLYMPUS CKX41 (40X), usando una cámara de conteo Sedgwick-Rafter (SR). Para la cuantificación de organismos se revisó la totalidad del área de la placa de cuantificación Sedgwick-Rafter. La densidad total de organismos se presentó como individuos/cm². Para la determinación taxonómica se siguieron las claves y descripciones de Ramírez (2000), Wehr y Sheath (2003), Bicudo y Carlos (2006) y Bellinger y Sigee (2015). Además, la determinación taxonómica de las algas perifíticas se confirmó en la base de datos electrónica Algaebase (Guiry & Guiry, 2019) y Diatombase (Kociolek *et al.*, 2019).

Análisis de datos

En los cuatro tratamientos se compararon la riqueza de perifiton, el peso seco libre de ceniza (PSLC) y la clorofila *a* con una prueba de Kruskal Wallis debido a la ausencia de normalidad en la prueba de Shapiro-Wilks (Santiago & Ramírez, 2023). Se utilizó una ordenación de escala multidimensional no métrica (NMDS) para evaluar las diferencias en la densidad del perifiton por tratamiento. La ordenación NMDS se implementó utilizando la función metaMDS en el paquete vegan (Oksanen *et al.*, 2020), con el índice Bray-Curtis. Se hicieron pruebas post-hoc por pares con la función pairwiseAdonis del paquete pairwiseAdonis (Martinez, 2017).

Para medir la diversidad a nivel de tratamiento se utilizaron los números de Hill (Moreno *et al.*, 2011), para lo cual se efectuaron el análisis de rarefacción y la extrapolación del perifiton usando el número efectivo de especies para los órdenes de diversidad $q=0$, $q=1$ y $q=2$, con el fin de determinar diferencias en la diversidad de especies entre tratamientos (Chao *et al.*, 2014), utilizando el programa estadístico R versión 4.1.1 (R Core Team, 2021) y las librerías Vegan y iNEXT (R Development Core Team, 2021). Para evaluar la variabilidad de densidad del perifiton y la densidad de la división Bacillariophyceae, en los tratamientos uno, tres y cuatro se hicieron regresiones de efectos mixtos con el paquete lme4 (Bates *et al.*, 2015) para la familia de distribuciones de Poisson.

Se hicieron análisis separados por tratamiento y se incluyeron la identidad de quebradas y el sustrato como factores aleatorios, pues no había interés en evaluar la contribución de las quebradas o sustratos individuales muestreados. El tratamiento dos se excluyó porque solo se pudo muestrear una quebrada y no se tenían los suficientes datos para correr el modelo. La significación del efecto principal se estimó mediante la prueba de χ^2 al cuadrado Wald tipo II en el paquete car (Fox & Weisberg, 2011). Se hicieron comparaciones post hoc por pares de Tukey, con el fin de evaluar qué factor había influido más en las densidades por tratamiento, utilizando el paquete lsmeans (Lenth, 2016). El ajuste del modelo se evaluó mediante el criterio de información de Akaike (AIC), el cual compara varios modelos y

selecciona el que mejor provea un ajuste adecuado de los datos (Gutiérrez-Fonseca *et al.*, 2018). El mejor modelo se seleccionó con base en el peso AIC, que calcula la probabilidad relativa del modelo (Gutiérrez-Fonseca *et al.*, 2018).

Resultados

Se obtuvo una densidad total de 119.600 organismos/cm³ distribuidos en cuatro filos, seis clases, 22 órdenes, 31 familias y 41 géneros (Tabla S2, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3211/5311>). Los tratamientos tres y cuatro registraron las mayores densidades de perifiton (Figura 1). La división Bacillariophyta se encontró en los cuatro tratamientos evaluados y registró la mayor densidad relativa en los tratamientos uno, dos y tres. Asimismo, la división cianobacteria se encontró en todos los tratamientos, registrándose la mayor densidad en el tratamiento cuatro. Charophyta y Chlorophyta se encontraron solamente en los tratamientos tres y cuatro, registrándose las mayores densidades relativas en el tratamiento cuatro (Figura 2). La riqueza del perifiton no fue

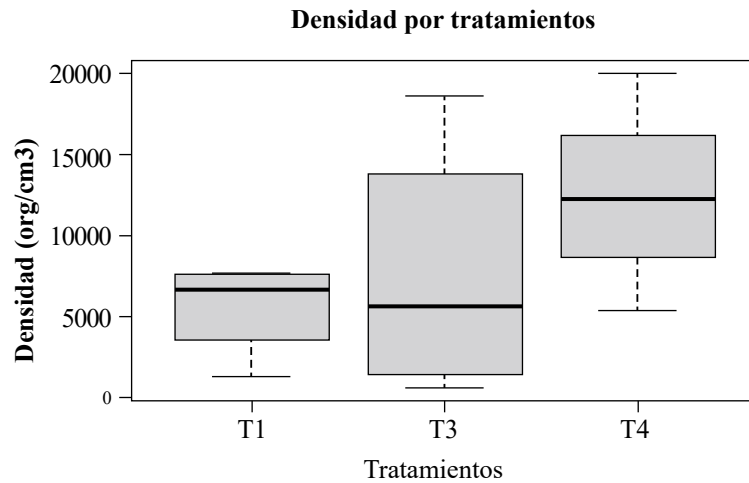


Figura 1. Densidad de perifiton por tratamientos

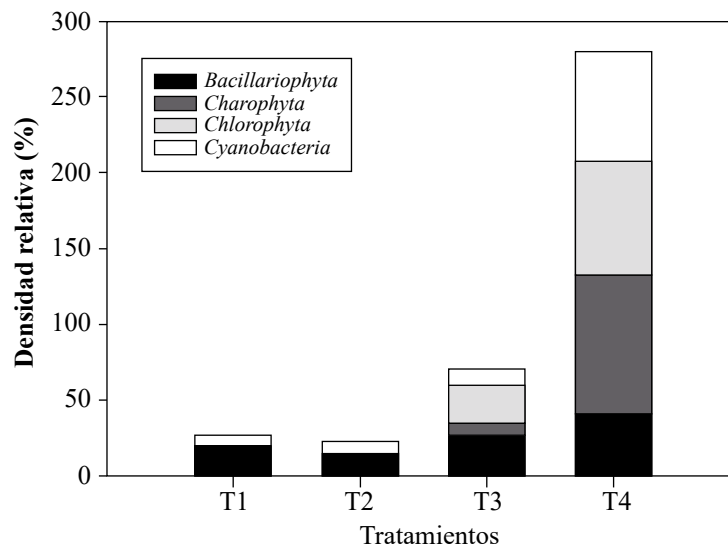


Figura 2. Densidad relativa de las divisiones del perifiton presentes en los cuatro tratamientos

significativamente diferente entre tratamientos ($F= 0,73$, $p=0,50$). El tratamiento cuatro registró la riqueza más alta (**Figura 3**) y la división Bacillariophyta el mayor número de géneros en todos los tratamientos (**Tabla 1**).

La prueba de nMDS de la densidad de perifiton mostró superposición entre los tratamientos uno y tres (estrés nMDS=0,11) (**Figura 4**). El análisis PERMANOVA confirmó que no había diferencias estadísticamente significativas en la densidad del perifiton entre los tratamientos ($F=0,88$, $p= 0,06$). A partir de la extrapolación del número de especies (0D) por tratamiento, se determinó que el tratamiento cuatro (47 géneros) registró el valor más alto de riqueza. A partir del número de especies típicas o comunes (1D) se evidenció que el tratamiento uno obtuvo el mayor registro. Con respecto al número de especies dominantes (2D), el valor más elevado se registró en el tratamiento uno (**Figura 5**).

No se encontraron diferencias significativas en la biomasa de la biopelícula entre tratamientos, registrándose los valores más altos en los tratamientos dos y cuatro. Tampoco se encontraron diferencias estadísticas en la clorofila *a* entre tratamientos, registrándose los valores más altos en el uno y el cuatro (**Tabla 2**).

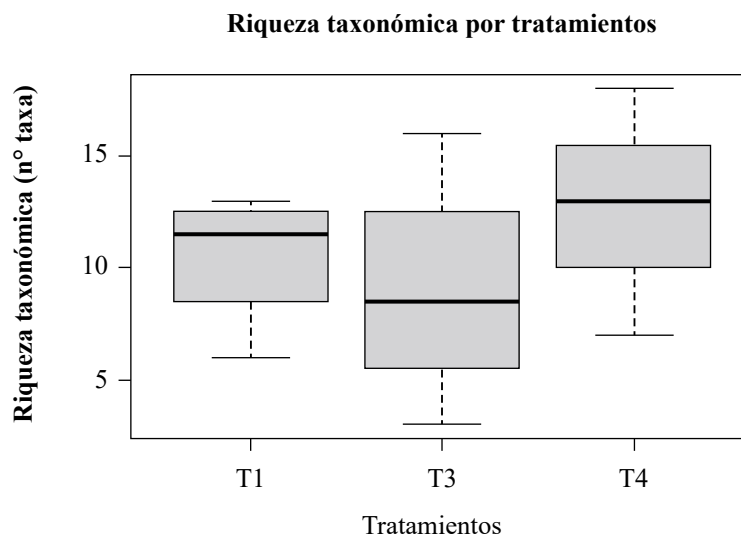


Figura 3. Riqueza del perifiton por tratamientos

Tabla 1. Número de géneros de perifiton encontrados por tratamiento

Tratamiento	División	Número de géneros
1	Bacillariophyta	20
	Cyanobacteria	3
2	Bacillariophyta	8
	Cyanobacteria	3
3	Bacillariophyta	17
	Charophyta	2
	Chlorophyta	1
	Cyanobacteria	5
4	Bacillariophyta	18
	Charophyta	3
	Chlorophyta	2
	Cyanobacteria	6

Los modelos con los más bajos AIC explicaron la variación de la abundancia y la riqueza del perifiton (**Tabla 3**). Los modelos para la densidad del perifiton mostraron que la clase, el pH, la saturación de oxígeno y el peso seco libre de ceniza (PSLC) tuvieron un efecto positivo en la densidad (**Tabla S3**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/3211/5311>). El modelo para la densidad de Bacillariophyceae en el tratamiento uno evidenció que los géneros y el PSLC tuvieron un efecto positivo. Asimismo, el modelo para el tratamiento tres mostró que los géneros también tuvieron un efecto positivo y el modelo para el tratamiento cuatro reveló que los géneros y el pH tuvieron un efecto positivo en la densidad de Bacillariophyceae (**Tabla S4**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/3211/5311>).

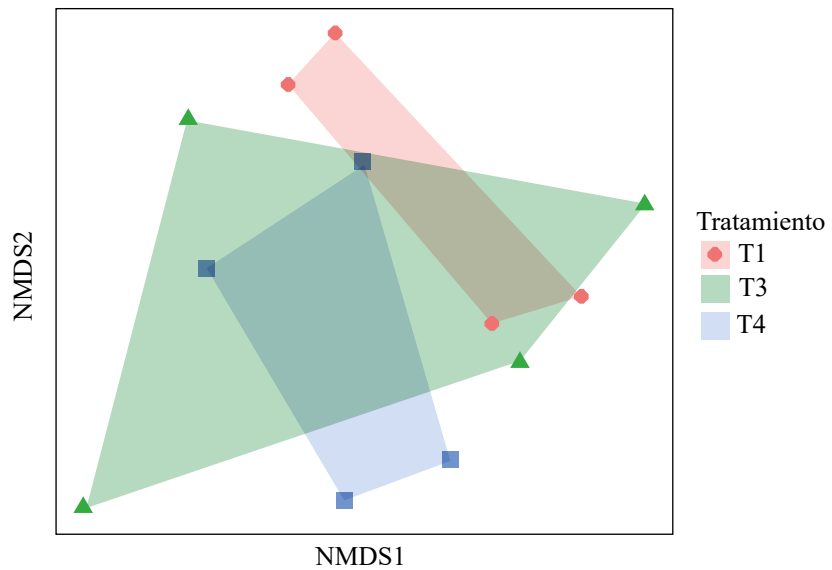


Figura 4. Análisis nDMS (escala no métrica multidimensional) de la densidad del perifiton por tratamientos

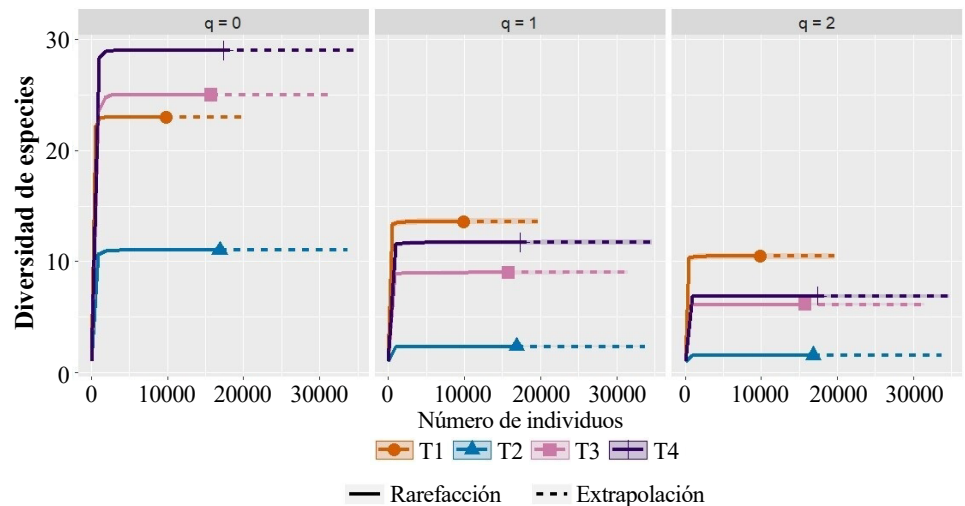


Figura 5. Número efectivo de especies de orden $q=0$ (0D), $q=1$ (1D) y $q=2$ (2D) de los tratamientos evaluados

Tabla 2. Media \pm desviación estándar del peso seco libre de ceniza (PSLC) y la clorofila *a* por tratamientos

Variable	T1	T2*	T3	T4	H	p
PSLC	3,3 \pm 1,0	4,2	3,6 \pm 0,6	4,1 \pm 1,7	11	0,44
Clorofila <i>a</i>	597,0 \pm 6,83	139,3	482,6 \pm 260,1	572,1 \pm 232,0	9,6	0,38

Tabla 3. Resultado de modelos AIC (Akaike's Information Criteria) para la densidad del perifiton y de Bacillariophyceae en los tratamientos unos, tres y cuatro

Variable Respuesta	Tratamiento	Parámetros del modelo	AICc	Delta AICc	Peso
Densidad del perifiton	1	Densidad \sim Clase + pH + Oxígeno + PSLC + (1 quebrada)	621,40	0,00	0,33
	3	Densidad \sim Clase + pH + Oxígeno + PSLC + (1 quebrada)	541,90	0,00	0,33
	4	Densidad \sim Clase + pH + Oxígeno + PSLC + (1 quebrada)	822,8	0,00	0,33
Densidad de Bacillariophyceae	1	Densidad \sim Género + PSLC + (1 quebrada)	407,50	0,00	0,55
	3	Densidad \sim Género + (1 quebrada)	310,0	0,00	0,98
	4	Densidad \sim Género + pH + (1 quebrada)	406,00	0,00	0,56

Discusión

La división Bacillariophyta fue la de mayor abundancia y riqueza en todos los tratamientos. Estos organismos usualmente son abundantes en los ecosistemas lóticos (**Huertas *et al.*, 2019**) y poseen estrategias y estructuras mucilaginosas que les permiten soportar la presión del caudal (**Gordillo-Guerra *et al.*, 2021**). Asimismo, prefieren el sustrato de roca, ya que les ofrece estabilidad y les permite obtener más intensidad lumínica (**Ramírez-Restrepo *et al.*, 2022a**). La división Cyanobacteria también estuvo presente en todos los tratamientos evaluados, lo que podría estar relacionado con la amplia distribución ecológica y geográfica de este grupo asociada a la versatilidad de su metabolismo y a varias adaptaciones estructurales y enzimáticas (**Ramírez-Restrepo *et al.*, 2022b**). La gran abundancia de organismos de Chlorophyta y Charophyta en el tratamiento cuatro se relacionaría con las corrientes, que llevan gran cantidad de materia orgánica y tienen baja mineralización (**Pinilla, 1998**).

En la nMDS no se reflejaron diferencias en la densidad del perifiton, lo que muestra que el tipo de cobertura o la presencia de la trucha no cambió de manera significativa la densidad del perifiton. Una mayor riqueza y diversidad de perifiton también se registró en los tratamientos tres y cuatro. La colonización de estos organismos se ve favorecida por el caudal, los nutrientes y la intensidad de la luz en las quebradas evaluadas (**Ramírez-Restrepo *et al.*, 2022**).

El pH, el oxígeno y el peso seco libre de ceniza (PSLC) ejercen una gran influencia en la densidad del perifiton y de los organismos pertenecientes al grupo Bacillariophyceae, los cuales son muy sensibles a las condiciones ambientales y a la química del agua, pues estas variables pueden afectar su fisiología, así como su ensamblaje en los cuerpos de agua (**Martínez-Cuesta & Mosquera-Murillo, 2022**).

Conclusiones

El ensamblaje de la comunidad de algas fitoperifíticas en las quebradas evaluadas no presentó una variación importante relacionada con la presencia de la trucha arcoíris. La división Bacillariophyta fue la más abundante en todos los tratamientos evaluados, evidenciando su gran capacidad para soportar los cambios en los cuerpos lóticos. Nuestro estudio presenta información base sobre la influencia de la introducción de *O. mykiss* en la comunidad de algas fitoperifíticas en quebradas andinas colombianas, por lo que se recomienda hacer estudios posteriores a largo plazo que permitan considerar la variación temporal en el establecimiento y la mitigación de los efectos de la introducción de especies invasoras en los ecosistemas acuáticos.

Información suplementaria

Ver información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3211/5311>

Agradecimientos

Los autores agradecen al Grupo de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima, y a Víctor Manuel Morales, Heriberto Valencia, Mayra Rojas, Kelly Huertas, José Luis Lozano, Mario Daza, María Cadena y Chabelí Villabón por su apoyo en campo. AMFC agradece al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación (convocatoria 755 de 2016 para la Formación de Capital Humano de Alto Nivel para el Departamento del Tolima-Colombia) por la financiación de este trabajo.

Contribución de los autores

AMFC: trabajo de campo, determinación de las muestras, análisis de datos e interpretación de los resultados, y redacción del manuscrito; **FAVN:** supervisión continua del trabajo de investigación en campo y en el laboratorio y corrección del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- American Public Health Association (APHA).** (2012). *Standard methods for the examination of water and wastewater* (22th ed) (Editores: E. W. Rice, R. B. Baird, A. D. Eaton and L. S. Clesceri). American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) and Water Environment Federation (WEF)
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B.M., Walker, S.** (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67,1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bellinger, E. & Sigee, D.** (2015). *Freshwater algae: identification and use as bioindicators*. John Wiley.
- Bicudo, C. & Menezes, M.** (2006). Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições. São Carlos, SP: RiMa.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Colwell, R. K., Ellison, A. M.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67.
- Godoy-Lozada D. & Peláez-Rodríguez, M.** (2020). Diversidad y distribución de la comunidad fitoperifítica presente en un río andino amazónico y su relación con variables ambientales. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 437-451. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1098>
- Gordillo-Guerra, J. G., López-Delgado, E. O., Parra-Trujillo Y. T., Reinoso-Flórez, G.** (2021). Composición y estructura de la comunidad de algas perifíticas del río Alvarado y algunos tributarios (Tolima, Colombia). *Revista Facultad De Ciencias Básicas*, 16(1), 31–42. <https://doi.org/10.18359/rfcb.4870>

- Guiry, M. & Guiry, G.** (2019). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland. <http://www.algaebase.org>
- Gutiérrez-Fonseca, P. E., Ramírez, A., Pringle, C. M.** (2018). Large-scale climatic phenomena drive fluctuations in macroinvertebrate assemblages in lowland tropical streams, Costa Rica: The importance of ENSO events in determining long-term (15y) patterns. *PLoS ONE*, 13(2): e0191781. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191781>
- Kociolek, J., Balasubramanian, K., Blanco, S., Coste, M., Ector, L., Liu, Y., Kulikovskiy, M., Lundholm, N., Ludwig, T.** (2019). DiatomBase. <http://www.diatombase.org>
- Herrera-Martínez, Y., Paggi, J., García, C.** (2017). Cascading effect of exotic fish fry on plankton community in a tropical Andean high mountain lake: a mesocosm experiment. *Journal of Limnology*, 76 (2). <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1488>
- Huertas-Farías, K., Tatiana-Parra, Y., Reinoso, G.** (2019). Aspectos ecológicos de la comunidad fitoperifítica en el río Anchique, cuenca andina colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 43(166), 98–107. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.722>
- Lenth, R. V.** (2016) Least-squares means: the R package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69(1), 1–33.
- Lowe, R. L. & LaLiberte, G. D.** (2017). Benthic stream algae: Distribution and structure. En: Hauer, F. R. & G. A. Lamberti (Eds). *Methods in Stream Ecology* (193-222), volume 1: Ecosystem Structure. Tercera Edición. Elsevier.
- Martínez, A. P.** (2017). pairwiseAdonis: pairwise multilevel comparison using Adonis. R package version version 0.4.
- Martínez-Cuesta, L. M. & Mosquera-Murillo, Z.** (2022). Variación espacial de la comunidad de algas del perifiton en quebradas de la cuenca del río San Juan, Chocó, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 46(178), 192-205. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1593>
- Montoya-Moreno, Y. & Aguirre, N.** (2013). Estado del arte del conocimiento sobre perifiton en Colombia. *Revista Gestión y Ambiente*, 16 (3), 91-117.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N.** (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1249-1261.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P., O'Hara, R.B., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H.** (2020). Package “vegan”. R package version 2.5-7. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>
- Pinilla, G.** (1998). *Indicadores biológicos en ecosistemas acuáticos continentales de Colombia*. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Centro de Investigaciones.
- Ramírez, J.** (2000). *Fitoplancton de agua dulce: bases ecológicas, taxonómicas y sanitarias*. Universidad de Antioquia.
- Ramírez-Restrepo, J.J., Montoya-Moreno, Y., Roldán-Pérez, G.** (2022a). Cap. 15: Ensamble de perifiton. pp 449- 469. En: G. Roldán Pérez, J.J. Ramírez Restrepo. *Fundamentos de limnología neotropical*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Colección Julio Carrizosa Valenzuela No. 18).
- Ramírez-Restrepo, J.J., Bustamante-Gil, C., Hernández-Atilano, E., López-Muñoz, M. T., Medina-Tombé, M. F., Palacio-Betancur, H. M.** (2022b). Cap. 14: El ensamble fitoplanctónico. En: G. Roldán Pérez, J.J. Ramírez Restrepo. *Fundamentos de limnología neotropical*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Colección Julio Carrizosa Valenzuela No. 18).
- Santiago-Vera, J. & Ramírez, A.** (2023). Meiofauna in tropical montane streams: Biotic and abiotic factors regulating communities. *Acta Biológica Colombiana*, 28(2), 229-238.
- Steinman A. D., Lamberti, G. A., Leavitt, P. R., Uzarski, D. G.** (2017). Biomass and pigments of benthic algae. En: Hauer, F. R. & G. A. Lamberti (Eds). *Methods in Stream Ecology, volume 1: Ecosystem Structure* (pp. 223-241), Tercera Edición. Elsevier.
- Vilches C., Casco M. A., Giorgi A.** (2016). El perifiton como indicador de contaminación difusa: El caso de la cuenca superior del río Reconquista (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 51 (4): 579-95. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4.16335>

Artículo original

Primer registro de *Passiflora smilacifolia* J.M.MacDougal (Passifloraceae: Decaloba: Decaloba) en Colombia

First record of *Passiflora smilacifolia* J.M.MacDougal (Passifloraceae: Decaloba: Decaloba) for Colombia

David Lozano-Cifuentes^{1,2,*}, Jeniffer Díaz-Rodríguez^{2,3}, Eliana Parra¹,
Esteban Rojas-Mejía¹, Natalia Romero-Álvarez¹

¹Programa de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

²Parques Nacionales Naturales de Colombia – Dirección Territorial Orinoquía, Villavicencio, Colombia

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

Resumen

Con más de 181 especies en Colombia, *Passiflora* (Passifloraceae) es uno de los géneros ornamentales más ricos del Neotrópico. En este estudio documentamos la expansión de la distribución nororiental de *Passiflora smilacifolia* con dos registros confirmados en las selvas húmedas de los municipios de Belén de los Andaquíes, Caquetá, y La Macarena, Meta. Hicimos una descripción morfológica detallada y aportamos imágenes de alta resolución, atributos ecológicos clave y un mapa de distribución actualizado para esta especie que previamente solo se conocía de Ecuador. Realizamos un contraste morfológico con *Passiflora cuspidifolia* para resolver confusiones de identificación. Dada la limitada información disponible sobre el estado de conservación de *P. smilacifolia* y la alta susceptibilidad de su hábitat a amenazas como la agricultura y la extracción ilegal de flora y fauna, sugerimos formalmente su inclusión en la Lista Roja de la UICN bajo la categoría de Datos Insuficientes (DD).

Palabras clave: Amazonía oriental; Biodiversidad; Conservación; Cordillera Oriental; Flor de la pasión; Sección Decaloba.

Abstract

With over 181 species in Colombia, *Passiflora* (Passifloraceae) is one of the richest ornamental genera in the Neotropics. In this study, we documented the north-eastern range expansion of *Passiflora smilacifolia*, with two confirmed records in the humid rainforests of the municipalities of Belén de los Andaquíes (Caquetá) and La Macarena (Meta). We provide a detailed morphological description, high-resolution images, key ecological attributes, and an updated distribution map for this species, which was previously only known to occur in Ecuador. A morphological comparison with *Passiflora cuspidifolia* is presented to resolve identification confusion. Given the limited information available regarding the conservation status of *P. smilacifolia* and the high susceptibility of its habitat to threats such as agriculture and the illegal extraction of flora and fauna, we formally suggest its inclusion in the IUCN Red List under the category of Data Deficient (DD).

Keywords: Biodiversity; Conservation; Cordillera Oriental; Eastern Amazon; Passionflower; Section Decaloba.

Introducción

Entre los géneros de la familia Passifloraceae distribuidos en regiones tropicales y templadas, tres están presentes en Colombia y Ecuador: *Ancistrothyrsus* Harms., *Dilkea* Mast., y *Passiflora* L. (Hernández & Bernal, 2000). El género *Passiflora* comprende cerca de 700 especies a nivel mundial, de las cuales aproximadamente el 40 % se concentra en Colombia y Ecuador, considerados los principales centros de diversidad de este grupo

Citación: Lozano-Cifuentes D, et al. Primer registro de *Passiflora smilacifolia* J.M.MacDougal (Passifloraceae: Decaloba: Decaloba) en Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):425-433, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3593>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Juan David Lozano Cifuentes;
jdlozanoci@ut.edu.co

Recibido: 27 de noviembre de 2025

Aceptado: 10 de febrero de 2026

Publicado en línea: 15 de abril de 2026



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

(Aguirre-Morales *et al.*, 2015; Kuethe, 2024; Boza, 2025). En Colombia se han registrado alrededor de 181 especies de *Passiflora* silvestres y cultivadas (Cárdenas & Ocampo, 2024; Ocampo *et al.*, 2025). Estas especies se distribuyen en las cinco regiones naturales del país, aunque la mayor concentración se encuentra en la región andina (Ocampo *et al.*, 2007). No obstante, el conocimiento sobre el género *Passiflora* en la región de la Orinoquia sigue siendo limitado, lo que resalta la necesidad de ampliar los estudios taxonómicos y ecológicos en esta zona.

En diversos estudios sobre diversidad vegetal y ecosistemas regionales (Infante-Betancour & Rangel-Ch, 2018; Zarate *et al.*, 2018) se ha confirmado que los bosques del piedemonte y la serranía en el departamento del Meta, en los municipios de La Macarena, Mesetas, Puerto Concordia, Puerto Rico, San Juan de Arama y Vista Hermosa, albergan comunidades de plantas con claras afinidades andino-amazónicas debido a la influencia del piedemonte de la cordillera Oriental, un factor que determina patrones distintivos de clima, hidrología y conectividad biológica, facilitando el encuentro de especies de afinidades andinas, amazónicas y orinocenses (Guhl-Samudio *et al.*, 2024).

Según Zárate *et al.* (2018), en el municipio de La Macarena confluyen bosques húmedos de tierra firme, bosques inundables y sabanas amazónicas que, debido a la baja altitud relativa del área (con muchas formaciones por debajo de los 800 m s. n. m.), presentan características típicas de la Amazonía, aunque con particularidades locales asociadas al levantamiento precámbrico del macizo. Asimismo, los depósitos sedimentarios y marcados gradientes altitudinales generan una rica variedad de microhábitats y corredores de intercambio genético (Zárate *et al.*, 2018; Guhl-Samudio *et al.*, 2024), incrementando la heterogeneidad ecológica y consolidando La Macarena como un laboratorio natural donde el género *Passiflora* presenta una riqueza de aproximadamente 15 especies (Hernández & Bernal, 2000). La adición de *Passiflora smilacifolia* J.M.MacDougal a la flora colombiana era dudosa debido a la errónea identificación de ejemplares y a su confusión con *Passiflora cuspidifolia* Harms. En el presente estudio se reporta por primera vez la presencia de *P. smilacifolia* en bosques de la Amazonía y la Orinoquia colombianas; la especie fue descrita originalmente por John MacDougal en 1998 en la provincia de Napo y Pastaza, Ecuador, como una corrección al equívoco registro de *Passiflora lancearia* Mast. en la Flora de Ecuador (Holm-Nielsen *et al.*, 1988; Jørgensen & MacDougal, 1997).

Materiales y métodos

Los especímenes se prensaron y depositaron en los herbarios de la Universidad de los Llanos y la Universidad Surcolombiana (LLANOS y SURCO; todas las siglas de herbarios siguen a Thiers, 2025) y se compararon con especímenes físicos y digitales de los herbarios localizados en Colombia (COL, CUVC, HUA, HPUJ, JAUM, JBB, LLANOS, SINCHI, SURCO, TOLI, TULV, y UDBC), y en el extranjero (AMES, AMO, G, MEXU, MO, NY, QCA, QCNE, U y US). La descripción y el contraste de *P. smilacifolia* con las especies relacionadas se elaboró con el material colombiano recolectado y los protólogos. Las flores frescas se diseccionaron y se fotografiaron con una cámara Canon EOS Rebel T7 equipada con un lente EF-S 18-55mm F/3.5-5.6 IS II durante una jornada de campo. El mapa de distribución se realizó en QGIS.org v.3.34, incluyendo los registros de Ecuador. Dos de las imágenes de disección compuesta que ilustran los caracteres reproductivos y vegetativos de la especie, se hicieron en Photoshop® CS6, siguiendo los parámetros del estilo Lankester (Pérez *et al.*, 2025).

Resultados

Passiflora smilacifolia J.M.MacDougal, Novon 7: 382. 1998

Type: ECUADOR, Sucumbíos [“Napo”]: 17 km W of Lumbaqui, 70 km W of Lago Agrio, 1130 m, 4 Nov. 1974 (fr), A. Gentry 12447 (holotype, QCA (Figura 1); isotype, MO).

Liana de hasta 7–10 m de longitud, completamente glabra en todas sus partes. Tallo terete, finamente estriado, verde. Estípulas 3–5 × 0,5–0,8 mm, linear–triangulares, falcadas,

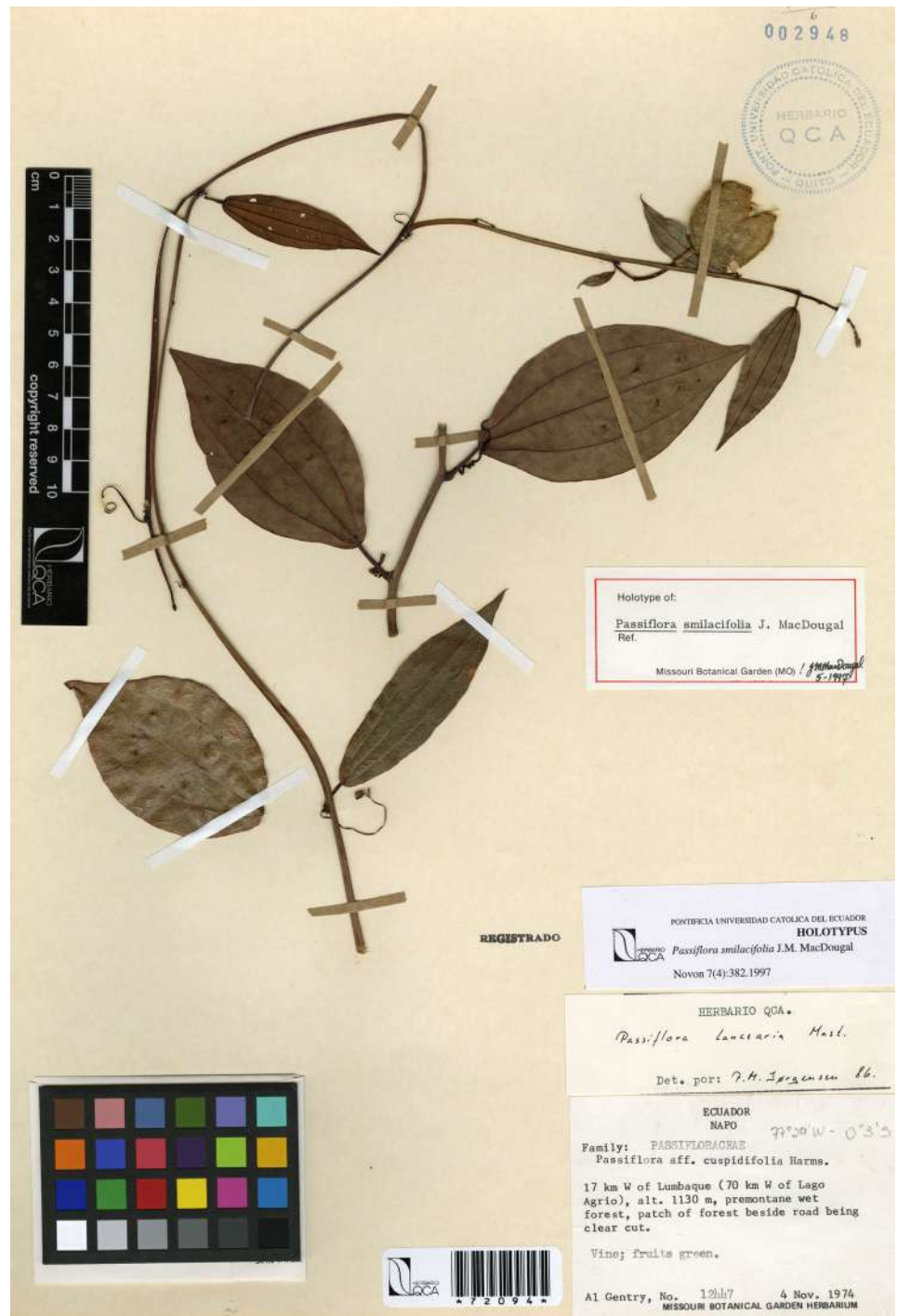


Figura 1. Holotipo de *Passiflora smilacifolia* J.M. MacDougal. Foto proporcionada por el equipo del herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador

glabras, persistentes, vináceas; prófalo de la yema axilar 1, lateral, $1,3-2 \times 0,5-0,6$ mm, lanceolado, ápice acuminado. Pecíolos teretes, $10-22 \times 1-2$ mm, glabros, sin glándulas, verdes. Láminas $4-11 \times 2,7-5,8$ cm, elípticas, no lobuladas, mucronadas, 3-nervadas, ápice agudo a acuminado, base cuneada a redondeado-cuneada, nervios laterales $3,6-10,3$ cm de longitud, nervio medio $3,2-9,2$ cm de longitud, ángulo entre los nervios laterales y el nervio

medio 25°–35°, margen entero, superficie adaxial glabra, lustrosa, verde oscuro, superficie abaxial glabra, verde claro; nectarios laminares 5–6 a cada lado del nervio medio, con 2 nectarios conspicuos en la base de los nervios. Pedúnculos 4–15 mm de longitud, pareados, verde claro; pedicelo (estípita floral) 7–9 × 1–1,5 mm, verde claro. Brácteas 0,8–1,5 × ca. 0,1 mm, lineares a linear–lanceoladas, persistentes, glabras, dispuestas en el ápice del pedúnculo; botones florales oblongo–ovoides, verde claro con estrías longitudinales verde oscuro. Flores 34–37 mm de diámetro; hipantio 7–8,5 × 2,2–2,5 mm, pedicelo insertado 1,3–1,6 mm de profundidad dentro del hipantio; sépalos 15–17 × 8–9 mm, 3–nervados, ovado–oblongos, blancos en la superficie adaxial, verdes en la superficie abaxial, glabros, ápice obtuso, ligeramente cóncavo, reflexos en plena antesis, con aroma dulce; pétalos 11–13 × 4–5 mm, lanceolados, blancos, ápice obtuso, membranáceos; filamentos de la corona biseriados, filamentos externos 8–9 × 1 mm, blancos, dilatados en la zona media; filamentos internos capilares, 2–3 mm de longitud, blancos con manchas púrpuras en el ápice; opérculo fuertemente plicado, 2,8–3 mm de altura, marcadamente falcado, blanco con manchas púrpuras en el ápice papilado; limen ca. 1,2–1,3 mm de altura, verdoso; cámara nectarífera amarillo-verdosa; androginóforo 6–8 mm de longitud, purpúreo, 1,5–1,7 mm de diámetro; filamentos estaminales 2,7–3 × 0,3–0,4 mm, purpúreos; anteras 3–4,3 × 1,5–2 mm, amarillentas; ovario 3–3,5 × 1,3–1,7 mm, elipsoide, verdoso, glabro; estilos 5,5–6 mm de longitud (incluyendo los estigmas), purpúreos; estigmas 0,7–0,9 × 1,5–1,7 mm, capitados, verde oscuro. Frutos 2,3–3,2 × 2–2,7 cm, verdes en estado inmaduro, purpúreos al alcanzar la madurez, globosos, glabros. Semillas 3 × 3 mm, con seis o siete costillas transversales, de 1 mm de grosor.

Material examinado: COLOMBIA, Meta, La Macarena, camino de la cabecera municipal al Jardín Botánico de La Macarena, 239 m, 2°04'55.45"N, 73°48'28.62"O, 22-VIII-2025 (fl., fr.), *David Lozano-Cifuentes & Jeniffer Díaz 2586* (LLANOS, SURCO; **Figuras 2-3**). Caquetá, Belén de los Andaquíes, vereda Quisayá, finca Buena Vista de don Édgar Gómez, camino al PNN Alto Fragua Indiwasi, en límites del parque, 5-X-2025 (fr.), *Andrés Orejuela et al. 3542* (JBB). ECUADOR, Napo, estación biológica Jatun Sacha, río Napo, 8 km al E de Misahuallí, 450 m, 1°04'S, 77°36'W, 23-27-XI-1987, *C. E. Cerón 1719* (MO, QCNE). Pastaza, km 1-3 on trail Mera-Colonia Jativa, 1100 m, *Harling et al. 14727* (GB). Puyo-Macas road, 5 km SE of Veracruz, 950 m, *P. Jørgensen & Lægaard 56475* (AAU, QCA, QCNE).

Hábitat y ecología

Esta especie se conoce únicamente de los bosques húmedos tropicales amazónicos de Ecuador y de las selvas transicionales entre la Orinoquía y la Amazonía colombiana (departamentos de Caquetá y Meta), en el extenso valle situado al oriente de la cordillera de los Andes, una región caracterizada por una alta humedad relativa, lluvias intensas y un clima cálido (**Figura 4**). En Colombia las poblaciones de *P. smilacifolia* se localizan en bosques secundarios con alto epifitismo y comparten su hábitat con otras especies de la misma familia como *P. ambigua* Hemsl., *P. auriculata* Kunth, *P. quadriglandulosa* Rodschied, *P. securiclata* Mast, *P. spinosa* (Poepp. & Endl.) Mast., y *P. vitifolia* Kunth. Además, se ha observado que algunas especies de abejas de la tribu Meliponini (Apidae), tales como *Melipona eburnea* Friese, 1900 y *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811), polinizan activamente sus flores, tal vez atraídas por el dulce aroma que estas desprenden.

Evaluación de conservación

Al igual que con muchas especies de *Passiflora* descritas recientemente, por el hecho de que *P. smilacifolia* se conozca a partir de cuatro localidades en Colombia y Ecuador se la puede considerar una rareza biológica. Sin embargo, esta especie es localmente común, aunque los individuos estén dispersos; durante una caminata de aproximadamente 22 km por los fragmentos de bosque donde la encontramos, avistamos cerca de 14 individuos (solo uno en condición reproductiva) sin desviarnos más de unos pocos metros del sendero. Las plantas y sus flores pasan fácilmente desapercibidas para el ojo no entrenado entre

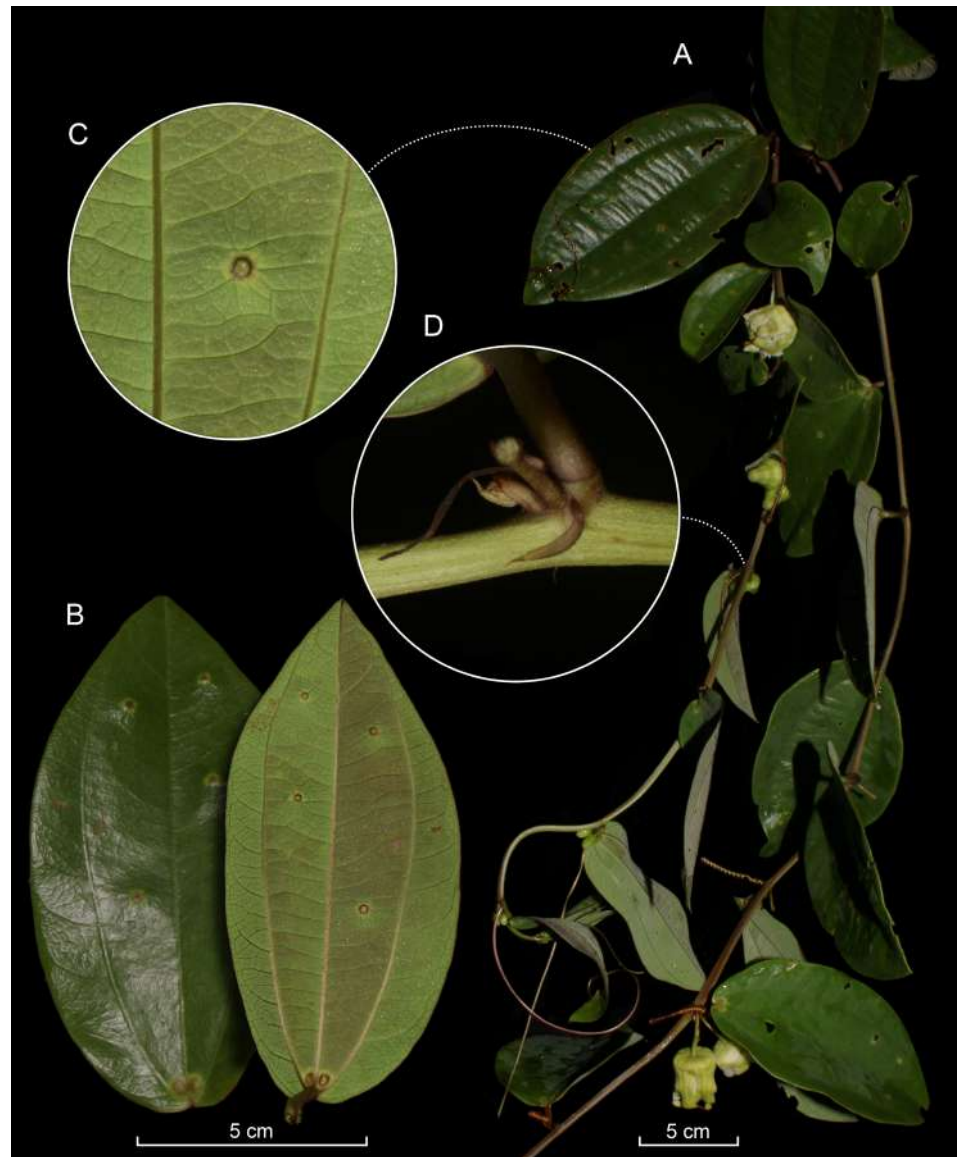


Figura 2. Caracteres vegetativos de *Passiflora smilacifolia*. **A.** Hábito. **B.** Lámina en vista abaxial y adaxial. **C.** Ampliación del nectario laminar. **D.** Ampliación de la estípula y el prófalo. Fotografías de los autores

otras lianas, especialmente las del género *Smilax* L. (Smilacaceae). Todas las demás especies de *Passiflora* que cohabitan con *P. smilacifolia* están ampliamente distribuidas en varios países andinos. Hay grandes extensiones de hábitat potencialmente adecuadas en la región pendientes de exploración botánica, y es probable que búsquedas focalizadas en la época correcta del año en el bioma amazónico de países como Bolivia, Brasil, Guyana, Guyana Francesa, Surinam, Perú y Venezuela revelen poblaciones adicionales. Se prevén amenazas para las poblaciones colombianas de esta especie, ya que el territorio es proclive a las actividades agrícolas, los sistemas silvopastoriles y la extracción ilegal de flora y fauna. Dadas estas consideraciones, sugerimos su inclusión en la categoría de la Lista Roja de la UICN de “Datos Insuficientes” (DD) (Comité de Estándares y Peticiones de la IUCN, 2024) hasta que se pueda llevar a cabo una evaluación más exhaustiva y objetiva de su estado de conservación.

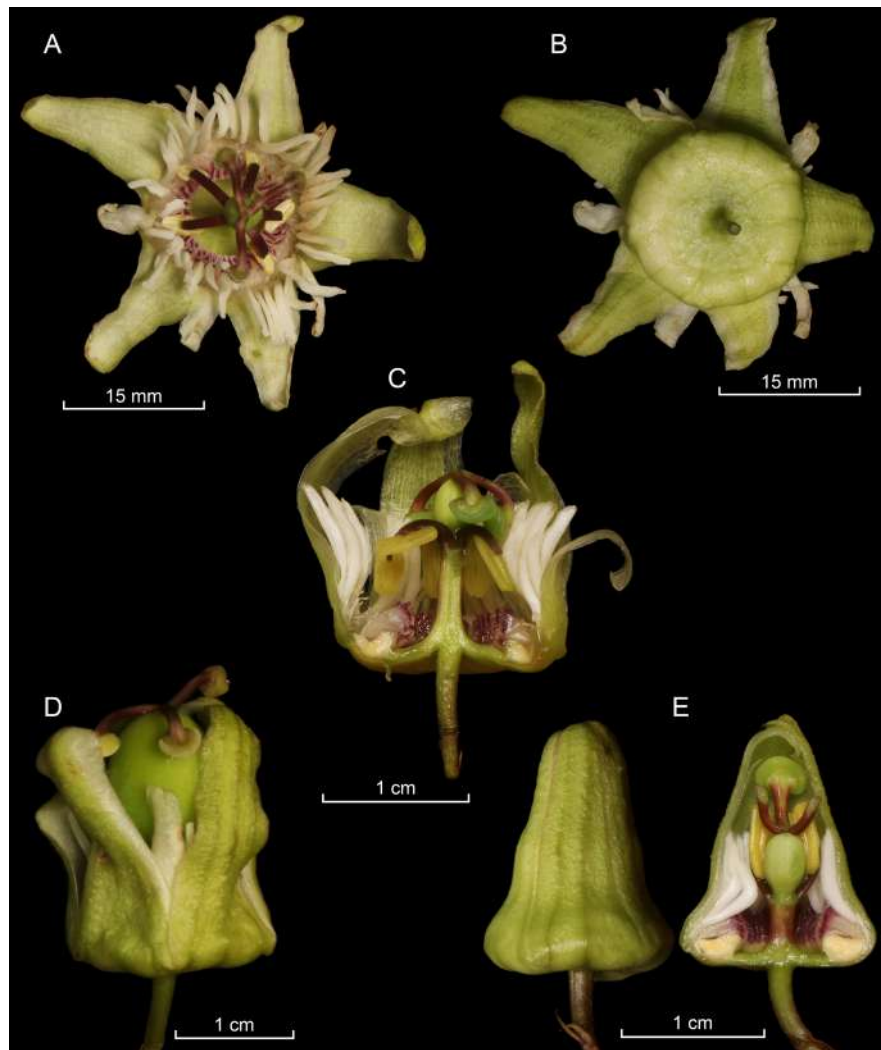


Figura 3. Caracteres reproductivos de *Passiflora smilacifolia*. **A.** Vista anterior de la flor. **B.** Vista posterior de la flor. **C.** Corte lateral de la flor. **D.** Flor en post-antesis. **E.** Botones florales. Fotografías de los autores

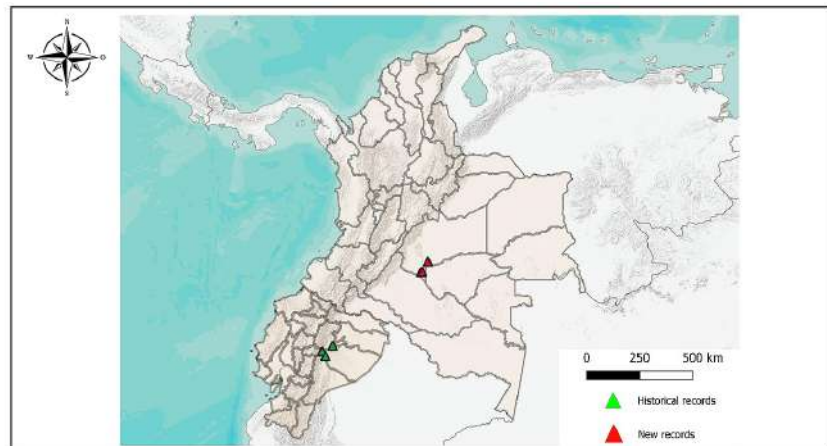


Figura 4. Distribución geográfica actualizada de *Passiflora smilacifolia* (Autoría propia)

Discusión

La distribución geográfica de *Passiflora smilacifolia* parece estar estrictamente restringida a las selvas húmedas de la Amazonía colombiana y ecuatoriana. Es notable que, a pesar de que su origen evolutivo se vincula a los bosques altoandinos (Acha *et al.*, 2021), esta especie exhibe uno de los rangos altitudinales más bajos dentro del subgénero *Decaloba*, sección *Decaloba*. Sus estrechas afinidades morfológicas con *Passiflora cuspidifolia* (Figura 5)



Figura 5. Holotipo de *Passiflora cuspidifolia* Harms. Fotografía proporcionada por el Consejo de Administración del Real Jardín Botánico de Kew

han provocado que se hagan identificaciones erróneas en dos colecciones específicas del herbario de la Universidad de Antioquia (*Alberto C. & J. Hernández 331* [HUA12836!]; *Daly D. & J. Betancur 5908* [HUA66480!]) provenientes del municipio de San Luis, al oriente de Antioquia, y en varios registros de la plataforma iNaturalist. La incertidumbre sobre la presencia efectiva de *P. smilacifolia* en Colombia se planteó inicialmente tras el examen hecho por J. MacDougal de un registro fotográfico, sin espécimen asociado, originado en Caño Morrocoy, La Macarena, Meta, por F. Castro. Este antecedente motivó una exploración focalizada y la recolección de material fértil en el mismo municipio durante agosto de 2025.

Passiflora smilacifolia se distingue rápidamente de *P. cuspidifolia* por las hojas sin lóbulos, glabras (vs. normalmente 3-lobada, con el lóbulo central muy desarrollado, pubescentes), pedúnculos florales de 4–15 mm de longitud (vs. 15–35 mm de longitud), ovario glabro (vs. piloso), y distribución en la vertiente oriental de la cordillera Oriental de Colombia (vs. vertiente occidental de la cordillera Oriental).

Conclusión

El área de presencia de *P. smilacifolia* en Colombia y Ecuador se halla dentro de la biorregión amazónica, una zona bajo intensa presión debido a la pérdida de cobertura vegetal y las actividades antropogénicas. Este nuevo registro es crucial, ya que contribuye a expandir el conocimiento sobre la distribución de la especie y sienta las bases para la implementación de un plan de conservación de su hábitat.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los equipos de los herbarios LLANOS y SURCO por su colaboración. A J. MacDougal por compartir su información y corroborar la identificación del material vegetal. Al equipo del Parque Nacional Natural Sierra de la Macarena por su apoyo en las actividades de campo. Por último, el primer autor agradece al Consejo de Administración del Real Jardín Botánico Kew por su eficiencia.

Contribución de los autores

Conceptualización: DLC, JDR, NRA; curaduría de datos: DLC, JDR, EP, NRA y ERM; investigación: DLC, JDR, EP, NRA y ERM; redacción del borrador original: DLC, NRA y EP; revisión y edición: DLC, JDR, EP, NRA y ERM.

Financiación

Los autores no recibieron apoyo de ninguna organización para el trabajo presentado.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Consentimiento para participar y consentimiento para publicar: se obtuvo el consentimiento informado de todos los participantes individuales incluidos en el estudio.

Referencias

- Acha, S., Linan, A., MacDougal, J., Edwards, C. (2021). The evolutionary history of vines in a neotropical biodiversity hotspot: phylogenomics and biogeography of a large passion flower clade (*Passiflora* section *Decaloba*). *Molecular phylogenetics and evolution*, 164, 107260. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107260>
- Aguirre–Morales, A., Bonilla–Morales, M., Caetano, C. (2016). Evaluación de la diversidad y patrones de distribución de *Passiflora* subgénero *Astrophea* (Passifloraceae) en Colombia. Un reto para la investigación taxonómica, florística y de conservación de las especies. *Acta Agronómica*, 65(4), 422–430. <https://doi.org/10.15446/acag.v65n4.51444>
- Boza, T. E., Macdougal, J. M., Jørgensen, P. M. (2025) Five New Species of *Passiflora* (subgenus *Decaloba*, Passifloraceae) from Peru. *Phytotaxa*, 716(2), 72–86. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.716.2.1>

- Cárdenas, B. & Ocampo, J.** (2024). *Flores de la Pasión de Colombia*. Primera Edición, Natura Ilustración—BCV. <https://www.veredictas.com/index.php?md=tballs&accio=fitxa&id=18975&lg=esp>
- Guhl-Samudio, J., Murcia, U., Higuera, D., Arias, J., Rodríguez, C., Guerrero, J., Apolinar, E., Montealegre, N.** (2024). *Parque Nacional Natural Sierra de la Macarena, poblamiento y superposición de territorialidades*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI.
- Hernández, A. & Bernal, R.** (2000). Lista de Especies de Passifloraceae de Colombia. *Biota Colombiana*, 1(3), 320-335.
- Holm-Nielsen, L. B., Jørgensen, P.M., Lawesson, J.E.** (1988). 126. Passifloraceae En: G. Harling & L. Andersson (editors). *Flora of Ecuador*. Department of Systematic Botany - University of Göteborg, Section for Botany - Riksmuseum (Swedish Museum of Natural History), Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Infante-Betancour, J. & Rangel-Ch, O.** (2018). Riqueza de las plantas con flores en las subregiones piedemonte, serranía de la Macarena y formaciones guayanasas de la Amazonía de Colombia. Fundación Natura Colombia, Universidad Nacional de Colombia.
- Jørgensen, P. & MacDougal, J. M.** (1997 [1998]). Three New Species of *Passiflora* (Passifloraceae) from Ecuador and Notes on *Passiflora viridescens*. *Novon*, 7(4), 379-386. <https://doi.org/10.2307/3391769>
- Kueth, J., Bernal, H. D., Molinari, M., Vecchia, M.** (2024). Validating the names of three species of *Passiflora* from the northern portion of South America. *Phytotaxa*, 663(2), 77-89. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.663.2.3>
- Lasso, C. A., Morales-Betancourt, M. A., Escobar-Martínez, D. I.** (2018). *V. Biodiversidad de la Sierra de La Macarena, Meta, Colombia. Parte I. Ríos Guayabero medio, bajo Losada y bajo Duda*. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Latreille, P. A.** (1810). *Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des crustacés, des arachnides et des insectes; avec un tableau méthodique de leurs genres, disposés en familles*. F. Schoell.
- Ocampo, J., Coppens-d'Eeckenbrugge, G., Restrepo, M., Jarvis, J., Salazar, M., Caetano, C.** (2007). Diversity of Colombian Passifloraceae: biogeography and an updated list for conservation. *Biota Colombiana*, 8(1), 1-45. <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/181>
- Ocampo, J., Coppens D'Eeckenbrugge, G., Jarvis, A.** (2010). Distribution of the genus *Passiflora* L. Diversity in Colombia and its potential as an indicator for biodiversity management in the coffee growing zone. *Diversity*, 2(11), 1158-1180. <https://doi.org/10.3390/d2111158>
- Ocampo, J., Lozano-Cifuentes, D., Tamayo, B. V., Corrales-Bravo, L.** (2025). Unhiding Colombian treasures: *Passiflora dulimae*, a new species of *Passiflora* sect. *Decaloba* (Passifloraceae) from the Tolima Department in Colombia. *Phytotaxa* 718(3), 205-215. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.718.3.4>
- Perez, M., Rodríguez, H., Donaire, V., Chevez, N., Orellana, O., Mejía-Ruiz, D., Ramos, V., Funes, K., Mondragon, R., Romero, R., Zúñiga, M., Varela, K., Cerna, J., Hernández, C., Sánchez, A., Moreno, J., Ramírez, V., Acosta, A., Macías, S., Herrera, D., Caballero, A., Zepeda, E., Orellana, G., Castillo, A., Murillo, N., Valladares, M., Maradiaga, A., Funes, J., Reyes-Valladares, M., Ortega-Aguilar, J.** (2025). *La ciencia se enseña con arte. Lámina Lankester como herramienta para el aprendizaje*. Fundación Miguel Lillo. <https://doi.org/10.30550/esp/525>
- Thiers, B.** (2025). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Zárate, C., Ruiz, O., Rodríguez, L.** (2018). *Plan de Manejo del Parque Nacional Natural Sierra de la Macarena*. Parques Nacionales Naturales de Colombia.

Artículo original

Dieta y consumo incidental de microplásticos en bagres de la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano

Diet and incidental consumption of microplastics in catfish from Tumaco Bay, Colombian Pacific

✉ María Camila Becerra-Rodríguez*, ✉ Diego Gamboa-García, ✉ Guillermo Duque-Nivia

Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Valle del Cauca

Resumen

Los ariidos son organismos que se emplean como modelo de estudio porque habitan en todos los mares tropicales y subtropicales del mundo, y en aguas costeras continentales, así como en cuencas bajas de ríos costeros y estuarios marinos. En este estudio nuestro objetivo fue evaluar la influencia de la dinámica ambiental en la variación de la dieta y el consumo incidental de microplásticos en bagres comerciales en la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. El muestreo se realizó en cuatro estaciones agrupadas en dos zonas; la externa (mayor influencia marina) y la interna (mayor presión antrópica) de la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano; se tomaron muestras en época de lluvia (enero-junio) y época seca (julio-septiembre). Se usaron tres artes de pesca por estación (red de arrastre, trasmallo y línea de anzuelos) y se midieron *in situ* pH, temperatura, salinidad, conductividad, sólidos disueltos, oxígeno disuelto y transparencia. En el laboratorio se examinaron 409 estómagos de Ariidae pertenecientes a 13 especies, de las cuales se analizaron las cuatro de mayor importancia comercial y con más individuos capturados (*Ariopsis simonsi*, *Bagre pinnimaculatus*, *Notarius troschelli* y *Cathorops multiradiatus*). El contenido estomacal se clasificó en seis categorías (crustáceos, peces, anélidos, moluscos, detritos y microplásticos). Se encontró que *B. pinnimaculatus* y *A. simonsi* se caracterizaron por el consumo de crustáceos como presa de gran importancia según el índice de importancia relativa (IIR 40-100 %), y de mayor significación en el estuario externo, donde se presentaron altos valores de salinidad, pH, oxígeno disuelto y mayor transparencia. Además, en el contenido estomacal de alrededor del 25 % de los individuos evaluados había microplásticos (fibras o fragmentos), siendo *B. pinnimaculatus* el de mayor consumo incidental de estos (47 %). Se pudo concluir que los hábitos tróficos de los peces de la familia Ariidae exhiben un comportamiento trófico generalista, lo que les permite aprovechar eficientemente las presas disponibles en su hábitat. Las variaciones espaciotemporales de las variables ambientales sí afectan la disponibilidad de presas, como en las especies *N. troschelli*, *A. simonsi* y *B. pinnimaculatus*, que tuvieron mayor consumo incidental de microplásticos en el estuario externo, donde las variables ambientales están asociadas a una mayor abundancia y riqueza de macroinvertebrados y estos contaminantes se enmascaran, lo que causa su ingestión incidental.

Palabras clave: Ariidae; Estuario tropical; Pesca artesanal; Contaminación por plástico; Hábitos tróficos.

Abstract

Ariid catfishes are model study organisms because they inhabit all tropical and subtropical seas worldwide, occurring in continental coastal waters as well as lower basins of coastal rivers and marine estuaries. The present study aimed to evaluate the influence of environmental dynamics on dietary variation and the incidental ingestion of microplastics (MPs) by commercial catfish in Tumaco Bay, Colombian Pacific. Sampling was conducted at four stations grouped into two zones: the external zone (greater marine influence) and the internal zone (greater anthropogenic pressure) of the Bay. Samples were collected during the rainy season (January–June) and the dry season (July–September). Three types of fishing gear were used per station (trawl net, gillnet, and longline), and several parameters were measured *in situ*: pH, temperature, salinity, conductivity, total dissolved solids, dissolved oxygen, and transparency. In the laboratory, 409 stomachs belonging to 13 species were examined, of which the four most commercially important species with the highest capture

Citación: Becerra-Rodríguez MC, et al. Dieta y consumo incidental de microplásticos en bagres de la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):434-455, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3316>

Editor: Arturo Acero

***Correspondencia:**

María Camila Becerra-Rodríguez;
mcbecerraro@unal.edu.co

Recibido: 7 de octubre de 2025

Aceptado: 10 de febrero de 2026

Publicado en línea: 20 de marzo de 2026



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

numbers were analyzed (*Ariopsis simonsi*, *Bagre pinnimaculatus*, *Notarius troschelli*, and *Cathorops multiradiatus*). Stomach contents were classified into six categories: crustaceans, fish, annelids, mollusks, detritus, and MPs. The main results showed that *B. pinnimaculatus* and *A. simonsi* are characterized by the ingestion of crustaceans as high-importance prey according to the Index of Relative Importance (IRI 40–100%), with greater significance in the external estuary, where high values of salinity, pH, dissolved oxygen, and greater transparency were present. Additionally, approximately 25% of the total individuals evaluated had MPs in their stomach contents (fibers or fragments), with *B. pinnimaculatus* showing the highest MP incidental ingestion (47%). We concluded that the trophic habits of fish in the family Ariidae (catfish) were generalist, allowing them to efficiently exploit the prey available in their habitat. Spatiotemporal variations in environmental variables do affect prey availability; for instance, *N. troschelli*, *A. simonsi*, and *B. pinnimaculatus* had a higher incidental MP ingestion in the external estuary, where environmental variables (salinity, dissolved oxygen, and transparency) are associated with a greater abundance and richness of macroinvertebrates, and MPs are masked, leading to the incidental ingestion of these pollutants.

Keywords: Ariidae; Tropical estuary; Artisanal fishing; Plastic pollution; Trophic habits.

Introducción

Los estuarios son zonas de transición entre aguas fluviales y marítimas y se valoran como sitios de refugio y subsistencia de diversas especies (Piccolo & Perillo, 1997). Asimismo, ofrecen servicios ecosistémicos como la protección de la costa, el control de la erosión, la purificación del agua, el reciclaje de nutrientes, la captura de carbono y la producción de materia prima (Mulik *et al.*, 2020). No solo cumplen funciones ecológicas, también permiten actividades de sustento económico de las comunidades humanas que los habitan, entre ellas, la pesca, la navegación, el turismo y el disfrute paisajístico (Marcovecchio *et al.*, 2013).

Por ser áreas de convergencia, las propiedades fisicoquímicas como la salinidad, la temperatura, el oxígeno disuelto, la turbidez y el pH de los estuarios presentan constantes variaciones (Marcovecchio *et al.*, 2013). También se presentan tensiones antrópicas, particularmente por los asentamientos humanos y las actividades que generan residuos y que al llegar a los estuarios pueden alterar las concentraciones de materia orgánica y nutrientes, e introducir contaminantes (Mulik *et al.*, 2020). Estos pueden entrar al ecosistema de forma directa o indirecta y terminan afectando la dinámica del estuario y sus características fisicoquímicas (Betancourt-Portela *et al.*, 2011), lo cual puede impactar y afectar la fauna marina, sus patrones de distribución y uso del hábitat, así como la búsqueda de alimento (Habit *et al.*, 2003).

La sedimentación de los contaminantes de origen antropogénico en sistemas estuarinos constituye un desafío global para la ecología y las interacciones en las cadenas tróficas, ya que por su naturaleza hidrofóbica, las partículas antropogénicas tienden a adsorberse en el sedimento (limos y arcillas) mediante procesos químicos de floculación al contacto con el gradiente de salinidad (Turner & Millward, 2002; Dantas *et al.*, 2012). Por último, estos sistemas (zonas profundas) actúan como sumideros geoquímicos, donde la baja energía hidrodinámica favorece la deposición de las sustancias persistentes (Dauvin, 2008), que terminan siendo una entrada fácil de tóxicos a la red trófica que se encuentra entre la columna de agua y la parte bentónica. Así, los organismos con dietas asociadas al bentos como los bagres, depredadores oportunistas (Muro-Torres *et al.*, 2018) que se alimentan de lo que encuentran en el medio (peces más pequeños, crustáceos, moluscos, bivalvos y detritus), pueden ser indicadores de contaminantes.

Este grupo de peces es abundante en el Pacífico colombiano y constituye un recurso pesquero de alto valor económico por su disponibilidad y calidad nutricional (Diaz *et al.*, 2016). Además, estos peces son modelos de estudio por su variedad de adaptaciones morfológicas, migratorias y reproductivas, y suele utilizárselos para el estudio de hábitats acuáticos, ya que habitan en todos los mares tropicales y subtropicales del mundo, tanto en aguas costeras continentales, como en cuencas bajas de ríos costeros y estuarios (Betancur & Acero, 2004).

Para caracterizar la variación en la dieta de los peces, es necesario estudiar sus hábitos alimentarios y la interconexión con las fuentes de producción primaria, así como la proporción de presas disponibles, lo que ayuda a entender los flujos energéticos (Whitfield *et al.*, 2022). Con el fin de comprender la conexión entre el ecosistema, sus fluctuaciones ambientales y la diversidad de especies, deben analizarse los cambios tróficos del área de estudio desde un enfoque ecológico y estudiar a los organismos a partir de sus interacciones alimentarias y la variación espaciotemporal del ambiente (Cogua *et al.*, 2013) y en ella destaca el pargo rayado *Lutjanus synagris* por su alto valor económico. Con el objeto de determinar la estructura espacial de *L. synagris* y su relación con las variables ambientales, se realizó un crucero de investigación en frente de la costa norte de Colombia en el mar Caribe durante febrero de 2006. La distribución espacial fue evaluada usando geostatística y la relación con el ambiente a través de modelos aditivos generalizados (GAM, todo ello con el fin de conocer, gestionar y manejar de forma adecuada el recurso pesquero).

En los peces de la familia Ariidae estas interacciones están supeditadas, por un lado, a la ontogenia, y por el otro, a la zona que ocupan en el estuario y a las competencias interespecíficas (Whitfield *et al.*, 2022). Asimismo, los cambios en las condiciones del estuario pueden afectar la dieta debido a la variación en la disponibilidad de presas (Román-Palacios & Román-Valencia, 2015) y la biodisponibilidad de contaminantes en el hábitat. El estudio del contenido estomacal de estas especies permite comprender la preferencia de presas y la ingesta incidental de contaminantes tales como los microplásticos.

Los microplásticos se definen como partículas de menos de 5 mm, cuyo origen puede ser primario y secundario; los primarios son aquellos fabricados en tamaños microscópicos para aplicaciones cosméticas, en tanto que los secundarios fueron en algún momento plásticos de mayor tamaño (Andrady, 2011). El deterioro del material, impulsado por la degradación biótica y abiótica, por ejemplo, la exposición prolongada a la radiación ultravioleta, el estrés mecánico provocado por el oleaje, el sol, el viento y los microorganismos, induce el aumento de la fragilidad del polímero, que termina convertido en fragmentos menores (Derraik, 2002). Estos fragmentos están presentes en toda la columna de agua (Gesamp, 2016), pero los más ligeros flotan desde la desembocadura del río a la superficie marina y pueden llegar a las costas (Arboleda *et al.*, 2024), en tanto que los más densos se desplazan hasta el lecho marino y el sedimento intermareal con las corrientes oceánicas y las mareas (He *et al.*, 2021). Además, las partículas pueden ser ingeridas con gran facilidad y transferirse a través de la red trófica (Barletta *et al.*, 2020).

Las variaciones ambientales afectan la dieta de las especies que habitan los ecosistemas marinos o costeros, ya que durante la temporada de lluvias los estuarios presentan mayor drenaje de los ríos, lo que trae consigo más turbiedad en las aguas y menor oxígeno disuelto en la parte interna del estuario. Las condiciones en el estuario externo también cambian, ya que presentan mayores valores de salinidad, oxígeno disuelto y transparencia (Salcedo *et al.*, 2022), lo que puede aumentar el consumo de ciertos recursos alimentarios y variar la dieta de las especies.

Nuestro estudio contribuye al conocimiento científico sobre la dieta y el consumo incidental de microplásticos en bagres de la bahía de Tumaco, peces valiosos para la economía pesquera local, pues son capturados y consumidos a diario, por lo que es necesario evaluar su estado de salud y el riesgo que podrían representar para el consumo humano. El objetivo de nuestro estudio fue evaluar la influencia de la dinámica ambiental en la variación de la dieta y el consumo incidental de microplásticos en bagres comerciales en la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. La hipótesis de la que partimos es que las variaciones espaciotemporales de las variables ambientales pueden afectar la disponibilidad de presas y la concentración de microplásticos en el bentos, lo cual impacta la dieta de los bagres y la ingestión incidental de estos contaminantes en la bahía de Tumaco.

Metodología

Área de estudio

La bahía de Tumaco se encuentra ubicada en el suroccidente del litoral pacífico colombiano, en el departamento de Nariño (**Plan de Desarrollo Tumaco, 2017**); está delimitada por las coordenadas $1^{\circ} 45' 00''$ y $2^{\circ} 00' 00''$ N y $78^{\circ} 30' 00''$ y $78^{\circ} 45' 00''$ W y su profundidad varía entre los 0 y los 50 m en un área de alrededor de 350 km² (**Figura 1**) (**Tejada, 2003**). Recibe el aporte de ocho ríos: Curay, Chagüí, Colorado, Tablones, Mejicano, Rosario, Mira y Patía, los cuales aportan material suspendido y sedimentos que pueden alterar los ecosistemas asociados (**Guzmán et al., 2021**).

La bahía recibe la influencia de 19 poblaciones humanas asentadas en la costa, siendo San Andrés de Tumaco la más poblada (**Tejada, 2003**), con alrededor de 117.529 habitantes (**Rimisp- Centro Latinoamericano para el Desarrollo Rural, 2017**). La zona presenta una topografía accidentada a causa de la cercanía a la subducción del Pacífico, donde colisionan las placas Nazca y Suramérica (**Plan de Desarrollo de Tumaco, 2017**), lo que hace que los fondos marinos de la región tengan gran actividad tectónica, en tanto que la costa tiene elevaciones rocosas de altura media que forman acantilados (**Sánchez, 2012**). Además, la bahía presenta las temperaturas más bajas del Pacífico colombiano, probablemente por la influencia de la corriente de Humboldt (**Ardila, 2000; Tinoco et al., 2006**). Esta corriente de agua fría se desplaza desde la Antártida por la costa occidental de Suramérica hasta los trópicos ecuatoriales, llevando aguas ricas en nutrientes, lo que permite mantener la biodiversidad de los recursos marinos.

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron en cuatro estaciones del ecosistema estuarino de la bahía de Tumaco (**Figura 1**); las estaciones T1 y T2 se ubicaron en el área interna del estuario que se caracterizó por tener mayor presión antrópica a causa de la densidad de centros poblados y el aporte de agua dulce proveniente de los ocho ríos. Las estaciones T3 y T4 se localizaron en el área externa, la cual tiene mayor influencia marina. Según las cartas climatológicas con las medias mensuales de precipitación del IDEAM (**Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, 2023**), el primer semestre del año es el de mayor precipitación en Tumaco (época de lluvias) y el segundo semestre del año se considera época seca debido a que las precipitaciones son menores.

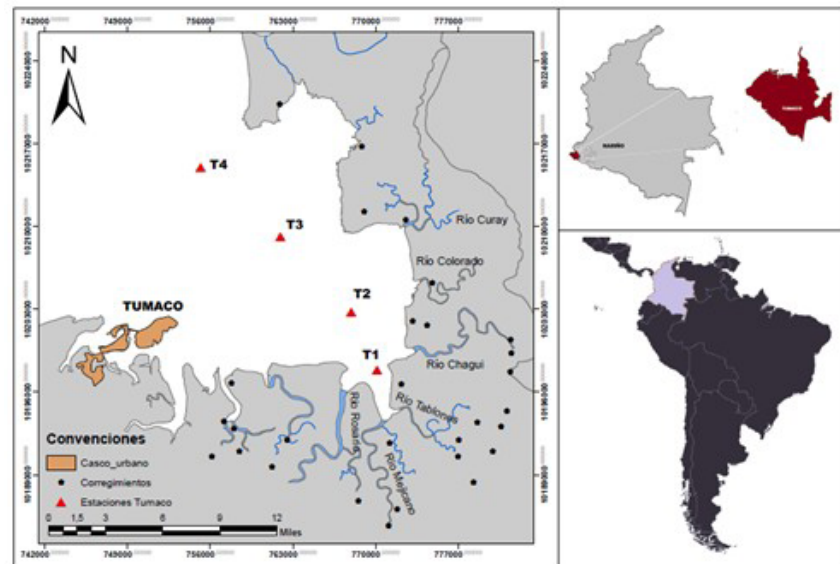


Figura 1. Bahía de Tumaco: área de estudio y estaciones de muestreo

En cada estación (T1, T2, T3 y T4) se llevaron a cabo lances utilizando tres artes de pesca, cada uno con tres réplicas. Con el primero, la línea de anzuelos de mano, se utilizaron entre 600-700 anzuelos #7 de 25,4 mm de calibre, con un esfuerzo de 45 ± 5 min. En la pesca con red de arrastre (changa) se usó una con un ojo de malla de 25,4 mm y un esfuerzo en los arrastres de 10 min. Por último, en la pesca con trasmallo se usó una red con ojo de malla de 50,8 mm, 360 m de largo y 3 m de alto, y un esfuerzo de 45 ± 15 min. Los peces capturados se almacenaron en bolsas plásticas que se guardaron en una nevera portátil con hielo para conservarlos en frío hasta llegar al laboratorio.

Se tomaron mediciones de las siguientes variables ambientales *in situ*: pH, temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad, conductividad (mS cm^{-2}), sólidos disueltos totales y oxígeno disuelto (mg L^{-1}), usando una sonda multiparamétrica YSI mps 556. La transparencia se determinó con un disco Secchi. En cada estación se hicieron tres réplicas y se tomaron los datos en el fondo (4 a 5 m) y en la superficie (20 cm de profundidad) de la columna de agua.

Análisis en el laboratorio

Los peces se identificaron taxonómicamente a nivel de especie siguiendo las claves de identificación de **Fischer *et al.*** (1995), así como la base de datos de FishBase (**Froese & Pauly**, 2022) del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (**Robertson & Allen**, 2015) y una revisión bibliográfica (**Betancur & Acero**, 2004; **López**, 2011; **Beltrán-Vega**, 2019). Se registraron la longitud total (LT [cm]), la longitud estándar (LS [cm]) y el peso total (Pt [g]) de cada individuo y se evaluó el estado de madurez sexual analizando el desarrollo de las gónadas. Se extrajo el estómago y se conservó en formol al 4 %, luego se diseccionó y se hizo un análisis cualitativo de las presas que presentaban el exoesqueleto o un estado de digestión poco avanzado, clasificando el contenido estomacal en seis categorías: crustáceos, peces, anélidos, moluscos, detritos y microplásticos. El contenido estomacal de cada individuo fue llevado a una caja de Petri para observación con un estereoscopio Thomas Scientific SFC-11 y zoom con objetivos de 0,7X a 3,0X; posteriormente cada caja de Petri fue tapada y llevada al horno (Merment modelo 30-750) a 70°C por 24 horas para secar el contenido estomacal. En cada sección de secado se utilizaron dos blancos (cajas de Petri abiertas) para evaluar la posible contaminación cruzada que pudiera producirse en el laboratorio. Además, se verificó visualmente la presencia de partículas antropogénicas antes y después del secado para evaluar la posibilidad de dicha contaminación cruzada. Después del secado, se separó cada ítem alimentario en seco y se pesó utilizando una balanza analítica Adam PW 124 (precisión de $\pm 0,001$ g). Por último, se observó la presencia de microplásticos en el contenido estomacal húmedo de cada individuo con ayuda del estereoscopio; su identificación se hizo mediante observación visual (estereoscopio) para detallar características físicas como forma y color. Después del secado se verificó la presencia de la fibra o fragmento de microplástico y con un cautín se le hizo prueba de resistencia térmica a cada fibra, verificando si se deformaban con facilidad al contacto con el calor (**Frías *et al.***, 2003). Para confirmar si eran microplásticos se extrajo una pequeña submuestra a la cual se le realizó una caracterización química mediante espectroscopia Raman (**Dong *et al.***, 2023; **Zambrano-Pinto *et al.***, 2024). El control de la contaminación se garantizó conservando espacios de trabajo y equipos de muestreo y laboratorio limpios con agua destilada y se utilizaron batas de laboratorio y guantes de nitrilo en todo el proceso; además, durante el secado las muestras siempre estuvieron selladas.

Procesamiento de datos

Para analizar los resultados de la composición cualitativa y cuantitativa de lo encontrado en los contenidos estomacales se calculó la composición numérica (%CN) (Ecuación 1), la composición gravimétrica (%CG) (Ecuación 2) y la frecuencia de cada ítem alimentario (%FO) (Ecuación 3). Se calculó, además, la importancia de cada ítem con el índice de importancia relativa (IIR) (Ecuación 4); con el coeficiente de alimentación (%Q) (Ecuación

5) se cuantificó la importancia de los ítems alimentarios consumidos y se determinó también el coeficiente de vacuidad (CV) (Ecuación 6), que corresponde a la cantidad de estómagos vacíos frente al número de estómagos procesados.

Composición numérica (CN):

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

Composición gravimétrica (CG):

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

Frecuencia de ocurrencia de presas (FO):

El %FO (Ecuación 3) permitió clasificar los ítems alimentarios en constantes (presentes en más del 50 % de las muestras), accesorios (entre el 25 y el 50 %) y accidentales (menos del 25 %) (Duque & Acero, 2003a).

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

Índice de importancia relativa (IIR):

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

Este permitió clasificar cada ítem de acuerdo con su importancia en baja (0 – 10 %), secundaria (10 – 40 %) y alta (40 – 100 %).

Coeficiente de alimentación (%Q):

$$Q = \%CN * \%CG \quad (\text{Ecuación 5})$$

Con este se clasificó entre presas preferenciales ($Q > 200$), presas secundarias ($20 < Q < 200$) y presas accidentales ($Q < 20$) (Hureau, 1970).

Coeficiente de vacuidad (CV):

$$CV = 100 * \frac{\text{Ocurrencia de presas del ítem } i}{\text{Número total de estómagos con alimento}} \quad (\text{Ecuación 6}).$$

Los individuos de *Bagre pinnimaculatus* y *Ariopsis simonsi* se categorizaron según su longitud en juveniles y adultos de acuerdo con la talla de madurez, aunque también se hizo una revisión bibliográfica. Los resultados registrados en este estudio se basan en el análisis realizado en el laboratorio sobre el estado de desarrollo de las gónadas de cada individuo, utilizando las ecuaciones 7 y 8 (Froese & Binohlan, 2000).

$$\text{Log } L_{\infty} = 0.044 + 0.9841 * \text{Log } (Talla \text{ máxima}) \quad (\text{Ecuación 7})$$

$$Talla \text{ de madurez} = 0.8979 * \text{Log } L_{\infty} - 0.0782 \quad (\text{Ecuación 8}),$$

donde, L_{∞} corresponde a la longitud asintótica en centímetros, parámetro que expresa la longitud media que alcanzarían los peces si crecieran indefinidamente, siendo la talla máxima la longitud del individuo más grande registrado para una localidad (cm) y la talla de madurez la longitud media en la primera madurez (cm).

Para determinar las diferencias espaciotemporales en el consumo de presas y en las variables fisicoquímicas se hicieron análisis PERMANOVA con 9999 permutaciones utilizando la métrica de distancia-similitud de Bray-Curtis, la prueba de Monte Carlo y la significación con p (MC) $< 0,05$. El análisis no métrico de escalamiento multidimensional (nMDS) se empleó para observar la distribución y la agrupación de las especies entre las épocas (lluvia-seca).

Por último, se ajustaron modelos aditivos generalizados (*generalized additive models*, GAM) univariados para evaluar la relación entre cada variable de dieta y los predictores ambientales. Dado que las variables de dieta correspondieron a la biomasa continua con presencia de ceros reales, la selección de la familia de error se basó en la naturaleza del

dato y en criterios de desempeño estadístico. Los modelos se estimaron mediante máxima verosimilitud restringida (REML) y se evaluaron las distribuciones gaussiana, gaussiana log, de Poisson y Tweedie. Se seleccionaron modelos que mostraron adecuada convergencia, residuos aceptables y mayor parsimonia según el criterio de información de Akaike (AIC).

Resultados

Hábitos tróficos

Se analizaron 409 estómagos de individuos pertenecientes a 13 especies, de las cuales se profundizó en las cuatro especies de ariidos (*A. simonsi*, *B. pinnimaculatus*, *N. troschelli* y *C. multiradiatus*) de mayor importancia comercial y número de individuos capturados. Solo en cuatro de los estómagos analizados no se encontró contenido estomacal; estos pertenecían a las especies *B. pinnimaculatus* (CV=0,73 %) y *C. multiradiatus* (CV=0,25 %).

El IIR indicó que *A. simonsi* y *B. pinnimaculatus* ingerían crustáceos como recurso alimentario constante y de gran importancia (IIR=40-100 %), a diferencia de *C. multiradiatus* y *N. troschelli*, especies que no presentaron presas de gran importancia, pues los crustáceos tuvieron importancia secundaria (IIR=10-40 %). En general, el IIR indicó que los detritos y los microplásticos constituían presas de importancia baja (IIR=0-10 %), de poco consumo o consumo accidental (**Tabla 1**).

La mayoría de los crustáceos encontrados en los contenidos estomacales eran camarones, entre los cuales se identificaron el titi (*Xiphopenaeus riveti*) y el pomadilla (*Protrachypene precipua*). Se hallaron también dos róbalos de la especie *Centropomus armatus* en el estómago de un ejemplar de *N. troschelli*.

Ingestión de microplásticos

En cerca del 25 % (103) de los individuos se encontraron microplásticos, siendo los más comunes las fibras (99 %), en tanto que los fragmentos solo representaron el 1 %. La especie con mayor consumo de microplásticos fue *B. pinnimaculatus* (47%), seguido de *A. simonsi* (19%), *N. troschelli* (9%) y finalmente *C. multiradiatus* (2%). En cuanto al color, los más comunes fueron los azules (52 %), seguidos de los transparentes (22 %). Los tipos de polímeros identificados en la submuestra fueron el polipropileno y el polietileno.

En las especies con microplásticos en su contenido estomacal se registró la tendencia a un mayor consumo durante la época seca. Entre las especies con mayor ingestión de microplásticos, *B. pinnimaculatus* consumió más en el estuario externo en la época seca (30 estómagos con presencia de microplásticos), a diferencia de *A. simonsi*, la cual los consumió más en el estuario interno en época seca (siete estómagos con microplásticos).

Según las ecuaciones empíricas de madurez y la verificación de las gónadas, se capturaron 50 individuos adultos de *A. simonsi* (22 en época de lluvia y 28 en época seca) y 35 juveniles (8 en época de lluvia y 27 en época seca). De *B. pinnimaculatus* se capturaron 166 individuos, 77 adultos (22 en época de lluvia y 55 en época seca) y 89

Tabla 1. Índices tróficos por especie. IIR: importancia baja (0 – 10 %), secundaria (10 – 40 %) y alta (40 – 100 %). %FO: constantes (presente en más del 50 % de las muestras), accesoria (entre el 25 y el 50 %) y accidental (menos del 25 %)

Especie	n ^a	%CV	Crustáceos		Peces		Moluscos		Anélidos		Detritos		MPs	
			%FO	IIR	%FO	IIR	%FO	IIR	%FO	IIR	%FO	IIR	%FO	IIR
<i>Bagre pinnimaculatus</i>	183	0,73	77,11	50,44	38,55	6,88	1,81	0,01	4,82	0,05	9,04	0,12	77,11	0,09
<i>Ariopsis simonsi</i>	98	-	74,12	41,79	43,53	9,96	5,88	0,05	3,53	-	31,76	1,83	23,53	0,12
<i>Notarius troschellii</i>	30	-	72,41	37,58	44,83	12,87	17,24	0,56	17,24	0,49	41,38	3,78	31,03	0,26
<i>Cathorops multiradiatus</i>	24	0,25	52,38	19,63	9,52	0,42	4,76	0,01	9,52	0,48	66,67	15,82	19,05	0,03

^a n=número de individuos

juveniles (3 en época de lluvia y 86 en época seca). En el análisis de consumo incidental de microplásticos por estado ontogénico, los juveniles de *A. simonsi* presentaron una ingestión significativamente mayor de microplásticos en la época seca ($p(\text{PERM}) < 0,05$; $1,47 \pm 0,88$ mg) (**Tabla 2**). En el caso de *B. pinnimaculatus* no hubo un efecto de la etapa ontogénica en el consumo incidental de microplásticos, ya que el consumo fue similar en los individuos adultos en la época de lluvia que en los jóvenes en época seca ($0,23 \pm 0,03$ mg y $0,23 \pm 0,01$ mg, respectivamente) (**Tabla 2**). Tampoco los juveniles de esta especie presentaron consumo de microplásticos en época de lluvia.

Variación espaciotemporal de la dieta

La variación espaciotemporal de la dieta de las cuatro especies con mayor cantidad de individuos recolectados y analizados mostró que *A. simonsi* presentó diferencias en la dieta entre épocas y áreas. Durante la época seca en el área externa, con 90 % de similitud, se agrupó en un mismo nicho alimentario *B. pinnimaculatus*, en la que se observó la prevalencia del consumo de crustáceos. En la época de lluvia en el área externa, con 90% de similitud, *A. simonsi* se agrupó en un nicho alimentario con la especie *N. troschelli*. Este grupo se caracterizó por el consumo de crustáceos y peces. En contraste, en el área interna la época no presentó una influencia para *A. simonsi* en cuanto al cambio de la dieta, y con 80% de similitud, la especie se agrupó con *C. multiradiatus*. Se observó, además, que el área del estuario durante la época de lluvia no influyó sobre su dieta. Este grupo se caracterizó por presentar un contenido estomacal variado, sin preferencia por un ítem alimentario específico (**Figura 2**).

Los análisis de la variación espacial en la dieta de las especies más representativas mostraron diferencias significativas ($p(\text{PERM}) < 0,05$) en *N. troschelli* y *C. multiradiatus* en cuanto al consumo de crustáceos, siendo este mayor en el estuario externo para ambas especies ($2016,11 \pm 374,38$ mg, $88,25 \pm 17,96$ mg, respectivamente) (**Tabla 3**). En el caso de *A. simonsi* se encontraron diferencias significativas ($p(\text{Perm}) < 0,05$) en el consumo de crustáceos, peces y detritos. El mayor consumo de crustáceos se presentó en el estuario externo en la época de lluvia ($365,37 \pm 40,83$ mg) (**Tabla 4**). Por último, el consumo de detritos fue mayor en el estuario externo en la época de lluvia ($93,51 \pm 16,86$ mg) (**Tabla 4**).

Bagre pinnimaculatus presentó un mayor consumo de crustáceos en época de lluvia y en el estuario externo. El consumo de peces de los individuos adultos de esta especie fue mayor en temporada seca ($128,37 \pm 6,14$ mg) y en el estuario externo ($128,97 \pm 14,54$ mg). En el caso de los juveniles, estos consumieron más peces en la temporada de lluvia ($61,13 \pm 35,29$ mg) y en el estuario externo ($75,51 \pm 6,68$ mg) (**Tabla 4**).

Tabla 2. Consumo de microplásticos por estado ontogénico y época en *A. simonsi* y *B. pinnimaculatus*. Las letras representan los grupos formados estadísticamente mediante PERMANOVA ($p(\text{Perm}) \leq 0,05$).

Especie	Estado ontogénico	n	Época	Microplásticos (mg)
<i>A. simonsi</i>	Adulto	22	Lluvia	0,24 ± 0,03 b
		28	Seca	0,50 ± 0,09 a
	Joven	8	Lluvia	0,75 ± 0,03 b
		27	Seca	1,47 ± 0,88 a
<i>B. pinnimaculatus</i>	Adulto	22	Lluvia	0,23 ± 0,03
		55	Seca	0,10 ± 0,01
	Joven	3	Lluvia	--
		86	Seca	0,23 ± 0,01

Los números en negrita indican los grupos formados estadísticamente mediante PERMANOVA

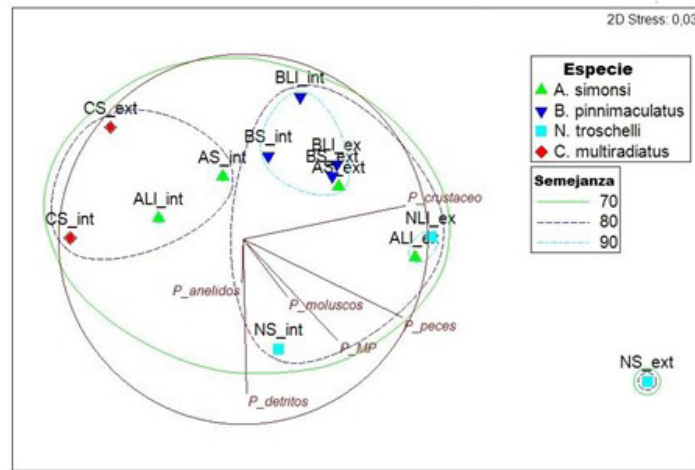


Figura 2. Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (nMDS) de la variación espaciotemporal de la dieta de *A. simonsi* (A), *B. pinnimaculatus* (B), *C. multiradiatus* (C) y *N. troschelli* (N). S: época seca; Ll: época de lluvia; ext: área externa; int: área interna

Tabla 3. Consumo de presas en *Notarius troschelli* y *Cathorops multiradiatus*. Las letras representan los grupos formados estadísticamente mediante PERMANOVA ($p(\text{Perm}) \leq 0,05$).

Especie	n	Zona	Crustáceos (mg)	Peces (mg)	Detritos (mg)	Microplásticos (mg)
<i>N. troschelli</i>	14	Externo	2016,11 ± 374,38 a	642,98 ± 89,56	41,29 ± 8,09	3,54 ± 0,81
	16	Interno	65,56 ± 4,71 b	245,85 ± 51,65	32,48 ± 3,96	1,76 ± 0,41
<i>C. multiradiatus</i>	5	Externo	88,25 ± 17,96 a	-	2,15 ± 0,98	-
	19	Interno	24,76 ± 3,65 b	2,15 ± 0,52	38,10 ± 4,21	0,04 ± 0,01

Tabla 4. Consumo de presas en *Ariopsis simonsi* y *Bagre pinnimaculatus*. Las letras representan los grupos formados estadísticamente mediante PERMANOVA ($p(\text{Perm}) \leq 0,05$).

Especie	N	Crustáceos (mg)	Peces (mg)	Detritos (mg)	Microplásticos (mg)		
<i>A. simonsi</i>	Zona	Externo	36	330,46 ± 10,55 a	283,17 ± 19,58 a	56,29 ± 7,87	1,21 ± 0,18
		Interno	62	155,04 ± 5,70 b	56,99 ± 5,45 b	8,23 ± 0,70	0,46 ± 0,04
	Época	Lluvia	30	258,06 ± 12,20	265,04 ± 24,30 a	67,07 ± 9,90 a	0,38 ± 0,02
		Seca	68	210,48 ± 5,71	87,44 ± 5,32 b	6,72 ± 0,60 b	0,98 ± 0,10
	Época x zona	Lluvia-Ext	21	353,90 ± 19,16	365,37 ± 40,83 a	93,51 ± 16,86 a	0,24 ± 0,03
		Lluvia-Int	9	34,44 ± 3,13	30,94 ± 2,82 b	5,37 ± 0,93 ab	0,69 ± 0,11
		Seca-Ext	15	295,30 ± 23,21	159,86 ± 18,86 a	0,46 ± 0,12 c	2,66 ± 0,70
Seca-Int	53	181,52 ± 7,53	62,71 ± 7,34 b	8,86 ± 0,94 b	0,40 ± 0,05		
<i>B. pinnimaculatus</i>	Zona	Lluvia	22	337,32 ± 17,35	105,09 ± 13,13	0,18 ± 0,03	0,23 ± 0,02
	Seca	55	271,19 ± 5,01	128,37 ± 6,14	13,28 ± 1,63	0,10 ± 0,01	
Adultos	Época	Externo	54	312,82 ± 6,03	118,63 ± 5,95	13,51 ± 1,67	0,16 ± 0,01
	Interno	23	236,69 ± 11,39	128,97 ± 14,54	0,23 ± 0,05	0,08 ± 0,01	
<i>B. pinnimaculatus</i>	Zona	Lluvia	3	439,77 ± 128,90	61,13 ± 35,29	-	-
	Seca	86	293,61 ± 6,99	49,40 ± 2,66	1,54 ± 0,08	0,23 ± 0,01	
	Juveniles	Época	Externo	46	371,31 ± 17,19	75,51 ± 6,68	1,66 ± 0,12
Interno		43	220,68 ± 5,65	22,28 ± 1,43	1,31 ± 0,19	0,39 ± 0,04	

Dinámica ambiental

La salinidad presentó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre áreas del estuario (interna-externa) y en la interacción época-área, siendo significativamente mayor en el área externa ($25,77 \pm 0,10$). A lo largo de toda la investigación fue significativamente mayor en la época de lluvia y en la zona externa ($26,83 \pm 0,15$). El oxígeno disuelto presentó diferencias significativas entre áreas y en la interacción época-área, siendo significativamente mayor en el estuario externo ($7,27 \pm 0,05 \text{ mg L}^{-1}$) y en la interacción lluvia-estuario externo ($7,32 \pm 0,11 \text{ mg L}^{-1}$). Con respecto al pH, los valores oscilaron entre 6 y 8, con diferencias significativas entre áreas e interacción época-área. El pH fue significativamente mayor en el área externa ($7,93 \pm 0,01$) y en la interacción época de lluvias - estuario interno ($8,06 \pm 0,01$). En el caso de la temperatura, sus valores oscilaron entre $27,5$ y $28,9$ °C, siendo significativamente mayores en la época seca en el estuario externo ($28,89 \pm 0,09$ °C). Por último, la transparencia presentó diferencias significativas entre áreas, siendo mayor en la externa ($53,42 \pm 1,61 \text{ cm}$) (**Tabla S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3316/5312>).

Relación entre la variación en la dieta y la dinámica ambiental

El recurso alimentario de mayor preferencia en las especies de la familia Ariidae fueron los crustáceos, seguidos de los peces. No obstante, cada especie presentó agrupaciones según el recurso alimentario de mayor aprovechamiento. Mediante modelos aditivos generalizados univariados (GAM) se analizaron las cuatro especies presentes en las dos áreas y épocas del muestreo; los datos se corrieron evaluando entre las familias de error gaussiana, gaussiana log, de Poisson y Tweed, buscando entender cómo se distribuían los datos y qué tan bien se ajustaba el modelo a la influencia de la dinámica ambiental en la variación de la dieta.

Dieta y dinámica ambiental de A. simonsi. En el grupo de datos correspondiente a *A. simonsi*, la familia gaussiana fue la que indicó una relación entre la dieta y la dinámica ambiental; se observó que el consumo de crustáceos en *A. simonsi* tuvo una relación lineal significativa con la temperatura y el oxígeno disuelto ($p < 0,05$) (**Tabla 5**). El consumo de crustáceos fue mayor en las aguas cálidas del estuario (28 °C) que presentaban porcentajes altos de oxígeno disuelto (>80 %), lo que indica que la abundancia de crustáceos presentó una dependencia significativa frente a las variables termodinámicas ($F=6,3$, $p=0,014$) y de oxigenación ($F=4,6$, $p=0,035$).

Por el contrario, no se hallaron efectos significativos ($p > 0,05$) en los grupos de peces, detritos y materia particulada (MP). En el caso de la MP, sin embargo, se observaron tendencias de respuesta no lineal frente al oxígeno disuelto ($\text{edf}=2,74$, $p=0,051$) y la conductividad eléctrica ($\text{edf}=1,94$, $p=0,051$).

Dieta y dinámica ambiental B. pinnimaculatus. Al igual que en *A. simonsi*, en *B. pinnimaculatus* la familia gaussiana fue la que indicó una relación con los datos de la dieta y la dinámica ambiental. Los resultados mostraron que la dinámica de los detritos estuvo fuertemente influenciada por las condiciones fisicoquímicas del hábitat (**Tabla 6**). Se observaron efectos significativos del oxígeno disuelto ($F=3,49$, $p=0,0038$), el pH ($F=3,57$, $p=0,0123$), la conductividad eléctrica ($F=3,04$, $p=0,0358$), los sólidos disueltos totales ($F=3,19$, $p=0,0438$) y la transparencia ($F=2,97$, $p=0,0160$). Estas relaciones evidenciaron una naturaleza no lineal como se observa en la **Tabla 6**, donde $\text{edf} > 1$. En contraste, no se detectaron efectos significativos de las variables ambientales sobre los crustáceos, los peces o la materia particulada (MP).

Dieta y dinámica ambiental en C. multiradiatus. Se evaluó la influencia de las variables fisicoquímicas en los ítems alimenticios en la dieta de *C. multiradiatus*. Entre los modelos analizados, solo tres respondieron a la familia gaussiana, dado que la variable de respuesta se comporta como una proporción continua. El modelo que incluyó el porcentaje de oxígeno disuelto (OD_por) presentó el mejor ajuste, con el valor más bajo en el criterio de información de Akaike ($\text{AIC}=-53,31$) y fue en el que se determinó un efecto significativo

Tabla 5. Resultados de los modelos aditivos generalizados univariados (GAM) en la especie *Ariopsis simonsi* (n=98). Se evaluó la variación del consumo de crustáceos (cru), peces (pec), detritos (det), y microplásticos (MPs) según cada variable y las familias de modelos de datos (gaussiana, gaussiana log, de Poisson y Tweedie).

Ítems alimentarios	Variables ambientales	Familia	edf	F	p	AIC
Crustáceos	Sal	Gaussiana	2,18	2,4	0,0827	46,89
	OD	Gaussiana	1	4,6	0,0353*	46,51
	OD_por	Gaussiana	1	4,14	0,0456	46,96
	pH	Gaussiana	1	3,82	0,0568	24,99
	Temp	Gaussiana	1	6,3	0,0144*	44,89
	CE	Gaussiana	2,38	2,28	0,0657	45,89
	TDS	Gaussiana	2,21	2,49	0,0708	46,51
	Trans	Gaussiana	1,97	2,55	0,0849	47,07
Peces	Sal	Gaussiana	1	0,66	0,42	105,93
	OD	Gaussiana	1	0,63	0,429	105,96
	OD_por	Gaussiana	1	0,63	0,43	105,96
	pH	Gaussiana	1,12	0,06	0,945	89,85
	Temp	Gaussiana	1,3	0,1	0,847	106,93
	CE	Gaussiana	1,37	0,83	0,547	106,31
	TDS	Gaussiana	1	0,68	0,415	105,92
	Trans	Gaussiana	1	0,05	0,82	106,55
Detritos	Sal	Gaussiana	1	0,14	0,712	-28,29
	OD	Gaussiana	1	0,07	0,797	-28,21
	OD_por	Gaussiana	1	0,07	0,797	-28,21
	pH	Gaussiana	1	0	0,971	2,41
	Temp	Gaussiana	1	0	0,962	-28,15
	CE	Gaussiana	1	0,16	0,689	-28,31
	TDS	Gaussiana	1	0,16	0,694	-28,3
	Trans	Gaussiana	1	0,56	0,458	-28,71
MP	Sal	Gaussiana	2,01	2,7	0,0676	-579,44
	OD	Gaussiana	2,74	2,75	0,0511	-580,98
	OD_por	Gaussiana	2,92	2,65	0,0552	-581,08
	pH	Gaussiana	1,43	2,16	0,206	-359
	Temp	Gaussiana	1	1,58	0,212	-576,55
	CE	Gaussiana	1,94	2,95	0,0516	-579,98
	TDS	Gaussiana	2,02	2,72	0,067	-579,47
	Trans	Gaussiana	1,95	1,97	0,117	-578,35

*p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001; Sal = Salinidad; OD = Oxígeno disuelto; OD_por= Oxígeno disuelto porcentual; Temp=Temperatura; CE=Conductividad Eléctrica; TDS=Sólidos Disueltos Totales; Trans=Transparencia

de la profundidad en la proporción de crustáceos consumidos (F=4,46; p=0,048, con un grado estimado de libertad (edf = 1) que indica una relación lineal (Tabla S2, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3316/5312>).

Dieta y Dinámica ambiental N. troschelli. En la tabla de los modelos aditivos generalizados (GAM) se observa que la dieta de *N. troschelli* presentó una sensibilidad significativa a las condiciones fisicoquímicas, especialmente en el consumo de crustáceos y peces. El primer ítem alimentario registró la mayor cantidad de relaciones significativas

con las variables ambientales al utilizar la familia de error gaussiana log; el oxígeno disuelto porcentual fue la variable más significativa ($p=0,0015$); el pH también tuvo una relación altamente significativa ($p=0,0033$). En cuanto a la salinidad y la conductividad, se observó una relación significativa con la salinidad ($p=0,0141$) y la conductividad eléctrica

Tabla 6. Resultados de los modelos aditivos generalizados univariados (GAM) en *Bagre pinnimaculatus* ($n=183$). Se evaluó la variación del consumo de crustáceos (cru), peces (pec), detritos (det), y microplásticos (MPs) según cada variable y las familias de modelos de datos gaussiana, gaussian log, de Poisson y Tweedie.

Ítems alimentarios	Variables ambientales	Familia	edf	F	p	AIC
Crustáceos	Sal	Gaussiana	1	0,14	0,713	233,67
	OD	Gaussiana	1,39	0,26	0,796	234,23
	OD_por	Gaussiana	1	0,03	0,859	233,78
	pH	Gaussiana	1	0,12	0,731	233,69
	Temp	Gaussiana	1,66	0,85	0,443	233,52
	CE	Gaussiana	1	0,07	0,792	233,74
	TDS	Gaussiana	1	0,01	0,915	233,8
	Trans	Gaussiana	1	1,15	0,284	232,65
Peces	Sal	Gaussiana	1	1,24	0,266	48
	OD	Gaussiana	1	2,57	0,111	46,68
	OD_por	Gaussiana	1	2,9	0,091	46,34
	pH	Gaussiana	1	0,79	0,377	48,46
	Temp	Gaussiana	1	0,13	0,721	49,12
	CE	Gaussiana	1	1,12	0,291	48,12
	TDS	Gaussiana	1	1,3	0,256	47,94
	Trans	Gaussiana	1	0	0,950	49,25
Detritos	Sal	Gaussiana	2,14	3,05	0,053	-510,86
	OD	Gaussiana	1,45	2,36	0,162	-508
	OD_por	Gaussiana	4,54	3,49	0,0038**	-520,18
	pH	Gaussiana	2,31	3,57	0,0123*	-515,03
	Temp	Gaussiana	1	1,36	0,245	-506,87
	CE	Gaussiana	1,95	3,04	0,0358*	-511,47
	TDS	Gaussiana	2,02	3,19	0,0438*	-511,09
	Trans	Gaussiana	3,76	2,97	0,0160*	-514,79
MP	Sal	Gaussiana	1,44	0,96	0,487	-1839,1
	OD	Gaussiana	1,89	1,36	0,281	-1839,97
	OD_por	Gaussiana	2,21	1,92	0,207	-1841,13
	pH	Gaussiana	1	0,06	0,812	-1838,75
	Temp	Gaussiana	1	0,23	0,636	-1838,92
	CE	Gaussiana	1,69	0,98	0,400	-1839,28
	TDS	Gaussiana	1,47	0,88	0,513	-1838,98
	Trans	Gaussiana	1	1,19	0,276	-1839,9

* $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$

($p=0,0208$), lo que sugiere que la disponibilidad o la actividad de forrajeo de crustáceos depende de los gradientes de la mezcla estuarina. Por último, los sólidos disueltos (TDS) también influyeron significativamente ($p=0,0161$). Estas relaciones fueron de naturaleza no lineal, como se evidencia en la **Tabla 7**, donde $edf > 1$.

A diferencia de los crustáceos, el consumo de peces se ajustó mejor a una familia gaussiana lineal o casi lineal (edf cercano a 1). En este caso, solo tres variables ambientales (salinidad, conductividad eléctrica y sólidos disueltos totales) representaron una relación

Tabla 7. Resultados de los modelos aditivos generalizados univariados (GAM) en la especie *N. troschelli* ($n=30$). Se evaluó la variación del consumo de crustáceos (cru), peces (pec), detritos (det), y microplásticos (MPs) según cada variable y las familias de modelos de datos gaussiana, gaussiana log, de Poisson y Tweedie.

Items alimentarios	Variables ambientales	Familia	edf	F	p	AIC
Crustáceos	Sal	Gaussiana log	1,49	6,23	0,0141*	117,21
	OD	Gaussiana log	2,11	7,39	0,0025**	112,53
	OD_por	Gaussiana log	2,07	8,09	0,0015**	111,57
	pH	Gaussiana log	2,94	5,67	0,0033**	112,36
	Temp	Gaussiana log	1,02	0,38	0,562	125,01
	CE	Gaussiana log	1,81	4,23	0,0208*	117,75
	TDS	Gaussiana log	1,61	5,48	0,0161*	117,44
	Trans	Gaussiana log	1	0,67	0,419	124,66
Peces	Sal	Gaussiana	1,44	6,26	0,0168*	81,52
	OD	Gaussiana	1,89	1,92	0,205	86,54
	OD_por	Gaussiana	1,86	2,24	0,150	85,95
	pH	Gaussiana	1,83	2,94	0,0598	84,14
	Temp	Gaussiana	1	2,41	0,132	86,79
	CE	Gaussiana	1,38	6,94	0,0127*	80,98
	TDS	Gaussiana	1,37	7,02	0,0123*	80,94
	Trans	Gaussiana	1	0,05	0,822	89,21
Detritos	Sal	Gaussiana	1	1,02	0,322	-54,8
	OD	Gaussiana	1,88	1,43	0,274	-55,34
	OD_por	Gaussiana	1,9	1,58	0,240	-55,64
	pH	Gaussiana	1,55	1,63	0,303	-55,25
	Temp	Gaussiana	1	0,83	0,371	-54,6
	CE	Gaussiana	1	0,97	0,333	-54,75
	TDS	Gaussiana	1,08	0,9	0,396	-54,54
	Trans	Gaussiana	1	0,64	0,432	-54,4
MP	Sal	Gaussiana	1	1,98	0,171	-188,36
	OD	Gaussiana	1,86	1,35	0,302	-187,71
	OD_por	Gaussiana	1,88	1,53	0,257	-188,08
	pH	Gaussiana	1,37	2,06	0,235	-188,33
	Temp	Gaussiana	1	1,12	0,299	-187,49
	CE	Gaussiana	1	2,04	0,165	-188,42
	TDS	Gaussiana	1	1,96	0,173	-188,34
	Trans	Gaussiana	1	0,38	0,543	-186,71

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

significativa en los GAM, la salinidad ($p=0,0168$) y la conductividad ($p=0,0127$), lo que indica que *N. troschellii* consume más peces en puntos con mayor influencia marina (aguas más salinas). En cuanto a los sólidos disueltos, la TDS fue la variable con el p más bajo para este grupo ($p=0,0123$), lo que sugiere que la presencia de presas piscícolas podría estar vinculada a zonas de mayor estabilidad iónica en el estuario.

La idoneidad de la familia gaussiana para todos los modelos sugiere una distribución simétrica de errores y una varianza constante en las variables de respuesta, lo que permitió capturar tanto las relaciones lineales como las no lineales ($edf > 1$) sin necesidad de transformaciones logarítmicas o modelos de conteo específicos.

Discusión

Hábitos tróficos

Según los resultados de nuestro estudio, *B. pinnimaculatus*, *A. simonsi* y *N. troschellii* consumieron crustáceos de forma regular como presa principal, lo que coincide con estudios realizados para ariidos como *B. panamensis* en el golfo de California, donde se encontró que la especie se alimenta en gran parte de crustáceos bentónicos (Muro-Torres *et al.*, 2018). Otras especies como *Ariopsis sp.* y *Notarius sp.* pueden cambiar su dieta de acuerdo con la talla, la cual puede corresponder a diferentes estados ontogénicos (Sandoval-Londoño *et al.*, 2014). No obstante, se ha reportado que su dieta se basa en invertebrados bentónicos, crustáceos y poliquetos (Sandoval-Londoño *et al.*, 2014). En varios estudios se señala que los crustáceos (camarones, cangrejos) son presas de gran importancia en la dieta de la familia Ariidae (De la Cruz-Agüero *et al.*, 2010; Sandoval-Londoño *et al.*, 2014; Flores-Ortega & Robles-Ravelero, 2019), lo que respondería a que los hábitats estuarinos favorecen la reproducción de crustáceos, permitiendo así mayor abundancia de estos organismos en el ecosistema (Ibarra *et al.*, 2014; Gamboa *et al.*, 2018) y convirtiéndolos en un recurso alimentario abundante que puede ser aprovechado por varias especies.

En el presente estudio se evidenció que los cuatro ariidos más representativos consumieron una variedad de ítems, lo que puede indicar que cada especie aprovecha el recurso de acuerdo con su adaptación a los hábitats, su fisiología y la disponibilidad del recurso en el medio (Sánchez *et al.*, 2012), convirtiéndose en especies de hábitos oportunistas que utilizan diversos tipos de presas disponibles en el hábitat. Nuestros resultados concuerdan con lo registrado en otros estudios (Flores-Ortega & Robles-Ravelero, 2019., Muro-Torres *et al.*, 2018) en los que se señala que las especies demersales presentan una superposición alimentaria, consumen los recursos alimentarios disponibles y cambian sus preferencias de acuerdo a la abundancia de presas en el medio.

Ingestión de microplásticos

Los microplásticos se han convertido en uno de los contaminantes de mayor preocupación por su difícil manejo, en especial en las zonas costeras donde se reciben descargas directas de los ríos y aguas servidas de las poblaciones cercanas, con abundantes contaminantes que incluyen microplásticos (Mieles, 2020). Nuestros resultados también sugieren que las especies de bagres evaluadas consumieron microplásticos en todas las áreas del estuario y en todas las épocas de muestreo, sin importar su estado ontogénico, como en el caso de *B. pinnimaculatus* y *A. simonsi*. Esto se debería a que los bagres son considerados demersales y además omnívoros, así que tienen un abanico de fuentes de alimentos morfológicamente similares a los microplásticos (Tafurt-Villarraga *et al.*, 2021; da Costa *et al.*, 2023; Du *et al.*, 2025). Los resultados evidenciaron que estos contaminantes tienen una amplia área de influencia en el ecosistema y que las especies demersales son muy vulnerables frente a su consumo incidental (García *et al.*, 2021; Du *et al.*, 2025).

Desde una perspectiva ecológica, la presencia de microplásticos en el tracto digestivo de los peces puede causar bloqueos intestinales, reducción de la eficiencia de absorción de nutrientes y alteraciones en el crecimiento (Cole *et al.*, 2013). Asimismo, los microplásticos pueden ser vectores de contaminantes como los metales pesados, que pasan a los tejidos

musculares de los peces mediante un proceso de bioacumulación (**Wright *et al.*, 2013**). Estudios como el de **Smith *et al.* (2018)** evidencian la traslocación de nanoplásticos al tejido muscular y la persistencia de los contaminantes químicos, que terminan siendo un riesgo latente de toxicidad sistémica, disrupción endocrina e inflamación sistémica en los humanos. En comunidades costeras como Tumaco, donde los bagres son fuente de alimento, la exposición a estos materiales podría crear riesgos epidemiológicos, por lo que debería regularse la disposición final de las partículas antropogénicas, especialmente los microplásticos, en las fuentes hídricas (**Cañón *et al.*, 2025**).

La mayoría de los microplásticos detectados en este estudio fueron fibras, similar a lo encontrado en otros varios estudios que las registraron como el elemento de mayor concentración en el área de muestreo (**Ory *et al.*, 2018**; **Vásquez-Molano *et al.*, 2021**; **Vivas-Sánchez *et al.*, 2023**). Ello puede asociarse a la inadecuada gestión de los residuos, incluidos textiles y artes de pesca, que se relacionan con la descomposición de elementos más grandes y se consideran secundarios de fuentes difusas (**Lehtiniemi *et al.*, 2018**).

En cuanto al color, las fibras azules fueron las más predominantes (52 %) en los ariidos estudiados, similar a lo registrado por **Mieles (2020)** en una investigación realizada en Puerto Hondo (Guayaquil, Ecuador), en la que se reportó que el 68 % de los estómagos analizados presentaron fibras de microplásticos de color azul, en contraste con los resultados registrados por **Mizraji *et al.* (2017)** en su estudio en las pozas superiores de Marea de las Cruces, costa central de Chile, en el cual describieron que las larvas y peces analizados presentaron mayor cantidad de fibras de microplásticos de coloración roja en el contenido estomacal. Por otra parte, en el estudio que llevaron a cabo en la costa oriental de Tailandia, **Phaksopa *et al.* (2021)** registraron en los peces costeros mayor contenido de fibras negras (50 %), seguidas de rojas (33 %), lo que indicaría que la composición de microplásticos varía en función del área de captura y el tipo de contaminantes plásticos vertidos al medio.

Los tipos de polímeros identificados (polipropileno y polietileno) coinciden con lo hallado por **Yaday & Mantri (2025)**. Estos polímeros representan el 57 % de los plásticos producidos a nivel mundial para su uso en el comercio, la industria, el ámbito doméstico y la agricultura (**Lithner *et al.*, 2011**).

Variación espaciotemporal de la dieta

En cuanto a la variación espaciotemporal, se observó que *A. simonsi*, *C. multiradiatus* y *N. troschelli* presentaron un elevado consumo de crustáceos, lo que se asemeja a lo hallado en los estudios realizados por **Cruz *et al.* (2000)** en Baja California y por **López (2011)** en la ensenada de Pianguita en el Pacífico colombiano. En el primero se observó un alto consumo de crustáceos (*Callinectes bellicosus* y *Penaeus californiensis*) en *Notarius platypogon* tanto en verano como en primavera, aunque con una tendencia a un mayor consumo en verano (**Cruz *et al.*, 2000**), en tanto que en el estudio de **López (2011)** sobre la ecología trófica de *Cathorops fuerthii* se encontró que a lo largo de las temporadas de lluvia y sequía hubo un consumo constante de crustáceos, seguidos de peces, bivalvos y poliquetos.

En cuanto a nuestros análisis de la variación espaciotemporal de la dieta de *A. simonsi*, *C. multiradiatus* y *N. troschelli*, se evidenciaron diferencias significativas en el consumo de crustáceos, siendo mayor en el estuario externo para las tres especies. Ello coincide con los resultados de **Gamboa *et al.* (2018)** sobre la estructura y la composición de macroinvertebrados en la bahía de Buenaventura. Los autores detectaron mayor abundancia de macroinvertebrados en el estuario externo, asociada a una mayor salinidad del agua y a una oferta ambiental que favoreció la presencia y abundancia de macroinvertebrados.

En el caso de la especie *B. pinnimaculatus*, se observó la influencia de la etapa ontogénica, siendo el consumo de peces mayor en los individuos adultos que en los juveniles, que comieron, en cambio, una mayor cantidad de crustáceos. Estos resultados concuerdan con los hábitos alimentarios de *Bagre marinus* encontrados en el estudio de **Hernández *et al.* (2018)** en el golfo de Urabá en el Caribe colombiano. En dicho estudio, los individuos juveniles de *B. marinus* registraron un mayor consumo de crustáceos penaeidos, en tanto

que los adultos consumieron principalmente peces (*Opisthonema oglinum*). Ello muestra las variaciones ontogénicas en la dieta de los bagres, siendo los juveniles más bentófagos, mientras que los adultos consumen peces en mayor proporción (Cañón *et al.*, 2025).

En cuanto a la ontogenia, se deben tener en cuenta los posibles sesgos por la estimación de la madurez bajo la presión ejercida por la sobrepesca. Las ecuaciones empíricas de Froese & Binohlan (2000) asumen una relación alométrica constante entre el crecimiento somático y el inicio de la madurez. No obstante, la explotación intensiva altera esta relación debido al truncamiento de la estructura de tallas (Jørgensen *et al.*, 2007). La sobreexplotación pesquera causa la desaparición de los individuos de mayor tamaño, lo que conlleva una subestimación del tamaño de madurez de la especie y hace que las ecuaciones estimen una madurez en tallas menores de las que biológicamente corresponden a un *stock* saludable (Binohlan & Froese, 2009). Es fundamental tener en cuenta que la presión de la sobrepesca puede inducir una maduración temprana como respuesta compensatoria, lo que debe verificarse directamente mediante el análisis histológico o de las gónadas de los individuos capturados para reflejar así la plasticidad fenotípica real (Sánchez *et al.*, 2012).

Relación entre la variación de la dieta y la dinámica ambiental

El análisis de la dinámica ambiental mostró que la salinidad fue significativamente mayor en la época de lluvia y en el estuario externo, resultados que son posibles porque las lluvias coinciden con la temporada de mayor intensidad de la corriente de Humboldt, que se caracteriza por una baja temperatura, alta salinidad y concentración de nutrientes. Esta corriente se mueve en dirección sur-norte, paralela a las costas desde Chile y Perú hasta el golfo de Guayaquil y las islas Galápagos al norte, en el Pacífico Ecuatorial Oriental (Montes, 2010; Bucheli *et al.*, 2019). Al ser fría, oxigenada y rica en nutrientes, esta corriente los aporta a las aguas marinas de la porción externa de la bahía, marcando una diferencia significativa en esa área y en esa época del año. Así, es posible decir que la temperatura es significativamente mayor en la época seca en el estuario externo debido a la menor influencia de la corriente de Humboldt en esos meses.

En cuanto a la influencia de la dinámica ambiental sobre la variación en la dieta de los bagres, se observó que esta depende también de los cambios fisicoquímicos del estuario, un fenómeno común en peces tropicales de las zonas de transición (Blaber, 2020). Los resultados de los modelos aditivos generalizados (GAM) demuestran que, aunque los crustáceos y peces son los recursos de base, su aprovechamiento está regulado por variables como la temperatura, el oxígeno disuelto y la salinidad, las cuales dictan la disponibilidad de las presas y la eficiencia metabólica de los depredadores.

Ariopsis simonsi presentó una relación lineal entre el consumo de crustáceos con la temperatura y el OD, lo que sugiere una mayor presencia de este ítem alimentario. Nuestros resultados coincidieron con los de Gamboa *et al.* (2018) y Salcedo *et al.* (2022) en sus estudios en las bahías de Buenaventura y Tumaco, respectivamente, en los que hallaron mayor abundancia de macroinvertebrados en las áreas externas del estuario, área que presenta valores altos de oxígeno disuelto, transparencia y salinidad. Por otro lado, según la teoría metabólica de la ecología de Brown *et al.* (2004), el aumento de la temperatura en estuarios tropicales acelera las tasas metabólicas en los peces (como los bagres), incrementando su demanda energética, lo que se traduce en una presión de depredación más intensa sobre las comunidades de crustáceos bentónicos (Yáñez & Lara, 1988).

El mayor consumo de detritos en *B. pinnimaculatus* se presentó en la época seca, acorde con lo encontrado por Molina *et al.* (2020), quienes registraron que la mayor cantidad de sedimentos precipitados se dio en la época seca. Además, en esta especie se presentó una relación no lineal significativa entre el consumo de detritos y múltiples variables (OD, pH, CE, TDS y transparencia). La significación del oxígeno disuelto ($p=0,0038$) y de la transparencia ($p=0,0160$) indican que esta especie recurre a los detritos, posiblemente como un recurso subsidiario durante periodos de cambios en la columna de agua. Según Layman *et al.* (2007), el consumo de detritos en bagres estuarinos funciona como un

mecanismo de resiliencia alimentaria ante la baja visibilidad o cambios en la productividad de las presas vivas, lo que permite a la especie mantener su nicho funcional a pesar de la variabilidad ambiental.

Por su parte, *C. multiradiatus* presentó un mayor consumo de crustáceos en aguas con mayor transparencia, lo que sugiere una dependencia crítica de la oxigenación del medio para el aprovechamiento de los recursos e indica que la disponibilidad y la captura de los crustáceos dependen de la oxigenación de la columna de agua, que actúa como un filtro ambiental y regula el éxito de caza (Wing & Jack, 2014).

Por último, en la especie *N. troschellii* se observó un mayor consumo de peces en aguas más salinas, lo que coincide con los resultados de varios estudios que informaron que la distribución de peces adultos y juveniles, presas potenciales en áreas costeras, respondió principalmente a los elevados niveles de salinidad (Yáñez & Lara, 1988; Sánchez et al., 2007; Dantas et al., 2010; Pauly, 2022).

Aunque el consumo de microplásticos no mostró relaciones significativas en la mayoría de los modelos, las tendencias cercanas a la significación en *A. simonsi* con respecto al oxígeno disuelto y la conductividad eléctrica ($p=0,051$) sugieren que la dinámica de transporte de estos elementos podría estar influenciada por los gradientes de salinidad y los procesos de floculación en el estuario. Esto plantea una preocupación ambiental, ya que la ingestión accidental de estos materiales parece estar ligada a los mismos procesos físicos que regulan el alimento natural (Lusher et al., 2017).

Conclusiones

Se evaluaron 409 individuos pertenecientes a 13 especies de bagre y se encontró que la dieta de las especies comerciales en la bahía de Tumaco está regulada por la zonificación del estuario. La parte externa presenta mayor influencia marina (alta salinidad y oxígeno disuelto, y mayor transparencia), lo que la convierte en un área de mayor oferta alimentaria, favoreciendo la presencia de crustáceos y su consumo por parte de especies como *Ariopsis simonsi*, *Cathorops multiradiatus* y *Notarius troschelli*. Aunque los crustáceos son el ítem preferido (IIR 40 -100 %) de los ariidos evaluados, existe una segregación de nicho. *Notarius troschelli* exhibió una transición hacia una dieta piscívora en aguas de mayor salinidad y estabilidad iónica, en tanto que *Bagre pinnimaculatus* utilizó los detritos como recurso ante los cambios en las variables ambientales (transparencia y pH).

Una cuarta parte de los individuos tenía microplásticos en su contenido estomacal, lo que sugiere que la ingestión incidental de estos contaminantes varía de acuerdo con la especie, la época y la porción del estuario afectado, y podría estar ligada a procesos de transporte físico (como la floculación en el gradiente de salinidad), más que a una selección biológica activa. La presencia de microplásticos en los estómagos confirma la vulnerabilidad de las especies demersales debido a su hábito alimentario oportunista y su interacción con el sedimento. Las fibras azules de polipropileno y polietileno fueron los contaminantes predominantes, lo que refleja una gestión inadecuada de residuos textiles y artes de pesca en la región.

La presencia constante de microplásticos en los sistemas estuarinos, y el consumo incidental en especies de gran importancia comercial, como lo son *A. simonsi*, *B. pinnimaculatus*, *C. multiradiatus* y *N. troschelli*, plantea un riesgo latente para la seguridad alimentaria de pueblos costeros como Tumaco. Los bagres actúan como vectores de contaminantes que pueden representar un riesgo de toxicidad sistémica para las comunidades que dependen de estos recursos pesqueros.

Información suplementaria

Ver la información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3316/5312>

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad Nacional de Colombia por el apoyo institucional, al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación por la financiación del proyecto “Evaluación de la biodiversidad y la dinámica ecosistémica para determinar prioridades de conservación y sustentabilidad de la pesca artesanal en la bahía de Tumaco, Nariño” (Codigo 65500), del cual se deriva este estudio, y a los integrantes del grupo de investigación en Ecología y Contaminación Acuática por el apoyo en campo y en el laboratorio.

Contribución de los autores

MCB, DEG, GD: búsqueda y conceptualización bibliográfica, investigación, metodología, análisis de datos, discusión, redacción, revisión y edición de la versión final. **MCB, EG:** manejo de los *softwares* y tratamiento de datos. Todos los autores leyeron y aprobaron la versión final del manuscrito.

Conflicto de intereses

No se declaran conflictos de intereses.

Referencias

- Andrady, A. L.** (2011). Microplastics in the marine environment. *Marine Pollution Bulletin*, 62(8), 1596-1605. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.05.030>
- Arboleda, I., Molina Sandoval, A., Duque, G.** (2024). Influence of environmental conditions on distribution and types of microplastics in surface waters of Tumaco Bay, Colombian Pacific. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR*, 53(1). <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2024.53.1.1268>
- Ardila, C. L.** (2000). *Determinación de mercurio en organismos marinos de interés comercial y su relación con los niveles de la población de pescadores en algunas zonas del pacífico colombiano*. [Tesis]. Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Ecología. <https://docta.ucm.es/entities/publication/771c9b87-44bc-45a8-b3d3-13957ba71126>
- Barletta, M., Costa, M. F., Dantas, D. V.** (2020). Ecology of microplastics contamination within food webs of estuarine and coastal ecosystems. *MethodsX*, 7, 100861. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2020.100861>
- Beltrán-Vega, G.** (2019). *Etnoictiología de los bagres marinos (familia Ariidae) comercializados en San Clemente, Manabí*. Quito: UCE. <http://www.dspace.uce.edu.ec/handle/25000/20043>
- Betancourt-Portela, J., Sánchez-Díazgranados, J. G., Mejía-Ladino, L. M., Cantera-Kintz, J. R.** (2011). Quality of superficial waters in Bahía Málaga Colombian Pacific. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2), 175-192. https://www.researchgate.net/publication/262544853_Quality_of_Superficial_Waters_in_Bahia_Malaga_Colombian_Pacific
- Betancur, R. & Acero P., A.** (2004). Filogenia de los bagres marinos (Siluriformes: ariidae) del nuevo mundo. *Acta Biologica Colombiana*, 9(2), 72-73.
- Binothlan, C. & Froese, R.** (2009). Empirical equations for estimating maximum length from length at first maturity. *Journal of Applied Ichthyology*, 25(5), 611-613.
- Blaber, S. J. M.** (2020). *Fish and fisheries of tropical estuaries*. Springer Nature.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G. B.** (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Bucheli, R., Cajas, J., Hidalgo, P.** (2019). ¿Es *Calanus chilensis* un indicador de la Corriente de Humboldt en el Pacífico ecuatorial? *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 23. https://www.researchgate.net/publication/339630386_Es_Calanus_chilensis_un_indicador_de_la_Corriente_de_Humboldt_en_el_Pacifico_ecuatoriano_Is_Calanus_chilensis_an_indicador_of_Current_Peru_and_Ecuador_Humboldt_in_the_Pacific
- Cañón, J., Molina Sandoval, A., Duque, G.** (2025). Impact of microplastic ingestion on commercial fish: A trophic-level analysis. *International Journal of Environmental Research*, 19, 142. <https://doi.org/10.1007/s41742-025-00798-4>
- Cogua, P., Jiménez-Reyes, M. F., Duque, G.** (2013). Relaciones tróficas de cinco especies de peces de interés comercial en la bahía de Cartagena, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 42(1), 185-192. <http://www.scielo.org.co/pdf/acbi/v34n96/v34n96a05.pdf>

- Cole, M., Lindeque, P., Fileman, E., Galloway, T. S.** (2013). Microplastic ingestion by zooplankton. *Environmental Science & Technology*, 47(12), 6646-6655.
- Consejo de Tumaco.** (2017). Plan de Desarrollo Tumaco para Todos, En los Caminos de la Paz 2017 - 2019. <https://sanandresdetumaco.narino.micolombiadigital.gov.co/planes/plan-de-desarrollo-tumaco-para-todos-en-los-caminos>
- Cruz, V., Abitia, L., Campo, L., Galván, F.** (2000). Trophic biology contributions of the slender-spined catfish *Arius platypogon* (Günther, 1864), in San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 35 (1), 41-47. https://www.researchgate.net/publication/289726784_Trophic_biology_contributions_of_the_slender-spined_catfish_Arius_platypogon_Gunther_1864_in_San_Ignacio_Lagoon_Baja_California_Sur_Mexico
- da Costa, I. D., Costa, L. L., Zalmon, I. R.** (2023). Are fishes selecting the trash they eat? Influence of feeding mode and habitat on microplastic uptake in an artificial reef complex (ARC). *Science of the Total Environment*, 904(September), 166788. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166788>
- Dantas, D. V., Barletta, M., Costa, M. F., Barbosa-Cintra, S. C. T., Possatto, F. E., Ramos, J. A. A., Lima, A. R. A., Saint-Paul, U.** (2010). Movement patterns of catfishes (Ariidae) in a tropical semi-arid estuary. *Journal of Fish Biology*, 76(10), 2540-2557. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02646.x>
- Dantas, D. V., Barletta, M., da Costa, M. F.** (2012). The seasonal and spatial patterns of ingestion of polyfilament nylon fragments by estuarine drums (Sciaenidae). *Environmental Science and Pollution Research*, 19(2), 600-606.
- Dauvin, J. C.** (2008). The main desalinated estuaries in north-west Europe: Impact of anthropogenic activities. *Marine Pollution Bulletin*, 56(5), 873-905.
- De la Cruz-Agüero, J., Cota-Gómez, V. M., Nieto-Navarro, J. T.** (2010). New maximum size record for the Chili sea catfish *Notarius troschelii* (Siluriformes: Ariidae) from the tropical eastern Pacific. *Marine Biodiversity Records*, 3, e107. <https://doi.org/10.1017/s1755267210000916>
- Derraik, J. G.** (2002). The pollution of the marine environment by plastic debris: a review. *Marine Pollution Bulletin*, 44(9), 842-852. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00220-5](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00220-5)
- Díaz, J. M., Guillot, L., Velandia, M. C.** (2016). *La pesca artesanal en el norte del Pacífico colombiano: un horizonte ambivalente*. Fundación Marviva.
- Dong, H., Wang, X., Niu, X., Zeng, J., Zhou, Y., Suona, Z., Yuan, Y., Chen, X.** (2023). Overview of analytical methods for the determination of microplastics: Current status and trends. *TRAC - Trends in Analytical Chemistry*, 167, 117261. <https://doi.org/10.1016/j.trac.2023.117261>
- Du, L., Pan, B., Han, X., Li, D., Meng, Y., Liu, Z., Meng, Y., Xiong, X., Li, M.** (2025). Enhanced ecological risk of microplastic ingestion by fish due to fragmentation and deposition in heavily sediment-laden river. *Water Research*, 278, 123306. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.123306>
- Duque, G. & Acero P., A.** (2003a). Foods habits of *Anchovia clupeioides* (Pisces: Engraulidae) in the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombian Caribbean. *Gulf of Mexico Science*, 21(1), 1-9. <https://doi.org/10.18785/goms.2101.01>
- Duque, G., Gamboa-García, D.E., Molina-Sandoval, A.E., Cogua, P.** (2020). Effect of water quality variation on fish assemblages in an anthropogenically impacted tropical estuary, Colombian Pacific. *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 25740-25753. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-08971-2>
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., De Kent, C., Niem, V.** (1995). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro- Oriental. Volumen III. Vertebrados- Parte I*. FAO.
- Flores-Ortega, J. R. & Ravelero-Robles, M.** (2019). *Dinámica trófica de la comunidad de peces demersales de la bahía de Matanchén, Nayarit, México*. Universidad Autónoma de Nayarit <http://dspace.uan.mx:8080/jspui/handle/123456789/2294>
- Frías, A. C., Lema, I. I., García, A. G.** (2003). La situación de los envases de plásticos en México. *Gaceta Ecológica*, 69, 67-82. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=2884412>
- Froese, R. & Binohlan, C.** (2000). Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum possible yield per recruit in fishes, with a simple method to estimate length at first maturity. *Journal of Fish Biology*, 56(4), 758-773.
- Froese, R. & Pauly, D.** (2022). *FishBase*. <https://www.fishbase.se/search.php>
- Gamboa-García, D. E., Duque, G., Cogua, P.** (2018). Structural and compositional dynamics of macroinvertebrates and their relation to environmental variables in Buenaventura Bay. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 47(1), 67-83. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2018.47.1.738>

- García, E., Molina, A., Duque, G.** (2021). Hábitos tróficos del lenguado *Citharichthys gilberti* (Paralichthyidae) y su relación con la dinámica ambiental en la bahía de Buenaventura, Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 50 (2), 133-155 <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2021.50.2.1077>
- GESAMP.** (2016). Sources, fate and effects of microplastics in the marine environment: part 2 of a global assessment. (IMO, FAO/UNESCO-IOC/UNIDO/WMO/IAEA/UN/UNEP/UNDP). *Journal Series GESAMP Reports and Studies*, 93, 41-42, 116-118.
- Guzmán, Á., Zambrano, M., Casanova, R., Selvaraj, J., Martínez, A.** (2021). La condición ecológica de la bahía de Tumaco (Pacífico colombiano): evaluación de la calidad del agua y del fitoplancton. *Aqua Docs*, 32, 3-16. https://doi.org/10.26640/01200542.32.3_16
- Habit, E., Victoriano, P., Rodríguez-Ruiz, A.** (2003). Variaciones espacio-temporales del ensamble de peces de un sistema fluvial de bajo orden del centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76(1), 3-14. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2003000100001>
- He, B., Smith, M., Egodawatta, P., Ayoko, G. A., Rintoul, L., Goonetilleke, A.** (2021). Dispersal and transport of microplastics in river sediments. *Environmental Pollution*, 279, 116884. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116884>
- Hernández, A. F., Leal, J., Sandoval-Londoño, L. A., Arenas-Uribe, S., Pérez-Villa, A. F.** (2018). Hábitos alimentarios del barbudo de pluma *Bagre marinus* (Mitchill, 1815) (Siluriformes: Ariidae) en el golfo de Urabá, Caribe colombiano. *Actualidades Biológicas*, 41(109), 123-138. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v40n109a02>
- Ibarra, K. P., Gómez, M. C., Vilorio, E. A., Arteaga, E., Cuadrado, I., Martínez, M. F., Nieto, Y., Rodríguez, J. A., Licero, L. V., Perdomo, L. V., Sánchez, S., Romero, J. A., Rueda, M.** (2014). *Monitoreo de las condiciones ambientales y los cambios estructurales y funcionales de las comunidades vegetales y los recursos pesqueros durante la rehabilitación de la Ciénaga Grande de Santa Marta*. INVEMAR. Informe Técnico Final, 140. [http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/Informe Técnico Final Cienaga Grande de Santa Marta 2014.pdf](http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/Informe_Tecnico_Final_Cienaga_Grande_de_Santa_Marta_2014.pdf)
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM.** (2023). *Cartas climatológicas - medias mensuales. Aeropuerto La Florida (Tumaco) - Precipitación*. IDEAM. <http://bart.ideam.gov.co/cliciu/tumaco/precipitacion.htm>
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E. S., Arlinghaus, R., Boukal, D. S., Brander, K., Rijnsdorp, A. D.** (2007). Managing evolving fish stocks. *Science*, 318(5854), 1247-1248.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., Post, D. M.** (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1), 42-48.
- Lehtiniemi, M., Hartikainen, S., Näkki, P., Engström-Öst, J., Koistinen, A., Setälä, O.** (2018). Size matters more than shape: Ingestion of primary and secondary microplastics by small predators. *Food Webs*, 17, e00097. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00097>
- Lithner, D., Larsson, A., Dave, G.** (2011). Environmental and health hazard ranking and assessment of plastic polymers based on chemical composition. *Science of the Total Environment*, 409(18), 3309-3324. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.04.038>
- López, M. I.** (2011). *Aspectos de la biología (crecimiento, ecología trófica y reproducción) de Cathorops fuerthii (Steindachner, 1877) (Piscs: Ariidae) en la ensenada de Pianguita, Pacífico Colombiano*. Universidad Del Valle. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/7130/1/LUZARDO-BUIATRIA-2017.pdf>
- Lusher, A. L., Hollman, P. C. H., Mendoza-Hill, J. J.** (2017). Microplastics in fisheries and aquaculture: status of knowledge on their occurrence and implications for marine organisms, effluent and human health. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 615.
- Marcovecchio, J. E., Botello, A. V., Perillo, G. M. E., Piován, M. J., Negrin, V. L., Botté, S. E., Freije, R. H., Cuadrado, D. G., Pratolongo, P. D., Zapperi, G., Trilla, G. L. G., Marco, S. G. De, Pan, J., Bazzini, S. M., Martínez, A. M., Popovich, C. A.** (2013). *Procesos químicos en estuarios*. ISBN: 978-987-1896-16-5. Editorial de la Universidad Tecnológica Nacional.
- Mieles-Chávez, C. M.** (2020). *Microplásticos en el tracto digestivo de Ariopsis seemanni en el sector de Puerto Hondo*. (Tesis). https://biblioteca.semisud.org/opac_css/index.php?lvl=notice_display&id=289788
- Mizraji, R., Ahrendt, C., Pérez, D., Vargas, J., Pulgar, J., Aldana, M., Patricio, F., Duarte, C., Galbán, C.** (2017). Is the feeding type related with the content of microplastics in intertidal fish gut? *Marine Pollution Bulletin*, 116(1-2), 498-500. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.01.008>

- Molina, A., Duque, G., Cogua, P.** (2020). Influences of environmental conditions in the fish assemblage structure of a tropical estuary. *Marine Biodiversity*, 50(1), 5. <https://doi.org/10.1007/s12526-019-01023-0>
- Montes Torres, I. K.** (2010). *Modelación numérica de la circulación del Pacífico Tropical Este y su conexión subsuperficial con el Sistema de Corrientes de Humboldt*. Universidad de Concepción, Programa de Doctorado en Oceanografía. <https://www.researchgate.net/publication/282292886>
- Mulik, J., Sukumaran, S., Srinivas, T.** (2020). Factors structuring spatio-temporal dynamics of macrobenthic communities of three differently modified tropical estuaries. *Marine Pollution Bulletin*, 150, 110767. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110767>.
- Muro-Torres, V. M., Amezcua, F., Lara-Mendoza, R. E., Buszkiewicz, J. T., Amezcua-Linares, F.** (2018). Trophic ecology of the chihuil sea catfish (*Bagre panamensis*) in the south-east Gulf of California, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(4), 885-893. <https://doi.org/10.1017/S0025315417000170>
- Ory, N., Chagnon, C., Felix, F., Fernández, C., Ferreira, J. L., Gallardo, C., Ordóñez, O. G., Henostroza, A., Laaz, E., Mizraji, R., Mojica, H., Murillo, V., Ossa, L., Preciado, M., Sobral, P., Urbina, M., Thiel, M.** (2018). Low prevalence of microplastic contamination in planktivorous fish species from the southeast Pacific Ocean. *Marine Pollution Bulletin*, 127, 211-216. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.12.016>
- Pauly, D.** (2022). Why do fish reach first maturity when they do? *Journal of Fish Biology*, 101(2), 333-341. <https://doi.org/10.1111/jfb.14902>
- Phaksopa, J., Sukhsangchan, R., Keawsang, R., Tanapivattanakul, K., Thamrongnawasawat, T., Worachananant, S., Sreesamran, P.** (2021). Presence and characterization of microplastics in coastal fish around the eastern coast of Thailand. *Sustainability*, 13(23), 1-12. <https://doi.org/10.3390/su132313110>
- Piccolo, M. C. & Perillo, G. M. E.** (1997). Geomorfología e hidrografía de los estuarios. En Boschi, E.E., *El mar argentino y sus recursos pesqueros. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales*. Mar de Plata. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). p. 133-161.
- RIMISP, Centro Latinoamericano para el Desarrollo Rural.** (2017). *Desarrollo territorial en el post conflicto colombiano. Lectura Territorial Tumaco de San Andrés de Tumaco. Producto No. 2. RIMISP.*
- Robertson, D. & Allen, G. R.** (2015). *Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de información en línea. Versión 2.0*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá. <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>
- Román-Palacios, C. & Román-Valencia, C.** (2015). Trophic habits of two syntopic species of characids in a high mountain creek in the Colombian Andes. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3), 782-788. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.06.009>
- Salcedo, E., Duque, G., Molina, A.** (2022). *Influencia de la calidad ambiental en la dinámica del ensamblaje de peces de interés comercial en la Bahía de Tumaco, Pacífico colombiano*. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/82092>
- Sánchez-Gil, P., Yáñez-Arancibia, A., Tapia, M., Day, J. W., Wilson, C. A., Cowan, J. H.** (2007). Ecological and biological strategies of *Etropus crossotus* and *Citharichthys spilopterus* (Pleuronectiformes:Paralichthyidae) related to the estuarine plume, southern Gulf of Mexico. *Journal of Sea Research*, 59(3), 173-185. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.12.002>
- Sánchez, A. J., Florido, R., Macossay-Cortez, A. A., Montalvo, G.** (2012). Distribución de los bagres (Ariidae) en la zona costera de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2), 424-433.
- Sánchez, J.** (2012). Caracterización y diagnóstico socioeconómico y ambiental de la costa Pacífica del departamento de Nariño: diagnóstico general. <https://repositorio.sena.edu.co/handle/11404/2594>
- Sandoval-Londoño, L., Leal-Flórez, J., Blanco-Libreros, J. F., Taborda-Marín, A.** (2014). Hábitos alimenticios y aspectos del uso del hábitat por el chivo cabezón *Ariopsis* sp. (aff. *assimilis*) (Siluriformes : Ariidae), en una laguna costera neotropical (Ecorregión Darién , Colombia). *Actualidades Biológicas*, 37(102), 295-306.
- Smith, M., Love, D. C., Rochman, C. M., Neff, R. A.** (2018). Microplastics in seafood and the implications for human health. *Current Environmental Health Reports*, 5(3), 375-386.
- Taufert Villarraga, D., Molina, A., Duque, G.** (2021). Hábitos alimentarios de tres especies de peces lenguados (Pleuronectiformes: Achiridae) en la bahía de Buenaventura, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 69(3), 1055-1068. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i3.4192>

- Tejada, C.** (2003). Clima marítimo y dinámica litoral de la bahía de Tumaco, datos básicos para la evaluación de riesgos ambientales marinos. *Boletín Científico CCCP*, 10, 67-76. https://cecoldigital.dimar.mil.co/398/1/dimarcccp_2003_boletincccp_10_67-76OK.pdf
- Tinoco, J. G., López, D. G., Galvis, J. O.** (2006). *Diagnostico integral biofísico y socioeconómico relativo al impacto de las fuentes de contaminación terrestre en la bahía de Tumaco, Colombia y lineamientos básicos para un plan de manejo*. <https://aquadocs.org/handle/1834/14704>
- Turner, A. & Millward, G. E.** (2002). Suspended particles: their role in estuarine biogeochemical cycles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(6), 857-881.
- Vásquez-Molano, D., Molina, A., Duque, G.** (2021). Distribución espacial y aumento a través del tiempo de microplásticos en sedimentos de la bahía de Buenaventura, Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 50(1), 27-42. [http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0122-97612021000100027&lng=en&nrm=iso&tlng=es](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0122-97612021000100027&lng=en&nrm=iso&tlng=es%0Ahttp://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0122-97612021000100027&lng=en&nrm=iso&tlng=es)
- Vivas-Sánchez, J., Gamboa-García, D., Duque, G.** (2023). Ecología trófica y consumo incidental de microplásticos en peces (Sciaenidae) y su relación con la dinámica ambiental en la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 47(184), 571-590. <https://doi.org/10.18257/raccefn.1893>
- Whitfield, A. K., Able, K. W., Blaber, S. J. M., Elliott, M., Franco, A., Harrison, T. D., Houde, E. D.** (2022). Feeding ecology and trophic dynamics. *Fish and Fisheries in Estuaries*, 1, 255-331. <https://doi.org/10.1002/9781119705345.ch5>
- Wing, S. R. & Jack, L.** (2014). Fiordland: the ecological basis for ecosystem management. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48(4), 577-593.
- Wright, S. L., Thompson, R. C., Galloway, T. S.** (2013). The physical impacts of microplastics on marine organisms: a review. *Environmental Pollution*, 178, 483-492. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.02.031>
- Yadav, D. S. & Mantri, V. A.** (2025). The microplastic menace: a critical review of its impact on marine photoautotrophs and their environment. *Environmental Science and Pollution Research*, 32(8), 4387-4402. <https://doi.org/10.1007/s11356-025-35981-9>
- Yáñez-Arancibia, A. & Lara-Domínguez, A.** (1988). Ecology of three sea catfishes (Ariidae) in a tropical coastal ecosystem - Southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 49, 215-230. <https://doi.org/10.3354/meps049215>
- Zambrano-Pinto, M. V., Tinizaray-Castillo, R., Riera, M. A., Maddela, N. R., Luque, R., Díaz, J. M. R.** (2024). Microplastics as vectors of other contaminants: Analytical determination techniques and remediation methods. *Science of the Total Environment*, 908, 168244. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168244>

Artículo original

Composición y diversidad de tricópteros (Insecta: Trichoptera) en la región andino-amazónica colombiana

Composition and diversity of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in the Colombian Andean-Amazonian region

✉ Jhonatan Gutiérrez-Garaviz^{1,2,3,*}, ✉ Odete Rocha¹, ✉ Marlon Peláez-Rodríguez²

¹ Departamento de Ecología e Biología Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil

² Grupo de investigación em Calidad y Preservación de Ecosistemas Acuáticos, Universidad de la Amazonía, Leticia, Colombia

³ Grupo de Investigación para el Desarrollo Social y Tecnológico, SENA regional Huila, Neiva, Colombia

Resumen

El orden Trichoptera es un grupo de interés ecológico por su diversidad y sensibilidad ambiental. Se analiza aquí su composición, su diversidad taxonómica, y su relación con componentes del paisaje fluvial (oxígeno disuelto, sustrato, pH, cobertura vegetal, etc.) en la región andino-amazónica colombiana. Se establecieron 30 estaciones de muestreo en tres regiones de interés (Andes, Transición y Amazonas), donde se hicieron campañas de recolección entre el 2021 y el 2022. Se estimó la diversidad alfa (números de Hill) y beta (variación balanceada en abundancia, gradiente de abundancia), y se describieron sus patrones en las regiones. Además, se hicieron análisis multivariados (PCoA, PERMANOVA, RDA, dbRDA), asociando la estructura comunitaria con variables ambientales, y se aplicó el método del valor indicador (IndVal) por región. Se registraron 22 géneros, predominantemente de las familias Leptoceridae e Hydroptilidae y los géneros *Smicridea* y *Leptonema*, así como ocho taxones indicadores de las regiones. La región de los Andes se destacó en los números de Hill, y la variación balanceada fue el componente sobresaliente en la diversidad beta. Mediante el análisis PCoA, con un 56,37 % de la variación explicada, se diferenciaron dos grupos significativos, separando las regiones de Andes y Transición de la de Amazonas, lo cual se validó con un valor F en el PERMANOVA de 8,139 ($p = 0,001$). La altitud, el sustrato de origen vegetal (O.Veg) y el pH fueron los componentes ambientales significativos en los modelos RDA y dbRDA. Estos hallazgos indican que la región andino-amazónica alberga una composición taxonómica importante, con un recambio de géneros asociado a las condiciones ambientales a lo largo del gradiente ambiental.

Palabras clave: Diversidad; Recambio; Paisaje fluvial; Géneros indicadores.

Abstract

The order Trichoptera has a high ecological interest due to its diversity and environmental sensitivity. Our study examines its taxonomic composition and diversity and assesses its members' relationships with riverscape components (dissolved oxygen, substrate, pH, riparian vegetation cover, etc.) across the Colombian Andean–Amazonian region. We established 30 sampling sites in three focal regions (Andes, Transition, and Amazon) and conducted field surveys during 2021–2022. Alpha diversity (Hill numbers) and beta diversity (balanced variation in abundance and abundance gradient) were estimated to describe patterns among regions. We further applied multivariate analyses (PCoA, PERMANOVA, RDA, and dbRDA) to relate community structure to environmental variables, along with an indicator value (IndVal) analysis by region. We recorded 22 genera, with Leptoceridae and Hydroptilidae as the predominant families; *Smicridea* and *Leptonema* were particularly representative, and eight regional indicator taxa were identified. The Andean region showed the highest Hill numbers, and balanced variation was the dominant component of beta diversity. The PCoA explained 56.37% of the variation and distinguished two significant groups, separating the

Citación: Gutiérrez-Garaviz J, *et al.* Composición y diversidad de tricópteros (Insecta: Trichoptera) en la región andino-amazónica colombiana. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):456-468, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefn.3324>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Jhonatan Gutiérrez-Garaviz;
jgaraviz@estudiante.ufscar.br

Recibido: 14 de octubre de 2025

Aceptado: 17 de febrero de 2026

Publicado en línea: 15 de abril de 2026



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

Andes and Transition regions from the Amazon, as supported by PERMANOVA ($F = 8.139$; $p = 0.001$). Altitude, plant-derived substrate (O.Veg), and pH were significant predictors in the RDA and dbRDA models. Overall, these findings indicate that the Andean–Amazonian region harbors a distinctive taxonomic assemblage, with pronounced genus turnover associated with environmental conditions along the riverscape gradient.

Keywords: Diversity; Turnover; Riverscape; Indicator genera.

Introducción

La región andino-amazónica de Colombia se conoce como uno de los lugares más diversos y dinámicos del Neotrópico, con hábitats terrestres y acuáticos que albergan una biodiversidad sobresaliente (**Bogotá-Gregory et al.**, 2024; **Gutiérrez-Garaviz et al.**, 2025). En esta región, la Amazonia occidental se ha moldeado en la interacción con la cordillera de los Andes, cuyo gradiente altitudinal y condiciones ambientales extremas han definido las condiciones actuales por la acción de su levantamiento en el tiempo (**Hoorn et al.**, 2010).

Los ecosistemas acuáticos de esta región proporcionan servicios esenciales para la regulación hídrica, la calidad del agua, el flujo de energía y las redes tróficas, entre otros (**Castelo & Macedo**, 2016). Sin embargo, las condiciones del paisaje fluvial están fuertemente amenazadas por actividades antrópicas como la deforestación, las cuales provocan alteraciones significativas en las variables ambientales, entre ellas, la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, los nutrientes y la estructura del hábitat (**Armenteras et al.**, 2011; **Artaxo et al.**, 2021), generando una presión negativa sobre su biodiversidad. Algunas investigaciones predicen, incluso, una desconexión entre los Andes y el Amazonas (**Clerici et al.**, 2019; **Murillo-Sandoval et al.**, 2022; **Sierra et al.**, 2021), lo que podría afectar significativamente dinámicas ecológicas como la dispersión de especies (**Mosquera-Guerra et al.**, 2025).

En estos ecosistemas acuáticos hay una gran variedad de comunidades biológicas. Entre estas se cuentan los insectos, cuya identificación, especialmente en estados inmaduros, sitúa el orden Trichoptera como un grupo de interés caracterizado por su sensibilidad ambiental, diversidad taxonómica y rol funcional en ambientes lóticos (**Kalaninová et al.**, 2014; **Morse et al.**, 2021), lo que lo convierte en un modelo ecológico ideal en los estudios que buscan determinar la influencia de las variables ambientales de escala regional o local en su composición (**Duarte & Reinoso-Flórez**, 2020; **Razo-González et al.**, 2023; **Vásquez-Ramos et al.**, 2014), así como patrones espaciales de diversidad en la región andino-amazónica, como ya se ha demostrado en investigaciones anteriores con el orden Ephemeroptera **en el departamento del Caquetá (verificar con los autores)** (**Gutiérrez-Garaviz et al.**, 2024; 2025).

Varias investigaciones adelantadas en Colombia han abordado aspectos taxonómicos y ecológicos del orden Trichoptera (**Flint**, 1991; **Mosquera-Murillo**, 2019; **Muñoz-Quesada**, 2000; **Serna et al.**, 2015); sin embargo, aún existen vacíos de conocimiento sobre este grupo, principalmente en la región andino-amazónica del departamento del Caquetá, donde estas se han limitado al examen de la composición de macroinvertebrados acuáticos (**Chaux et al.**, 2019; **Bravo & Restrepo**, 2021; **González et al.**, 2020; **Gutiérrez-Garaviz et al.**, 2016), lo que hace necesario nuevos estudios sobre la diversidad alfa y los mecanismos ecológicos que hacen parte de la diversidad beta.

La diversidad alfa corresponde a la riqueza y la equidad de las especies en el ámbito de la complejidad ecológica local (**Rodrigues da Silva et al.**, 2022). Su estimación se hace a partir de los números de Hill (**Hill**, 1973; **Jost**, 2006), que miden el número de especies que coexisten en un determinado lugar (**Roswell et al.**, 2021). La diversidad beta, por su parte, se expresa de forma general como la variación de especies entre sitios, conectando la diversidad local con el conjunto regional (**Anderson et al.**, 2011). En este sentido, se definen dos componentes, el recambio direccional (*turnover*) a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental, y el anidamiento, es decir, la variación no direccional dentro de una región (**Anderson et al.**, 2011; **Baselga**, 2010).

En ese contexto, nuestro estudio aspira a llenar estos vacíos de conocimiento mediante un análisis detallado de la composición taxonómica, de los estimativos de diversidad alfa y diversidad beta, y de la influencia que pueden tener diferentes componentes ambientales del paisaje fluvial sobre el orden Trichoptera presente en la región andino-amazónica del departamento del Caquetá, Colombia. Considerando que entre la cordillera de los Andes y la planicie amazónica existe una heterogeneidad ambiental, se propuso como hipótesis que las condiciones ambientales cambiantes del sustrato, la cobertura vegetal, el oxígeno disuelto y la temperatura del agua a lo largo del paisaje fluvial del gradiente altitudinal, son determinantes en la composición y la diversidad del orden Trichoptera, estableciendo dos agrupaciones espaciales. Además, se anticipó que el componente de recambio sería dominante en la región de estudio.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se localizó en el departamento de Caquetá e incluyó ecosistemas lóticos de primer y tercer orden, tanto de paisajes fluviales altoandinos como tierras bajas amazónicas, con una variación altitudinal entre los 231 y los 2205 m s.n.m (**Figura 1**) (**Tabla S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3324/5325>), en los municipios de Belén de los Andaquíes, El Doncello, El Paujil, Florencia, Milán, Montañita y San José del Fragua. En el diseño experimental se definieron tres regiones de interés, cada una con diez estaciones de muestreo, cuya selección se fundamentó en la accesibilidad y la seguridad, y una base de datos de cobertura vegetal y uso del suelo como referente (datos abiertos del **Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas – SINCHI**, 2023). Los ecosistemas lóticos de la región de los Andes (E1:E10) están ubicados en un rango altitudinal entre los 581 y 2205 m s.n.m y su flujo de agua está dominado por rápidos, con buena oxigenación (> 6 mg/l), sustrato rocoso en bloques,

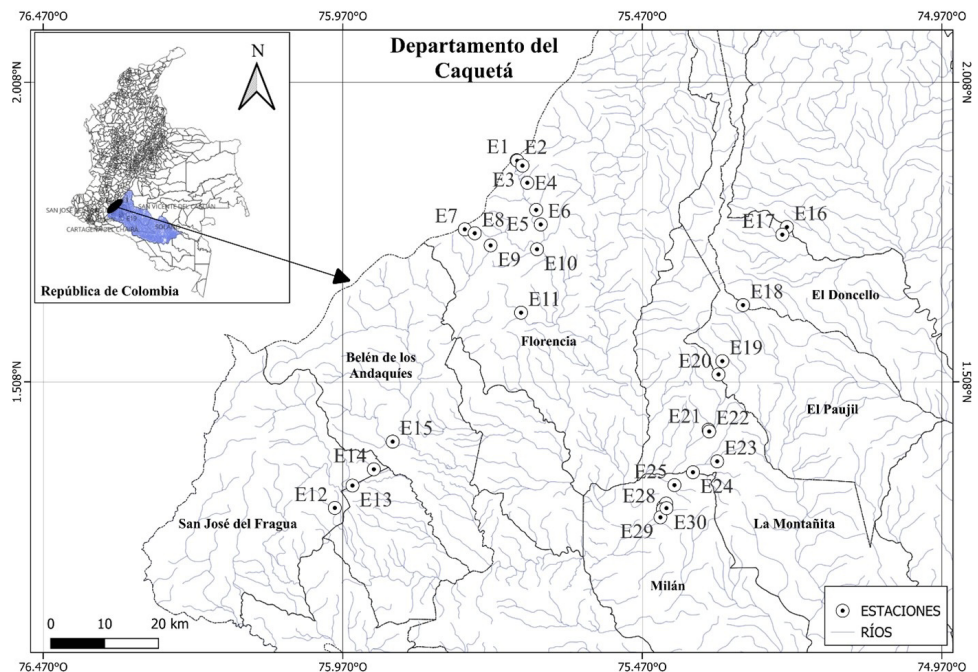


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo en la región andino-amazónica del departamento del Caquetá (Colombia), donde se recolectó el material biológico asociado a distintos ecosistemas lóticos durante los periodos de muestreo de octubre a noviembre de 2021 y febrero a abril de 2022. Estaciones de muestreo (E)

cobertura vegetal predominantemente de bosques y presencia de actividad agropecuaria en algunas estaciones de muestreo. En la región de Transición (rango altitudinal: 276-396 m.s.n.m; E11:E20), los ríos también se caracterizan por su sustrato rocoso de menor tamaño (cantos, gravas), además de sustrato blando (arenas), con un flujo de agua que varía entre rápidos y remansos; allí se evidencia una intensa actividad ganadera y la fragmentación de la vegetación ribereña formada por una miscelánea de pastos y vegetación natural. Por último, la región de Amazonas (rango altitudinal: 231-266 m s.n.m; E21:E30), se caracteriza por la dominancia de aguas más lentas (mayor presencia de remansos), sustrato blando (limos, arcillas) y depósitos de materia orgánica gruesa (hojas, tallos, ramas), menor concentración de oxígeno (<6 mg/l), marcada actividad ganadera y presencia de una miscelánea de pastos y vegetación natural.

Muestreo y laboratorio

En cuatro jornadas de campo entre octubre y diciembre de 2021 y febrero y abril de 2022, se recolectó el material biológico mediante un muestreo multihábitat ajustado a lo indicado por **Rodríguez-Capítulo et al.** (2009), **Wantzen y Rueda-Delgado** (2009) y **Roldán y Ramírez** (2022), en un tramo de estudio de 100 metros de longitud en cada estación. Se realizaron diez arrastres en contracorriente utilizando una red Surber con poro de maya de 250 micras y área de 30 x 30 cm. El material biológico se preservó en etanol al 75 %; posteriormente, se separó y se identificaron los individuos del orden Trichoptera con la ayuda de equipos de óptica (microscopio Zeiss Primo Star y estereoscopio Stemi DV4), y guías y claves taxonómicas de **Posada-García & Roldán-Pérez** (2003), **Angrisano & Sganga** (2009), **Pes et al.** (2014), y **Pes et al.** (2018).

En cuanto a los componentes ambientales del paisaje fluvial en cada estación de muestreo (**Tabla S2**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3324/5325>), se estableció el promedio de velocidad del agua (Ve; m/s) y la profundidad (Pr;m) utilizando un flujómetro Global Water. Con una sonda multiparamétrica profesional AZ86031 se registraron el oxígeno disuelto (OD; mg/l), el potencial de hidrogeniones (pH), la temperatura del agua (Te; °C), los sólidos totales disueltos (TDS; ppm) y la conductividad (Co; uS/cm). Para la determinación de la composición del sustrato se definieron las siguientes categorías, adaptadas de **Hynes** (1972): bloques (>25 cm de diámetro), cantos (6 cm-25cm), gravas (2 cm-6 cm), arenas (0,06 mm-2mm), y material de origen vegetal (O.Veg.). De manera visual y el respaldo de las imágenes satelitales (Landsat-8, resolución 30 m), se estableció el porcentaje de la cobertura vegetal (CV). El tipo de vegetación riparia (árboles, arbustos, pastos, herbáceas), se determinó con la ayuda de datos SIG (datos abiertos del **SINCHI**, 2023); la información se procesó en el *software* estadístico QGIS V. 3.30.2, utilizando la herramienta de geoprociamiento “Union” y contrastando los puntos de muestreo con el tipo de vegetación.

Análisis de datos

Se evaluó la efectividad del muestreo teniendo en cuenta el enfoque de **Chao et al.** (2014) a partir de los datos de abundancia; dicho enfoque se basa en la diversidad de primer orden según los números de Hill ($q=0$) y en él se usan curvas de extrapolación-interpolación de la cobertura de la muestra y la rarefacción (**López-Orozco et al.**, 2024). Posteriormente, se estimó la diversidad alfa taxonómica siguiendo las recomendaciones de **Jost** (2006) y **Chao et al.** (2014) y calculando los números de **Hill** (1973) a partir de un análisis asintótico, donde $q=0$ corresponde al número de géneros observados, $q=1$ a la diversidad de Shannon-Wiener y $q=2$ al inverso de Simpson. En estos análisis se utilizaron las librerías “iNEXT,” “ggplot2,” y “ggthemes.” Para determinar la diversidad beta taxonómica, se calcularon los componentes de variación balanceada en abundancia (dbc-bal), lo cual se aplica cuando los individuos de algunas especies en un sitio son sustituidos por el mismo número de individuos de otras especies en otro sitio, así como el gradiente de abundancia (dbc_gra), es decir, la pérdida de individuos entre sitios (**Baselga**, 2013). Se utilizó la librería “betapart” y las funciones “beta.multi.abund” y “beta.pair.abund”.

A partir de la composición del orden Trichoptera, se aplicó un análisis de coordenadas principales (PCoA), examinando la diferencia de manera gráfica entre regiones con base en la distancia de Bray-Curtis y el uso de las librerías “vegan” y “ggplot2”. Para evaluar su significación estadística en los agrupamientos, se utilizó un análisis multivariado permutacional de varianza (PERMANOVA), empleando las funciones “vegdist” y “adonis2” de la librería “vegan”. Seguidamente, se hizo un análisis de valor indicador (IndVal) a escala de género, buscando identificar taxones sobresalientes en cada una de las regiones de interés. En este análisis se utilizaron las librerías “stats” e “indicpecies” con la función “multipatt”.

Por último, se determinó la influencia de las diferentes variables ambientales del paisaje fluvial sobre la composición y la diversidad beta del orden Trichoptera mediante dos análisis, no sin antes aplicar la transformación de Hellinger sobre la variable dependiente que, en este caso, correspondía a los datos biológicos (se utilizó la función “decontand” de la librería “vegan”), estandarizar las variables físicas y químicas (media= 0, desviación estándar= 1) y utilizar la función “forward.sel function” de la librería “vegan” para seleccionar variables predictoras. El primero fue el RDA (análisis de redundancia), con el que se buscaban las variables ambientales que influyeran en la composición taxonómica. El segundo fue un dbRDA (análisis de diversidad), soportado en la distancia de Bray-Curtis, con el fin de establecer la influencia de las variables independientes sobre la diversidad beta.

Todos los análisis se hicieron con el *software* estadístico R, versión 4.4.1.

Resultados

Composición taxonómica y evaluación del muestreo del orden Trichoptera en la región andino-amazónica

Se colectaron 789 larvas del orden Trichoptera en las tres regiones de estudio (**Tabla S3**, <https://www.raccefyfn.co/index.php/raccefyfn/article/view/3324/5325>). La abundancia se concentró principalmente en la región Andes (530 ejemplares; 67,2 %), seguida por la de Transición (172; 21,8 %) y la Amazonas (87; 11,0 %). Se identificaron doce familias y 22 taxones. Sobresalieron las familias Leptoceridae e Hidroptilidae en términos de riqueza genérica (18,2 % de la riqueza total) y los géneros *Smicridea* (249) y *Leptonema* (132) a nivel de abundancia.

La cobertura de muestreo fue de 100 % en cada una de las regiones evaluadas, para garantizar que la recolección fuera adecuada para la diversidad local (**Figura 2A**). Las curvas de rarefacción y extrapolación basadas en el número de individuos indicaron que al duplicar el tamaño de la muestra se obtendría la misma riqueza en las regiones de Transición y Amazonas, aunque en la de Andes, la ganancia de géneros sería mínima (**Figura 2B**).

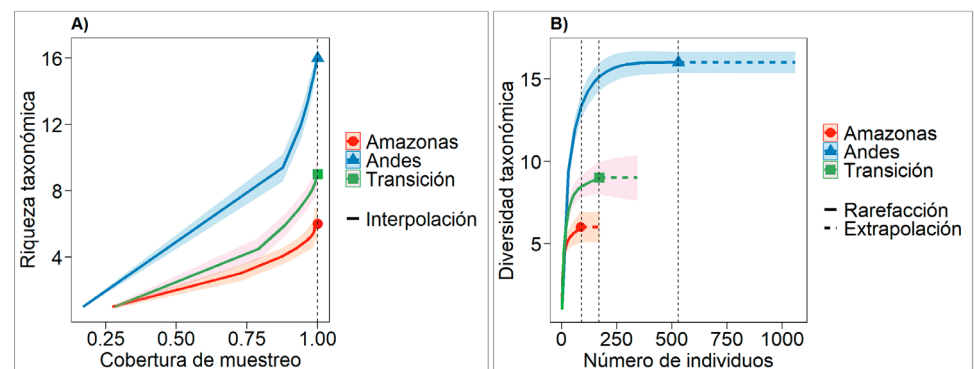


Figura 2. Evaluación del esfuerzo de muestreo y curvas de rarefacción y extrapolación estimadas para el orden Trichoptera en cada una de las regiones del corredor andino-amazónico en el departamento del Caquetá

Diversidad taxonómica y géneros indicadores

En términos de diversidad alfa taxonómica (números de Hill) (**Figura 3A**), la región Andes registró los valores más altos en los tres estimativos calculados (riqueza = q_0 , diversidad de Shannon-Wiever = q_1 , e inverso de Simpson = q_2), comparada con las regiones de Transición y Amazonas. En el análisis de la diversidad beta taxonómica (**Figura 3B**) hubo una disimilitud total de $dbc (= 0,9457)$ entre regiones, dominada principalmente por la variación balanceada de la abundancia ($dbc_bal = 0,8472$), mientras que el componente del gradiente de abundancia fue considerablemente menor ($dbc_gra = 0,0984$). La variación balanceada explicó más del 70 % de la disimilitud en los pares de Andes-Amazonas ($dbc_bal = 0,73$; $dbc_gra = 0,12$) y Transición-Amazonas ($dbc_bal = 0,71$; $dbc_gra = 0,13$), superando el 40 % entre Andes y Transición ($dbc_bal = 0,42$; $dbc_gra = 0,31$).

El PCoA (**Figura 4**) evidenció una segregación espacial marcada entre las tres regiones, explicando en conjunto el 56,37 % de la variación. Las estaciones de la región Amazonas se aislaron claramente de las de Andes y Transición. Esta separación fue estadísticamente significativa ($F_{permanova} = 8,139$; $p = 0,001$).

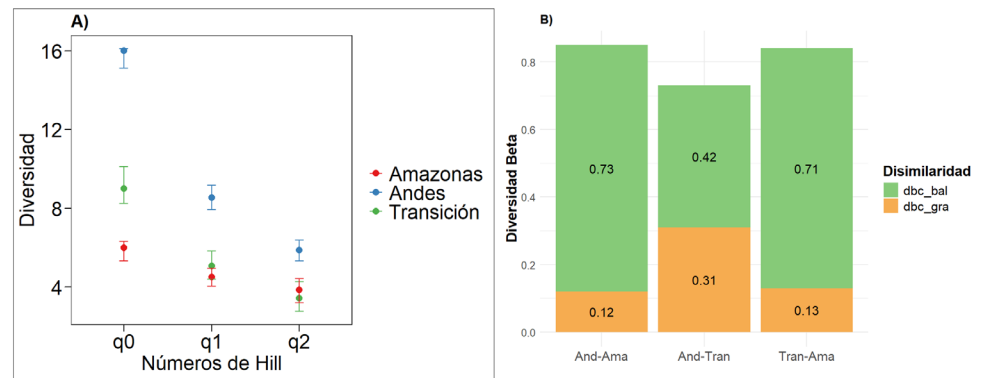


Figura 3. Resultados de los números de Hill (A) y los componentes de diversidad beta (B) aplicados al orden Trichoptera recolectado en diferentes ecosistemas lóticos de la región andino-amazónica, departamento del Caquetá, Colombia. Variación balanceada en abundancia (dbc_bal); gradiente de abundancia (dbc_gra)

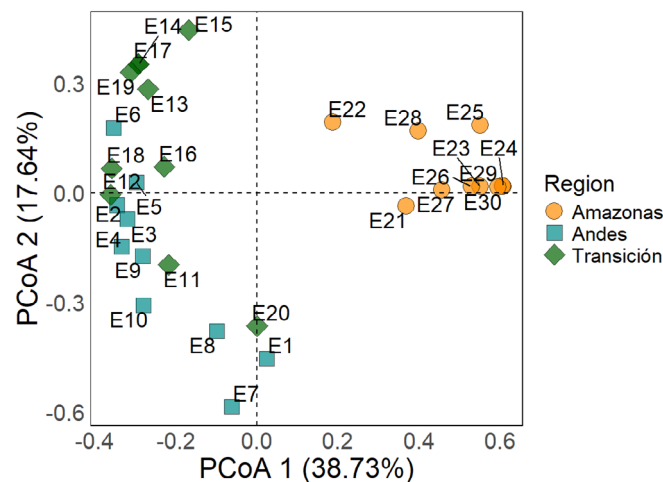


Figura 4. Análisis de coordenadas principales (PCoA) aplicado al orden Trichoptera recolectado en diferentes ecosistemas lóticos dentro de la región andino-amazónica, departamento de Caquetá, Colombia

El análisis del valor indicador (IndVal) detectó ocho géneros de tricópteros acuáticos con significación estadística asociada a cada una de las regiones de estudio ($p < 0,05$) (**Figura 5**). Los géneros *Atopsyche* (“Ato”), *Leptonema* (“Lept”), *Phylloicus* (“Phi”) y *Helicopsyche* (“Hel”) son exclusivos de la región Andes; *Smicridea* (“Smi”) y *Netopsyche* (“Net”) se asociaron conjuntamente a la interacción Andes – Transición; *Oecetis* (“Oe”) y *Macronema* (“Mac”) se identificaron como géneros específicos de la región Amazonas.

Tricópteros acuáticos y paisaje fluvial

En el análisis de redundancia (RDA) aplicado a la composición taxonómica, el coeficiente de determinación (R^2) fue de 0,40, mientras que en el análisis de redundancia basado en la distancia de Bray-Curtis (dbRDA) en la diversidad beta, el R^2 alcanzó un valor de 0,42. De las 18 variables contrastadas, el modelo seleccionó un conjunto de tres que explicaban la mayor variación (**Tabla 1**): sustrato de origen vegetal (O.Veg.), pH y altitud.

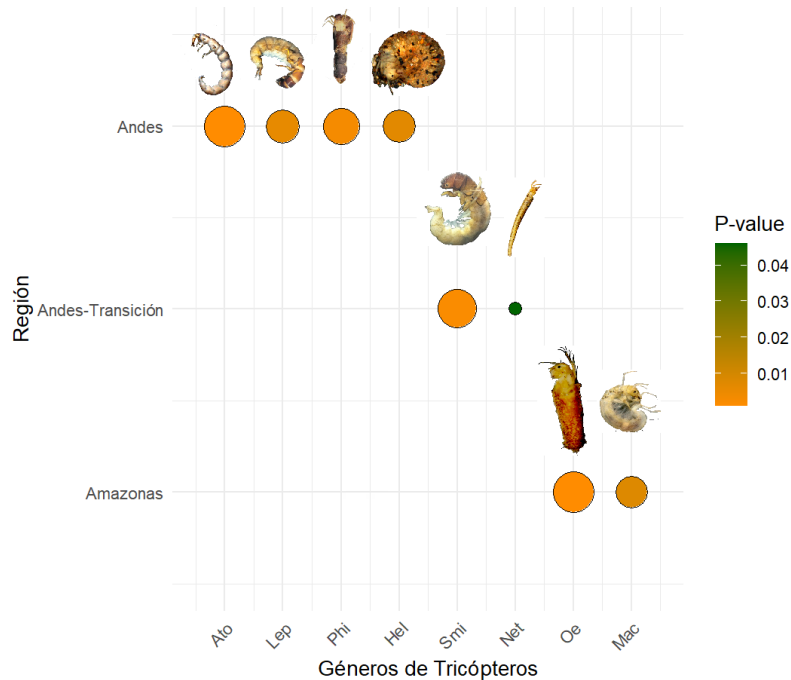


Figura 5. Resultados de géneros indicadores (Indval) del orden Trichoptera en cada una de las regiones evaluadas, teniendo en cuenta sus interacciones. *Atopsyche* (Ato), *Leptonema* (Lep), *Phylloicus* (Phi), *Helicopsyche* (Hel), *Smicridea* (Smi), *Nectopsyche* (Nec), *Oecetis* (Oe), *Macronema* (Mac)

Tabla 1. Resultados del análisis multivariado que relaciona las variables ambientales con la composición y la diversidad beta del orden Trichoptera en ecosistemas lóticos de la región andino-amazónica, departamento del Caquetá (Colombia). Origen vegetal (O.Veg.), potencial de hidrogeniones (pH). Niveles de significación: * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$; *** $p < 0,0001$

Variable predictora	Varianza	F	Composición (RDA)		Diversidad Beta (dbRDA)			
			d.f	PR(>F)	Suma de cuadrados	F	d.f	PR(>F)
O.Veg.	0,1918	11,1907	1	0,001***	3,1237	12,6871	1	0,001***
pH	0,0573	3,3462	1	0,003**	0,9065	3,6817	1	0,003*
Altitud	0,0483	2,8219	1	0,011*	0,7631	3,0996	1	0,007**
Residuales	0,4458		26		6,4014		26	

Discusión

El presente estudio aporta información novedosa sobre la composición y distribución de tricópteros acuáticos a lo largo del gradiente andino-amazónico. La hipótesis planteada inicialmente indicaba el establecimiento de dos agrupaciones, lo cual fue validado en el estudio, diferenciando la región andina de la planicie amazónica. Estas dos agrupaciones definidas responden a variables ambientales locales que influyen en la rotación taxonómica como componente de la diversidad beta dominante. Sin embargo, según esa misma hipótesis, solo el sustrato focalizado en la categoría de origen vegetal (O.Veg.) se validó como variable ambiental explicativa.

Los resultados obtenidos para la composición encontrada en el área de estudio refuerzan lo publicado previamente en los trabajos de **Gutiérrez-Garaviz et al.** (2016), **Bravo & Restrepo** (2021) y **González et al.** (2025) relativo al departamento del Caquetá, agregando puntos nuevos de distribución geográfica. Además, en la región andino-amazónica la composición reportada se respalda con la elevada completitud del muestreo, con una ganancia mínima en Andes, lo que convierte este estudio en un referente importante para futuras investigaciones orientadas a abordar el grupo en la escala de especie.

La mayor riqueza genérica asociada a las familias Leptoceridae e Hydroptilidae coincide con otras investigaciones en la región andina (**López-Delgado et al.**, 2015; **Ríos-Touma et al.**, 2017, **Meza-Salazar et al.**, 2020). Estas dos familias se caracterizan por presentar una diversidad importante, principalmente los hydroptílidos, exhibiendo una gran capacidad de construcción de refugios y utilizando fuentes de material orgánico o inorgánico disponibles tanto en ecosistemas lóticos como lénticos (**Springer**, 2010). Asimismo, *Smicridea* y *Leptonema* son géneros que comúnmente representan una proporción significativamente abundante dentro de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en el país (**Vásquez-Ramos et al.**, 2014; **López-Delgado et al.**, 2015; **Granados-Martínez et al.**, 2025), lo que se valida como tendencia en la región andino-amazónica.

La región de los Andes exhibió los valores más altos de diversidad alfa taxonómica estimada, lo que probablemente refleja su variedad de condiciones ambientales y la heterogeneidad de sustratos disponibles para procesos de colonización. Estos hallazgos son consistentes con estudios previos que reflejan la alta riqueza del orden Trichoptera en la cordillera de los Andes (**Gutiérrez-Garaviz et al.**, 2014; **Meza-Salazar et al.**, 2020; **Ríos-Pulgarín et al.**, 2022). Por el contrario, la región de Transición, y en especial el Amazonas, reflejan valores más bajos en los números de Hill debido a que esta última área puede presentar ambientes más homogéneos, que definirían una distribución menos uniforme de géneros de Trichoptera. **Lessmann et al.** (2016) encontraron que Diptera, Ephemeroptera y Trichoptera presentaban una mayor diversidad en elevaciones más altas, mientras que Odonata y Hemiptera, eran más diversos en tierras bajas; además, los autores plantearon que los gradientes ambientales pronunciados y la mayor heterogeneidad pueden ser claves para los invertebrados acuáticos, presentándose una mayor diversificación a mayores elevaciones, en tanto que en altitudes menores, la menor variación topográfica y las variables físicas y químicas del agua fueron determinantes en la diversificación.

Los resultados de diversidad beta taxonómica indicaron una sustitución del mismo número de individuos en la composición, evidenciada a través de patrones claros de reemplazo de géneros entre las regiones estudiadas, con valores superiores al 70 % entre los Andes y la región de Transición con respecto a la planicie amazónica. Además, la formación de dos grupos en el análisis PCoA, con significación estadística validada (PERMANOVA), soportan la idea de que las diferencias identificadas en la estructura de la comunidad no tienen un carácter aleatorio, sino que son el reflejo de una influencia regional que define espacialmente la comunidad de tricópteros acuáticos. **Hoorn et al.** (2010) plantean que el levantamiento de la cordillera de los Andes ha sido determinante en el establecimiento de la biodiversidad regional. Asimismo, **Shimabukuro et al.** (2023) indican que las montañas son barreras geográficas que definen la distribución de especies,

limitando la dispersión, lo que explicaría el reemplazo de géneros de Trichoptera en la región andino-amazónica, componente de diversidad beta que ya ha sido validado para el orden Ephemeroptera (Gutiérrez-Garaviz *et al.*, 2025).

El análisis de las variables abióticas evidenció que la estructura de las comunidades de tricópteros acuáticos está determinada parcialmente por una interacción de factores regionales y locales atravesados por la discontinuidad espacial en el paisaje fluvial dentro de la región andino-amazónica. La altitud es un gradiente ambiental complejo que relaciona otras variables como la temperatura y el oxígeno disuelto (Lujan *et al.*, 2013), siendo un factor influyente en el recambio de géneros y especies, como ya se ha demostrado en el orden Ephemeroptera en la región de interés (Gutiérrez-Garaviz *et al.*, 2024). La variación del pH puede actuar como un filtro ambiental que restringe la distribución de familias sensibles (Henriques-Oliveira *et al.*, 2015). En cuanto al sustrato, se ha documentado que su heterogeneidad constituye un factor esencial para incrementar la diversidad (Duarte & Reinóso-Flórez, 2020; Menegat *et al.*, 2025), lo que explicaría los mayores valores de alfa de la diversidad taxonómica en la región de Andes, caracterizada principalmente por sustratos rocosos que pueden albergar una variedad de microhábitats. Sin embargo, el sustrato de origen vegetal (variable significativa en el modelo RDA) es relevante para la región de Amazonas, donde la acumulación de materia orgánica particulada gruesa, la presencia de raíces asociadas a la vegetación ribereña y las macrófitas acuáticas proporcionan refugios que favorecen la colonización de diferentes taxones de Trichoptera, como ya se ha demostrado con el orden Ephemeroptera (Gutiérrez-Garaviz *et al.*, 2025).

La selección de géneros indicadores mediante el análisis IndVal puede ser una herramienta útil para monitorear cambios ecológicos en los diferentes componentes del paisaje fluvial dentro de la región andino-amazónica. Al contrastar los datos abióticos con este análisis, se observó que los géneros exclusivos de las regiones de Andes y Transición están presentes en condiciones de sustrato rocoso, aguas rápidas y altitudes elevadas, mientras que los géneros de Amazonas viven en zonas bajas y se recolectaron sobre sustratos vegetales, como ya se ha indicado (raíces de vegetación riparia, macrófitas acuáticas), y en aguas lentas. En este contexto, el aumento de la pérdida de conectividad física y ambiental entre los Andes y la Amazonía, preocupación que ya se ha señalado en los trabajos de Murillo-Sandoval *et al.* (2022) y López *et al.* (2024), debería reflejarse en cambios detectables en la presencia y la abundancia de estos géneros indicativos, ofreciendo una alerta temprana para la conservación de la biodiversidad regional y el sostenimiento ecosistémico.

Conclusión

La región andino-amazónica alberga una notable composición taxonómica de tricópteros, sobresaliendo *Atopsyche*, *Leptonema*, *Phylloicus*, *Helicopsyche*, *Smicridea*, *Netopsyche*, *Oecetis* y *Macronema* como géneros indicadores. En términos de diversidad alfa taxonómica (números de Hill), los Andes superaron a las regiones de Transición y la Amazonía, en tanto que en la diversidad beta taxonómica predominó el componente de variación balanceada, reflejando una marcada sustitución de individuos de algunos géneros por el mismo número de individuos de diferentes géneros entre la cordillera de los Andes y la planicie amazónica.

La composición y la diversidad de la comunidad de tricópteros acuáticos se ven influenciadas por los componentes del paisaje fluvial, destacando el sustrato (origen vegetal), el pH y el gradiente altitudinal.

Información suplementaria

Ver la información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3324/5325>

Agradecimientos

Al Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) de Brasil por financiar parte del proyecto (con tasa bancaria asociada a la beca doctoral, proceso 141626/2020-8). A la Universidad de la Amazonía y la Universidade Federal de São Carlo, por el apoyo en campo y en el laboratorio.

Contribución de los autores

JGG: conceptualización, investigación, análisis formal, redacción del borrador original.
OR: conceptualización, redacción, revisión y edición. **MPR:** revisión y edición.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C., Swenson, N. G.** (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist: Roadmap for beta diversity. *Ecology Letters*, *14*(1), 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Agrisano, E.B. & Sganga, J.V.** (2009). Trichoptera, Capítulo 9. En E. Domínguez y H. R. Fernández (Ed.), *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología* (255-307). Fundación Miguel Lillo.
- Armenteras, D., Rodríguez, N., Retana, J., Morales, M.** (2011). Understanding deforestation in montane and lowland forests of the Colombian Andes. *Regional Environmental Change*, *11*(3), 693-705. <https://doi.org/10.1007/s10113-010-0200-y>
- Artaxo, P., Almeida-Val, V.M.F, Bilbao, B., Brando, P., Bustamante, M., Coe, M.T., Correa, S.B., Cuesta, F., Costa, M.H., Miralles-Wilhelm, F., Salinas, N., Silvério, D.V., Val, A.L.** (2021). Chapter 23: Impacts of deforestation and climate change on biodiversity, ecological processes, and environmental adaptation. In C. Nobre, A. Encalada, E. Anderson, F.H. Roca Alcazar, M. Bustamante, C. Mena, M. Peña-Claros, G. Poveda, J.P. Rodríguez, S. Saleska, S. Trumbore, A.L. Val, L. Villa Nova, R. Abramovay, A. Alencar, C. Rodríguez Alzza, D. Armenteras, P. Artaxo, S. Athayde, H.T. Barretto Filho... G. Zapata-Ríos (Ed.), *Amazon Assessment Report 2021*. United Nations Sustainable Development Solutions Network. <https://doi.org/10.55161/VKMN1905>
- Baselga, A.** (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* *19*, 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A.** (2013). Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*, 552-557. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12029>
- Bogota-Gregory, J.D., Jenkins, D.G., Acosta-Santos, A., Agudelo-Córdoba, E.** (2024). Fish diversity of Colombian Andes-Amazon streams at the end of conflict is a reference for conservation before increased land use. *Ecology and Evolution*, *14*(3), e11046. <https://doi.org/10.1002/ece3.11046>
- Bravo Chaves, L.R. & Restrepo Franco, G.M.** (2021). Diversidad de macroinvertebrados acuáticos en dos ecosistemas lóticos en El Doncello, Caquetá. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, *17*(1), 57-72. <https://doi.org/10.18359/rfcb.5432>
- Castello, L. & Macedo, M. N.** (2016). Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Change Biology*, *22*(3), 990-1007. <https://doi.org/10.1111/gcb.13173>
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* *84*, 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chaux, J.P., Pimentel-Parra, G.A., Murcia-Ordoñez, B., Chaves-Moreno, L. C., Acosta, L. C., Suárez, L.F.** (2019). Biodiversidad de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados al Río Fragua Chorroso y su papel como bioindicador de calidad de agua. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, *14*(2), 130-137. <https://doi.org/10.18359/rfcb.3222>

- Clerici, N., Salazar, C., Pardo-Díaz, C., Jiggins, C.D., Richardson, J.E., Linares, M.** (2019). Peace in Colombia is a critical moment for Neotropical connectivity and conservation: Save the northern Andes-Amazon biodiversity bridge. *Conservation Letters*, 12(1): e12594. <https://doi.org/10.1111/conl.12594>
- Duarte Ramos, E. J. & Reinoso-Flórez, G.** (2020). Composición y estructura de larvas del orden Trichoptera (Arthropoda: Insecta) en la quebrada Las Perlas, Ibagué - Colombia. *Revista De La Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, 44(171), 471-481. <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.964>
- Flint Jr., O.S.** (1991). *Studies of Neotropical caddisflies, XLV: The taxonomy, phenology, and faunistics of the Trichoptera of Antioquia, Colombia*. Smithsonian Contributions to Zoology, no. 520.
- González, I. G., Núñez-Avellaneda, M., Zúñiga, M.D.C.** (2020). Los macroinvertebrados acuáticos de la región andino-amazónica colombiana: Camino Andakí, departamento de Caquetá. *Revista Colombiana Amazónica*, 12, 191-202.
- González, I., Núñez-Avellaneda, M., Castro-Pulido W.** (2025). Colección de Macroinvertebrados Acuáticos de la Amazonia Colombiana. Version 2.2. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI. Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15472/j75tor>
- Granados-Martínez, C., Guevara-Mora, M., López-López, E., Rincón-Ramírez, J.** (2025). Changes in Macroinvertebrate Community Structure Associated with Land Use in Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Water*, 17, 2142. <https://doi.org/10.3390/w17142142>
- Gutiérrez-Garaviz, J., Zamora-González, H., Andrade-Sossa, C.E.** (2014). Efecto de la actividad antrópica sobre la composición y diversidad de macroinvertebrados acuáticos en el río Cofre (sistema lótico andino colombiano). *Revista Biodiversidad Neotropical*, 4(2), 113-123. <https://doi.org/10.18636/bioneotropical.v4i2.137>
- Gutiérrez-Garaviz, J., Peláez-Rodríguez, M., Ovalle-Serrano, H.** (2016). Macroinvertebrados acuáticos presentes en dietas de peces de la cuenca del río Hacha (Caquetá, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(156), 420-432. <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.344>
- Gutiérrez-Garaviz, J., Rocha, O., Peláez-Rodríguez, M., Agredo- Jiménez, O.** (2024). Ephemeroptera (Insecta) en un gradiente altitudinal de la región andino-amazónica colombiana: validación de una regla de Rapoport. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 48(187), 383-395. <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.2631>
- Gutiérrez-Garaviz, J., Rocha, O., Rodríguez Peláez, M., González-Trujillo, J.D.** (2025). Diversity and distribution of Ephemeroptera (Insecta) along the Colombian Andean-Amazonian transition. *Hydrobiologia*, 852, 1663-1675. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05769-y>
- Henriques-Oliveira, A.L., Nessimian, J.L., Baptista, D.F.** (2015). Diversity and composition of Trichoptera (Insecta) larvae assemblages in streams with different environmental conditions at Serra da Bocaina, Southeastern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 27(4), 394-410. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x3215>
- Hill, M.O.** (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter-Steege, H., Bermúdez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sánchez-Meseguer, A.C., Anderson, L., Antonelli, A.** (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927-931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Hynes, H. B. N.** (1972). *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press., Ontario.
- Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI.** (11 de julio de 2023). Coberturas de la tierra SIMCOBA. Datos abiertos. <https://datos.siatic.co/pages/coberturas>
- Jost, L.** (2006). Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kalaninová, D., Bulánková, E., Šporka, F.** (2014). Caddisflies (Trichoptera) as good indicators of environmental stress in mountain lotic ecosystems. *Biologia*, 69(8), 1030-1045. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0405-5>
- Lessmann, J., Guayasamín, J.M., Casner, K.L., Flecker, A.S., Funk, W.C., Ghalambor, C.K., Gill, B.A., Jácome-Negrete, I., Kondratieff, B.C., Poff, L.N., Schreckinger, J., Thomas, S.A., Toral-Contreras, E., Zamudio, K.R., Encalada, A.C.** (2016). Freshwater vertebrate and invertebrate diversity patterns in an Andean-Amazon basin: Implications for conservation efforts. *Neotropical Biodiversity*, 2(1), 99-114. <https://doi.org/10.1080/23766808.2016.1222189>

- López-Delgado, E.O., Vásquez-Ramos, J.M., Reinoso-Flórez, G.** (2015). Listado taxonómico y distribución de los tricópteros inmaduros del departamento del Tolima. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(150), 42-49. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.108>
- López, J., Qian, Y., Murillo-Sandoval, P. J., Clerici, N., Eklundh, L.** (2024). Landscape connectivity loss after the de-escalation of armed conflict in the Colombian Amazon (2011–2021). *Global Ecology and Conservation*, 54(e03094), e03094. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03094>
- López-Orozco, C. M., Carpio-Díaz, Y. M., Borja-Arrieta, R., Campos-Filho, I. S., Taboada-Verona, C., Navas S., G. R.** (2024). Supralittoral isopod (Oniscidea) diversity at three ecoregions along the Colombian Caribbean: useful data for environmental management. *Revista de Biología Tropical*, 72(1), e58577. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v72i1.58577>
- Lujan, N. K., Roach, K. A., Jacobsen, D., Winemiller, K. O., Vargas, V. M., Ching, V. R., Maestre, J. A.** (2013). Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1715-1728. <https://doi.org/10.1111/jbi.12131>
- Menegat, M. N., Restello, R. M., Milesi, S. V., Hepp, L. U.** (2025). Which is more important for stream caddisfly colonization: Substrate heterogeneity or food resources? *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology*, 25(4), 100657. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2025.100657>
- Meza-Salazar, A.M., Guevara, G., Gomes-Dias, L., Cultid-Medina, C.A.** (2020). Density and diversity of macroinvertebrates in Colombian Andean streams impacted by mining, agriculture and cattle production. *Peer J*, 8, e9619. <https://doi.org/10.7717/peerj.9619>
- Morse, J.C., Frandsen P.B., Graf, W., Thomas, J.A.** (2021). Diversity and Ecosystem Services of Trichoptera. *Insects*, 10, 125. <http://dx.doi.org/10.3390/insects10050125>
- Mosquera-Murillo, Z.** (2019). Riqueza y distribución de tricópteros inmaduros del departamento del Chocó, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 43(167), 219-226. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.836>
- Mosquera-Guerra, F., Barreto, S., Palencia-Rivera, J. D., Velásquez-Valencia, A., Mantilla-Meluk, H., Bruges-Morales, G. A., Jiménez-Ortega, A. M., Trujillo, F., Armenteras-Pascual, D.** (2025). A multi-species corridor between the Andean Amazonian and Amazon floodplain landscapes: prioritizing ecological connectivity areas for jaguar and threatened ungulates in the north-eastern of South America. *Discover Conservation*, 2, 13. <https://doi.org/10.1007/s44353-025-00032-4>
- Muñoz-Quesada, F.** (2000). Especies del Orden Trichoptera (Insecta) en Colombia. *Biota colombiana*, 1(3), 267 -288. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49110304>
- Murillo-Sandoval, P.J., Clerici, N., Correa-Ayram, C.** (2022). Rapid loss in landscape connectivity after the peace agreement in the Andes-Amazon region. *Global Ecology and Conservation*, 38(e02205), e02205. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02205>
- Pes, A.M., Moreira Santos, A.P., Barcelos-Silva, P., de Camargos, L.M.** (2014). Ordem Trichoptera, capítulo 23. En N. Hamada, J.L. Nessimian, R. Barbosa Querino (Ed.). *Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia* (391 - 433). Editora do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
- Pes, A.M., Holzenthal, R.W., Sganga, J.V., Santos, A.P.M., Barcelos-Silva, P., Camargos, L. M.** (2018). Order Trichoptera, Chapter 10. In N. Hamada, J.H. Thorp, D.C. Rogers (Ed.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, Keys to Neotropical Hexapoda, 4th edn.* (237–321) Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804223-6.00010-X>
- Posada-García, J.A. & Roldán-Pérez, G.** (2003). Clave ilustrada y diversidad de larvas de Trichoptera en el Nor-Occidente de Colombia. *Caldasia*, 25(1), 169 - 192.
- Razo-González, M., Novelo-Gutiérrez, R., Castaño-Meneses, G., Márquez, J.** (2023). Diversity and Composition of Caddisflies (Insecta: Trichoptera) along an Elevation Gradient in Southeastern Mexico. *Diversity*, 15, 110. <https://doi.org/10.3390/d15010110>
- Ríos-Pulgarín, M.I., Giraldo-Sánchez, C.E., Calvo-Cardona, S.J., Londoño-Valencia, J.** (2022). Efecto de características ambientales en la diversidad de macroinvertebrados acuáticos en ríos andinos regulados para generación hidroeléctrica. *Revista de Biología Tropical*, 70(1), 836-852. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v70i1.49975>
- Ríos-Touma, B., Holzenthal, R.W., Huisman, J., Thomson, R., Rázuri-Gonzales, E.** (2017). Diversity and distribution of the Caddisflies (Insecta: Trichoptera) of Ecuador. *Peer J*, 5, e2851. <https://doi.org/10.7717/peerj.2851>
- Rodríguez da Silva, F., Gonçalves-Souza, T., Paterno, G.B., Provete, D.B., Vancine, M. H.** (2022). *Análises ecológicas no R*. Canal 6 Editora.

- Rodríguez-Capítulo, A., Muñoz, I., Bonada, N., Gaudes, A., Tomanova, S.** (2009). La biota de los ríos: los invertebrados, capítulo 14. En A. Elosegui, & S. Sabater (Eds.). *Conceptos y técnicas en Ecología Fluvial* (pp. 253-270). Fundación BBVA.
- Roldán-Pérez, G. & Ramírez-Ramírez, J. J.** (2022). Fundamentos de limnología Neotropical, 3 edición. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Roswell, M., Dushoff, J., Winfree, R.** (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos (Copenhagen, Denmark)*, 130(3), 321–338. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- Serna, D. J., Tamaris-Turizo, C. E., Moreno, L.** (2015). Distribución espacial y temporal de larvas de Trichoptera (Insecta) en el río Manzanares, Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 63, 465–477. <https://doi.org/10.15517/RBT.V63I2.15604>
- Shimabukuro, E.M., Gómez-Rodríguez, C., Lamas C.J.E., Baselga, A.** (2023). Mountain passes are higher at low latitudes for madicolous insect communities of the Neotropical region. *Diversity and Distributions*, 29, 1118-1128. <https://doi.org/10.1111/ddi.13747>
- Sierra, J.P., Junquas, C., Espinoza, J.C., Segura, H., Condom, T., Andrade, M., Molina-Carpio, J., Ticona, L., Mardoñez, V., Blacutt, L., Polcher, J., Rabatel, A., Sicart, J. E.** (2021). Deforestation impacts on Amazon-Andes hydroclimatic connectivity. *Climate Dynamics*, 58, 2609-2636. <https://doi.org/10.1007/s00382-021-06025-y>
- Springer, M.** (2010). Trichoptera, capítulo 7. En M. Springer, A. Ramírez, P. Hanson (Ed.), *Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I. Revista de Biología Tropical*, 58(4), 151-198.
- Vásquez-Ramos, J.M., Guevara-Cardona, G., Reinoso-Flórez, G.** (2014). Factores ambientales asociados con la preferencia de hábitat de larvas de tricópteros en cuencas con bosque seco tropical (Tolima, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 62, 21-40. <https://doi.org/10.15517/RBT.V62I0.15776>
- Wantzen, K.M. & Rueda-Delgado, G.** (2009). Técnicas de muestreo de macroinvertebrados acuáticos bentónicos, capítulo 1. En: Domínguez, E, Fernández, HR (eds). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, pp. 17-45.

Original article

Two new species of *Besleria* (Gesneriaceae) from the Department of Santander, Eastern Cordillera of the Colombian Andes

Dos nuevas especies de *Besleria* (Gesneriaceae) del departamento de Santander en la cordillera oriental de los Andes colombianos

✉ Carlos A. Solano-C^{1,2,*}, Daniel Ruiz-Molina^{1,2}, Javier David Quiroga-N³

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

² Semillero de investigación en Diversidad Forestal (DIFI), Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia

³ Semillero NATIVOS, Universidad Nacional Abierta y a Distancia UNAD, El Carmen de Chucurí, Santander, Colombia

Abstract

Here, we describe and illustrate two new species of the genus *Besleria* (Gesneriaceae), *Besleria bella* sp. nov. and *Besleria obconica* sp. nov., from premontane forests of the Serranía de Los Yariquíes in the Magdalena Medio region of the Department of Santander, Colombia. We include detailed morphological descriptions of both species and provide comparative discussions of their differences with morphologically similar species. We also make preliminary conservation assessments following IUCN criteria.

Keywords: Beslerieae; Colombia; Lamiales; Magdalena Medio; Neotropics; Taxonomy.

Resumen

Se describen e ilustran dos nuevas especies del género *Besleria* (Gesneriaceae): *Besleria bella* sp. nov. y *Besleria obconica* sp. nov., provenientes de bosques premontanos de la Serranía de Los Yariquíes, en el Magdalena Medio del departamento de Santander, Colombia. Asimismo, se hacen descripciones morfológicas detalladas de ambas especies y se comparan sus diferencias con las especies morfológicamente similares. Por último, se presentan evaluaciones preliminares de conservación según los criterios de la UICN.

Palabras clave: Beslerieae; Colombia; Lamiales; Magdalena Medio; Neotrópico; taxonomía.

Introduction

Besleria Plum. ex L. is a Neotropical genus of the Gesneriaceae family with 160 to 170 species of perennial herbs, shrubs, and small trees (Cortés, 2019; Clark *et al.*, 2020). These plants grow primarily in the understory of tropical forests from sea level to 3500 meters. *Besleria* is distributed from southern Mexico to Bolivia and Brazil, with the greatest diversity concentrated in the tropical Andes, where more than 100 species are found (Skog, 1979; Skog, 1996; Kvist *et al.*, 1998; Clark *et al.*, 2020). Phylogenetic analyses have confirmed that *Besleria* is monophyletic and strongly supported within the tribe Beslerieae (Smith, 2000; Roalson & Clark, 2006; Clark *et al.*, 2010; Ferreira *et al.*, 2024). Colombia hosts the greatest diversity of the genus, with more than 80 species (Cortés, 2013), most of which are found in the humid forests of the Andes and the Chocó biogeographic region, with some present in the Amazon also (Cortés *et al.*, 2017).

Citation: Solano-C CA, *et al.* Two new species of *Besleria* (Gesneriaceae) from the Department of Santander, Eastern Cordillera of the Colombian Andes. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):469-481, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.3360>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Corresponding autor:**
Carlos Andrés Solano Córdoba;
caasolanoc@gmail.com

Received: October 30, 2025

Accepted: February 17, 2026

Published on line: April 8, 2026



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

Morphologically, *Besleria* species are recognized as unbranched (occasionally branched) terrestrial shrubs with several pairs of large leaves, axillary inflorescences without bracts, and fleshy globose berries (Wiehler, 1975; Weber, 2004). Diagnostic characters for species identification are mainly based on the presence or absence of a peduncle in the inflorescence, the dimensions and shape of the calyx lobes, and the corolla colors (red-orange, yellow, or white) and shapes (varying from narrowly tubular to hypocyrtoid) (Ferreira *et al.*, 2024). Flower characteristics of *Besleria* match the definition of the hummingbird pollination syndrome, although few field observations have been recorded (Serrano-Serrano *et al.*, 2017; Ogutcen *et al.*, 2020).

This contribution describes two new species of *Besleria* (Gesneriaceae) endemic to Colombia, discovered in the department of Santander, within the Serranía de los Yariquíes in the Magdalena Medio region. The area is a semi-isolated mountainous massif in the northern part of the Eastern Cordillera, extending approximately 80 km from south to north and separated from the main cordillera by the dry valleys of the Sogamoso and Suárez rivers (Jara & Zabala, 2018). Its elevations range from 500 to 3,200 m, and it transitions from dry ecosystems in the eastern canyons to humid environments of the Magdalena Medio to the west, supporting diverse vegetation types including dry montane forests, humid lowland forests, Andean forests, and páramo zones (Aguilar *et al.*, 2018). These characteristics have resulted in high levels of biological endemism, with some taxa discovered in recent years (e.g., *Magnolia resupinatifolia* Aguilar-Cano & Humberto Mend., *Begonia pax* Jara & Zabala, and *Caryodaphnopsis carmensis* Humberto Mend., J. Quiroga & Díaz-Rueda). Here, we discuss and compare the most morphologically similar species, highlighting the diagnostic differences that support the recognition of these new taxa. Additionally, we provide a preliminary assessment of their conservation status.

Materials and methods

The type material was collected in February 2025 during botanical expeditions conducted in the municipality of El Carmen de Chucurí and surrounding areas. The specimens were processed and analyzed at the UDBC Forest Herbarium. We also reviewed the COL, JBB, FMB, and UDBC herbaria collections, along with virtual collections from the US and NY herbaria (Thiers, 2025, continuously update), as well as those available in the JSTOR Global Plants platform (2025). The morphological observations and measurements were done using a digital caliper on herbarium specimens and alcohol-preserved flowers, while measurements on digital images of live specimens and dissections were done with the software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012).

We reviewed the *Besleria* genus monograph by Morton (1939), the only taxonomic revision of the genus, which includes descriptions of all species recognized at that time that are used as support for the discussions and morphological comparisons presented in the Notes section. However, given that the subsequent taxonomic studies have resulted in synonymies and nomenclatural changes affecting the circumscription of some species, we used as a reference the most recent publication of a *Besleria* species for Colombia (Sánchez-Taborda *et al.*, 2020), which provides a more detailed description that we used as the basis for the standardization of morphological characters. Morphological terminology for leaf and indumentum descriptions follows Beentje (2016), Ellis *et al.* (2009), and Hewson (2019). To determine the presence of receptacles in flowers, transverse sections were made and stained with 1% methylene blue for 2-3 minutes. The sections were then mounted on slides with coverslips and observed using an optical microscope at different magnifications. Receptacle identification was based on the morphological characteristics and arrangement of the stained tissues. The extinction risk was assessed according to the guidelines of the IUCN Standards and Petitions Committee (2022). For the preliminary assessment, we considered the observations, collection of localities, and population estimates obtained during fieldwork. The area of occupancy (AOO) and the extent of occurrence (EOO) were calculated using GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011) with a 2 km² grid.

Results and discussion

1. *Besleria bella* Solano-C., D. Ruiz-Mol. & J. Quiroga, sp. nov. (Figures 1, 2, 3)

TYPE: Colombia: **Santander:** Municipio El Carmen del Chucurí, Vereda La Bodega, Finca de Gustavo González, 1550 m, 6°40'28.3" N, 73°27'6.5" W, 20 Feb 2025 (fl., fr.), C. Solano-C, J. Quiroga & L. Carvajal 150 (holotype: UDBC barcode 51562; isotypes: COL, JAUM).

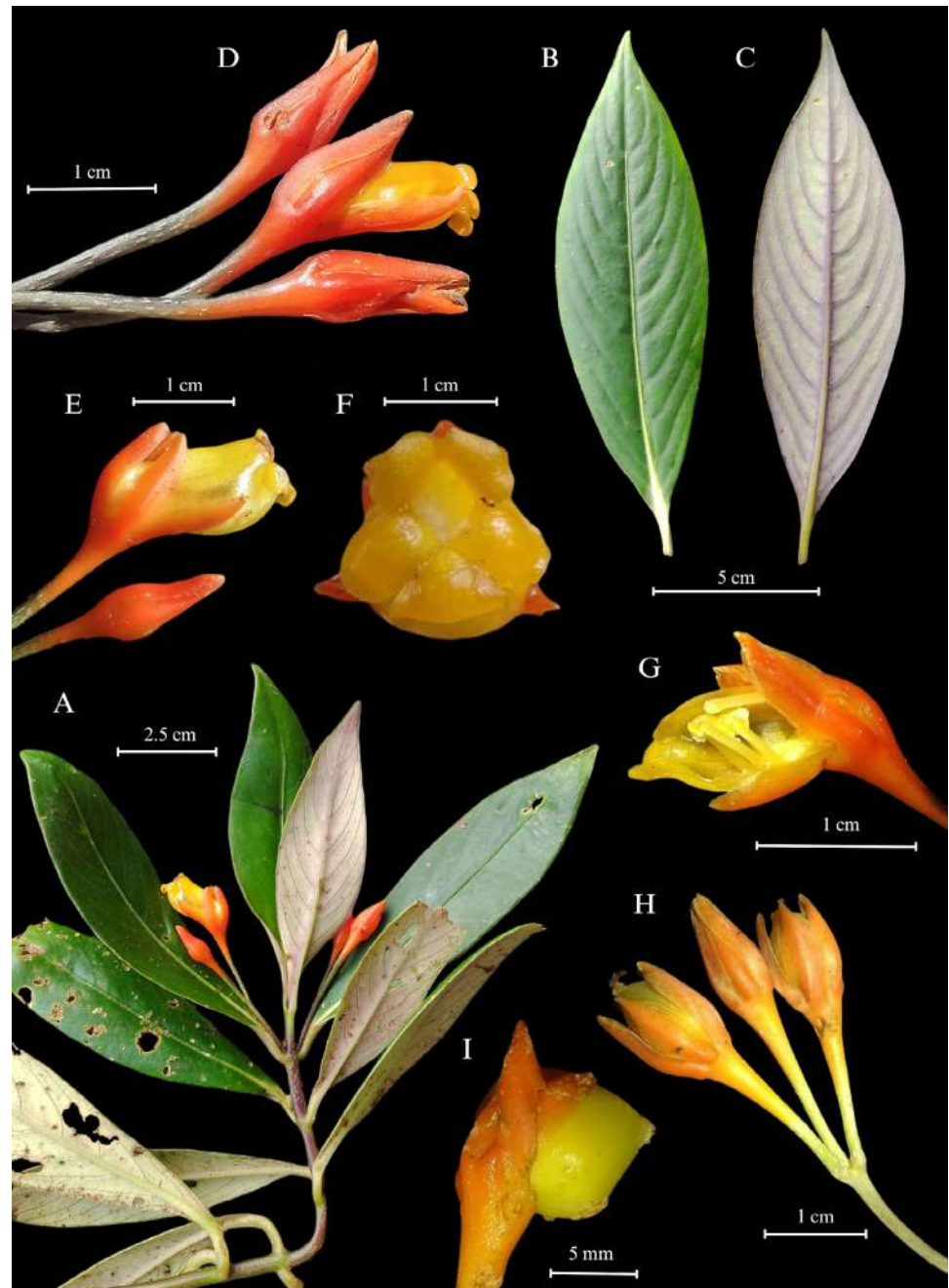


Figure 1. *Besleria bella* Solano-C., D. Ruiz-Mol & J. Quiroga. **A.** Habit. **B.** Adaxial leaf view. **C.** Abaxial leaf view. **D. and E.** Lateral view of mature flowers and flower buds. **F.** Frontal view of corolla. **G.** Cross-section of the corolla, orientation of the stamens. **H.** Immature fruit. **I.** Mature fruit. [A-I from holotype. Photos by Javier Quiroga]

Diagnosis. *Besleria bella* differs from all its congeners by a combination of characters that includes a pedunculate inflorescence 1.9–4.5 (–11) cm long (**Figure 1A, H and 2A**), an elongated receptacle continuous with the pedicel (**Figure 2F**) and scarcely differentiated from the calyx (**Figure 1D–I**), a thick and fleshy orange calyx, a yellow corolla, and an ovary with five nectary glands (**Figure 2H**). Morphologically, it is similar to *Besleria angusta* C.V. Morton; however, *B. bella* differs by having shorter leaves (9.5–14.5 cm vs. 19.2–24.8 cm) and inflorescences arranged in umbels of 1–4 flowers (vs. fascicles of two flowers or reduced to solitary flowers).

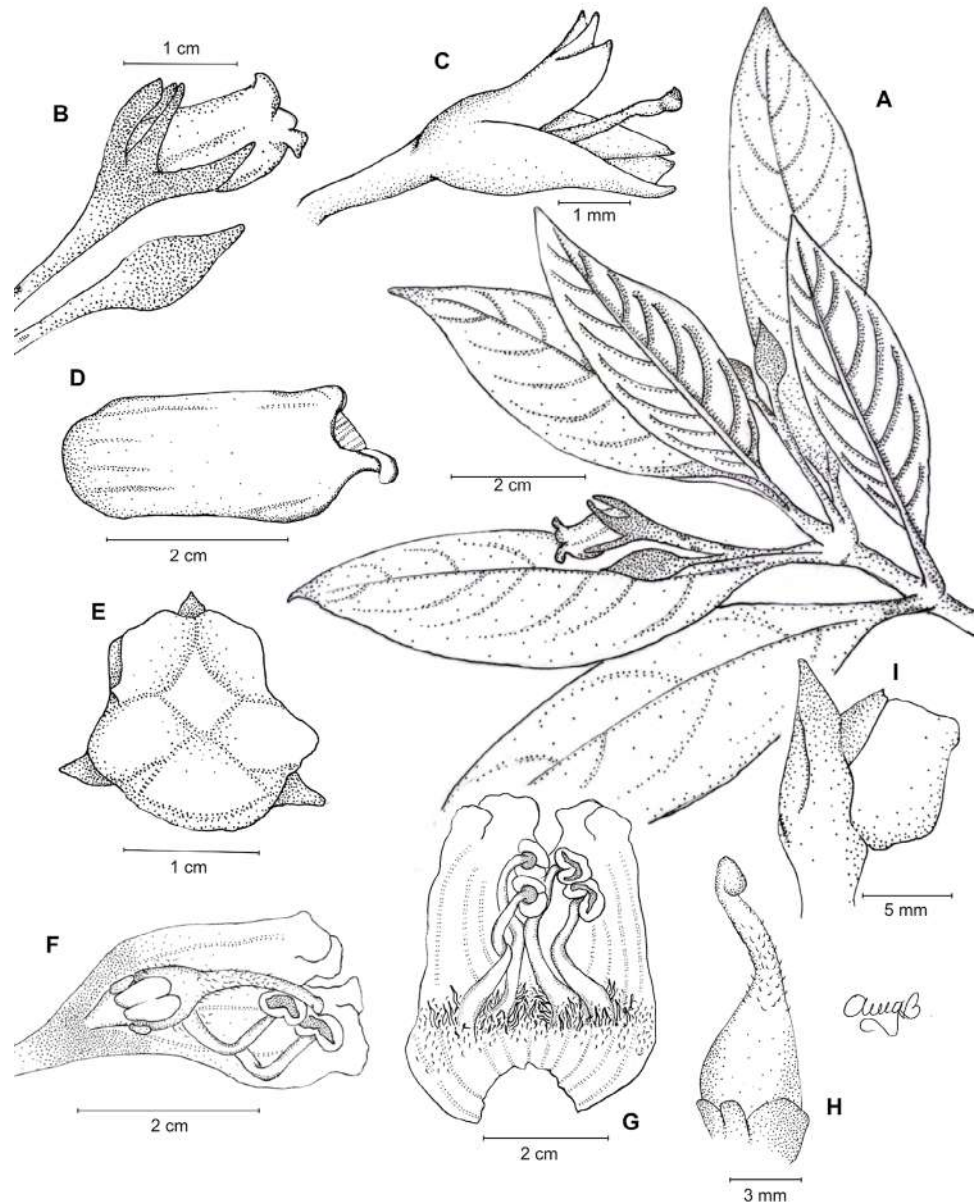


Figure 2. *Besleria bella* Solano-C., D. Ruiz-Mol & J. Quiroga. **A.** Habit. **B.** Lateral view of mature flowers and flower buds. **C.** Lateral view of the calyx. **D.** Lateral view of the corolla. **E.** Frontal view of the corolla. **F.** Cross-section of the corolla, receptacle, and pedicel, orientation of the stamens. **G.** Flower, longitudinal cutaway. **H.** Ovary with nectary glands and pistil. **I.** Mature fruit. [A-I based on holotype. Illustration by Angie G. Gasca]

Suffrutescent herb, 0.9–1.5 m tall. Stems erect to subhorizontal, terete to subterete (when fresh), 1.4–5.2 mm diameter (when dry), light green to green-purple (when fresh); papillose surface, transversely striated, with scattered multiseptate transparent or yellow (when dry) trichomes (>0.5 mm), glabrescent at maturity; internodes 0.9–6.2 cm long. **Leaves** opposite, decussate, equal to subequal in pairs, evenly spaced, appearing clustered at the apex by the abscission of mature leaves; petioles 4.7–12.8 mm long, terete to subterete, glabrous, light green (when fresh); **blades** 9.5–14.5 \times 2.2–3.9 cm, ovate to ovate-lanceolate, slightly falcate, coriaceous, base decurrent 5–7 mm long, margin entire, apex acuminate 8.3–13.4 mm long, smooth on both surfaces, primary venation pinnate, secondary venation brochidodromous with marginal secondary veins, 10–12 secondary veins per side, irregular spaced, spacing decreasing proximally, angle uniform, decurrent secondary attachment to the midvein intersecondary veins 1 or absent; tertiary veins inconspicuous; adaxial and abaxial surface glabrous and papillose, midvein and secondary veins flat on both surfaces. **Inflorescences** axillary in umbels, peduncle 1.9–4.5 (–11) cm long, borne at an oblique angle to the stem, terete, papillose, glabrous, basally purple (when fresh), apically green (when fresh), 1–4 flowers; pedicels 9.5–23.9 mm long, erect to oblique with respect to the peduncle, papillose, glabrous, lenticellate, basally green to purple (when fresh), apically orange (when fresh); receptacle 3.6–6.7 \times 3–4.5 mm, cylindrical, continuous with the calyx, orange (when fresh). **Calyx** thick, carnose, venation inconspicuous; lobes 5, 9.7–14.8 \times 3.1–4.2 mm, free, equal to subequal, ensiform to ovate, occasionally slightly falcate, apex mucronate or acuminate (acumen 1.2–4.1 mm long), base truncate, margin entire, both surfaces glabrous, orange (when fresh). **Corolla** thick, carnose, 13.9–15.2 mm long, tubular, slightly constricted at the base and throat, zygomorphic, laterally non-compressed, apically ventricose, slightly gibbous towards the base, spur absent, uniformly yellow (when fresh); gibbosity 6.2–6.8 mm long, base 6.1–6.4 mm long, floral pouch 6.4–7.9 mm long, throat 4.1–5.6 mm long, inner surface papillose, both surface glabrous; lobes 5, thick carnose, unequal, recurved, apex rounded to obtuse, base truncate, margin entire and slightly sinuate, conspicuous veins on the inner surface (when dry), glabrous on both surfaces; dorsal lobes 1.7–2.2 \times 1.2–2.5 mm, ovate to oblate; lateral lobes 2–2.4 \times 2.1–2.8 mm, orbicular to oblate, ventral lobe 2.3–2.6 \times 2.5–2.8, oblate. **Androecium** 4 stamens, included, didynamous, filaments adnate to the corolla tube, adnate portion 2.7–4.1 mm long, free portion in the outer ones 7.3–8.2 mm long, inner ones 6.1–6.7 mm long, sparsely papillose, basally densely barbate with multiseptate trichomes on both surfaces; staminode ca. 1.7 mm long, glabrous; thecae 0.9–1.3 \times 1.6–2.3 mm, reniform with basifixed insertion, dehiscence in longitudinal slits, coherent at the apex and lateral walls, glabrous. **Gynoeceum** with nectary comprising an annular nectary gland 1.5–1.9 mm long and four smaller lateral glands 0.9–1.3 mm long; ovary 4.3–4.6 \times 2.7–3.5 mm, ovate, apically pilose with multiseptate trichomes; style 5.3–6.8 mm long, puberulent, stigma stomatomorphic, glabrous. **Fruit** a berry, indehiscent, ovoid ca. 10 \times 5 mm, mature yellow (when fresh), seeds ovate, brown (when fresh).

Etymology. The specific epithet refers to the remarkable beauty (from Latin *bella*: beautiful or pleasant) of the flowers and leaves of this species.

Distribution and habitat. *Besleria bella* is distributed across two adjacent Colombian departments: Santander and Norte de Santander. In Santander, the species has been collected in the municipalities of Carmen de Chucurí and San Vicente de Chucurí (pers. obs.), while in Norte de Santander it occurs in the Sarare region (**Figure 3**). Both populations are found at approximately 1500 meters above sea level on the Eastern Cordillera. This species inhabits the interior of well-conserved Andean forests, where it can be locally abundant under optimal conditions (pers. obs.). Notably, robust populations have been documented in the field in conservation areas adjacent to and within the Serranía de Los Yariquíes National Natural Park, suggesting the species' dependence on well-conserved forest habitats suitable for long-term survival.

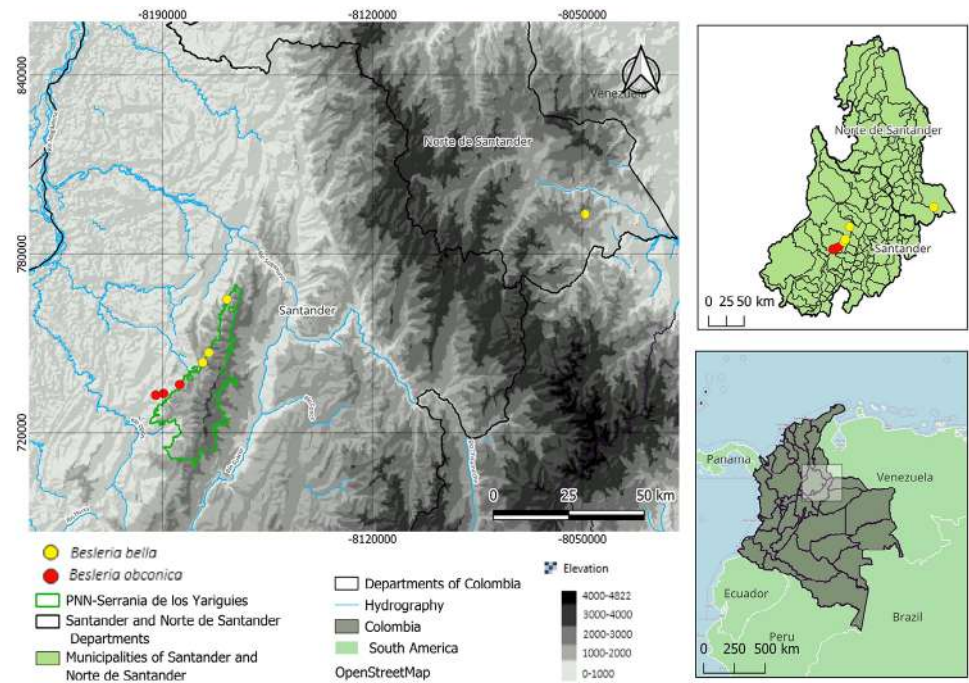


Figure 3. Distribution map of *Besleria bella* and *Besleria obconica* in the eastern cordillera of the Andes in Colombia

Phenology. *Besleria bella* exhibits distinct seasonal reproductive patterns based on continuous field observations conducted by the authors since early 2024 at the known population sites. The flowering and fruiting periods occur during February and November (based on herbarium labels and personal communication from the authors in the field). This temporal restriction in reproductive activity can make field detection challenging outside these periods, despite the species' potential abundance.

Preliminary conservation status. *Besleria bella* has an estimated extent of occurrence (EOO) of 1,159 km² and an area of occupancy (AOO) of 24 km² according to currently available records (field observations and herbarium specimens). To date, the species is only known from a single locality on the western slopes of the Serranía de Los Yariques. However, this region has historically been poorly explored. Biological surveys have been constrained by the steep and complex topography that restricts access to many areas, as well as by the armed conflict that has limited safe research activities for decades across both municipalities. Although floristic studies have been conducted, they have been concentrated mainly on the eastern slopes and within accessible areas of the national park (Díaz-Rueda *et al.*, 2025). Consequently, the absence of additional records more likely reflects a lack of systematic sampling rather than a truly narrow distribution. Given these limitations, the available information is insufficient to assess population status, trends, or threats with confidence, and the species is best treated as Data Deficient (DD) under IUCN criteria.

Taxonomic notes. Due to its coriaceous, ovate-lanceolate, discolor and glabrous leaves with smooth surfaces and inconspicuous tertiary veins, flowers with a calyx continuous with the pedicel, and calyx lobes with mucronate to acuminate apex, *Besleria bella* is morphologically similar to *Besleria angusta* C.V. Morton. However, *B. bella* differs from the latter by having smaller leaves (9.5–14.5 × 2.2–3.9 cm vs. 19.2–24.8 × 4.7–6.4 cm), shorter petioles (0.4–1.2 cm vs. 2.5–4.5 cm), pedunculate umbels with 1–4 flowers (vs. flowers arranged in 2-flowered fascicle or reduced to a solitary flower), and a yellow corolla (vs. orange). Additionally, *B. bella* is endemic to Colombia, whereas *B. angusta* is endemic to Peru.

Specimens of *B. bella* have occasionally been misidentified in herbaria as *Besleria longipedunculata* Britton ex Rusby. However, it can be distinguished from the latter by its glabrous stems (vs. strigose), larger ovate-lanceolate leaves $9.5\text{--}14.5 \times 2.2\text{--}3.9$ cm (vs. elliptic leaves up to 35×13 cm), a shorter peduncle (1.9–4.5 (–11) cm vs. up to 20 cm long), and a pilose ovary with five nectary glands (vs. a glabrous ovary with an annular nectary). Besides, *B. longipedunculata* is endemic to Bolivia.

The nectaries in the genus *Besleria* and their intra- and interspecific morphological variation have been documented primarily as annular and semi-annular nectaries. *Besleria bella* is, to date, the only species in the genus known to exhibit a distinct morphology, characterized by the presence of five well-differentiated nectary glands. Traditionally, the shape of the nectary disc has been regarded as a diagnostic character of high taxonomic value and has been used to delimit infrageneric sections and subsections (Morton, 1939). However, the phylogenetic analyses and character reconstructions by Ferreira *et al.* (2024) demonstrated that floral characters, including nectaries, exhibit a high degree of homoplasy and evolutionary convergence, thereby limiting their utility for inferring deep phylogenetic relationships within the genus. Such a novel nectary morphology in a genus typically characterized by annular nectaries may have broader implications for understanding the evolution of nectaries within Gesneriaceae and represents a unique and previously unrecognized morphological character within the genus.

Additional specimens examined (paratypes): COLOMBIA. Norte de Santander: Región del Sarare: Hoya del río Margua, cabeceras del río Negro, ladera Norte entre El Amparo y La Mesa, 1400–1700 m, 7 Nov 1941 (fl.), *J. Cuatrecasas* 12858 (COL, US). Santander: Municipio El Carmen de Chucurí, Vereda La Bodega, Sector Manchurrias, Finca Buenos Aires, Trocha entre la casa del señor Reinaldo y la quebrada San Guillermo, 1607 m, $6^{\circ} 40' 59.4''$ N, $73^{\circ} 26' 10.8''$ W, 26 Feb 2018 (fl.), *H. Mendoza* 20540 (FMB); *ibid.*, 1845 m, $6^{\circ} 40' 34.4''$ N, $73^{\circ} 26' 55.5''$ W, 20 Feb 2025 (fl.), *C. Solano-C et al.* 158 (COL, JBB, UDBC).

2. *Besleria obconica* Solano-C., D. Ruiz-Mol & J. Quiroga **sp. nov.** (Figures 3, 4, 5).

TYPE: Colombia: **Santander:** Municipio El Carmen de Chucurí, Vereda La Belleza, hacia la finca de don Reinaldo Galeano, 848 m, $6^{\circ} 34' 18.3''$ N, $73^{\circ} 34' 9.1''$ W, 20 Feb 2025 (fl., fr.), *C. Solano-C, J. Quiroga & L. Carvajal* 156 (holotype: UDBC barcode 51559; isotypes: COL, HUA, JAUM).

Diagnosis. *Besleria obconica* differs from all its congeners by a combination of characters that includes longitudinally sulcate stems with small purple spots, leaves arranged in whorls of three (Figures 4A and 5A1), umbellate inflorescences with peduncles 4.7–7.1 mm long (Figure 5B), up to 14 flowers per axil (Figure 3D), whitish-green serrate calyx lobes (Figures 4F and 5E), and an obconical corolla with a spur (Figures 4F and 5F). Morphologically, it is similar to *Besleria oxyphylla* C.V. Morton, but *B. obconica* differs by having verticillate leaves (vs. opposite), pedunculate inflorescences (vs. with a reduced peduncle), and spurred corollas (vs. unspurred).

Unbranched shrub up to 2.5 m tall. Stems erect, sulcate (when fresh), 3.5–9.8 mm diameter (when dry), light green with small purple spots (when fresh), papillose surface, glabrous; internodes 3.7–7.5 cm long. **Leaves** 3-verticillate, equal to subequal per node, evenly spaced, appearing clustered at the apex by the abscission of mature leaves; petioles (1.8–) 3.3–6.9 cm long, canaliculate, glabrous, light green with small purple spots (when fresh); **blades** $9.5\text{--}14.5 \times 2.2\text{--}3.9$ cm, ovate to ovate-lanceolate, slightly falcate, coriaceous, base decurrent, margin entire, apex acuminate 8.3–13.4 mm long, smooth surface; primary venation pinnate, secondary venation brochidodromous, with marginal secondary veins, 10–12 secondary veins per side, irregular spaced, spacing decreasing proximally, angle uniform, secondary attachment to the midvein decurrent; intersecondary veins 1 or absent; tertiary veins inconspicuous or transversely freely ramified tertiary fabric, both surfaces glabrous and papillose, midvein and secondary veins flat on both surfaces (when fresh), prominent on the abaxial surface (when fresh). **Inflorescences** axillary in umbels, peduncle

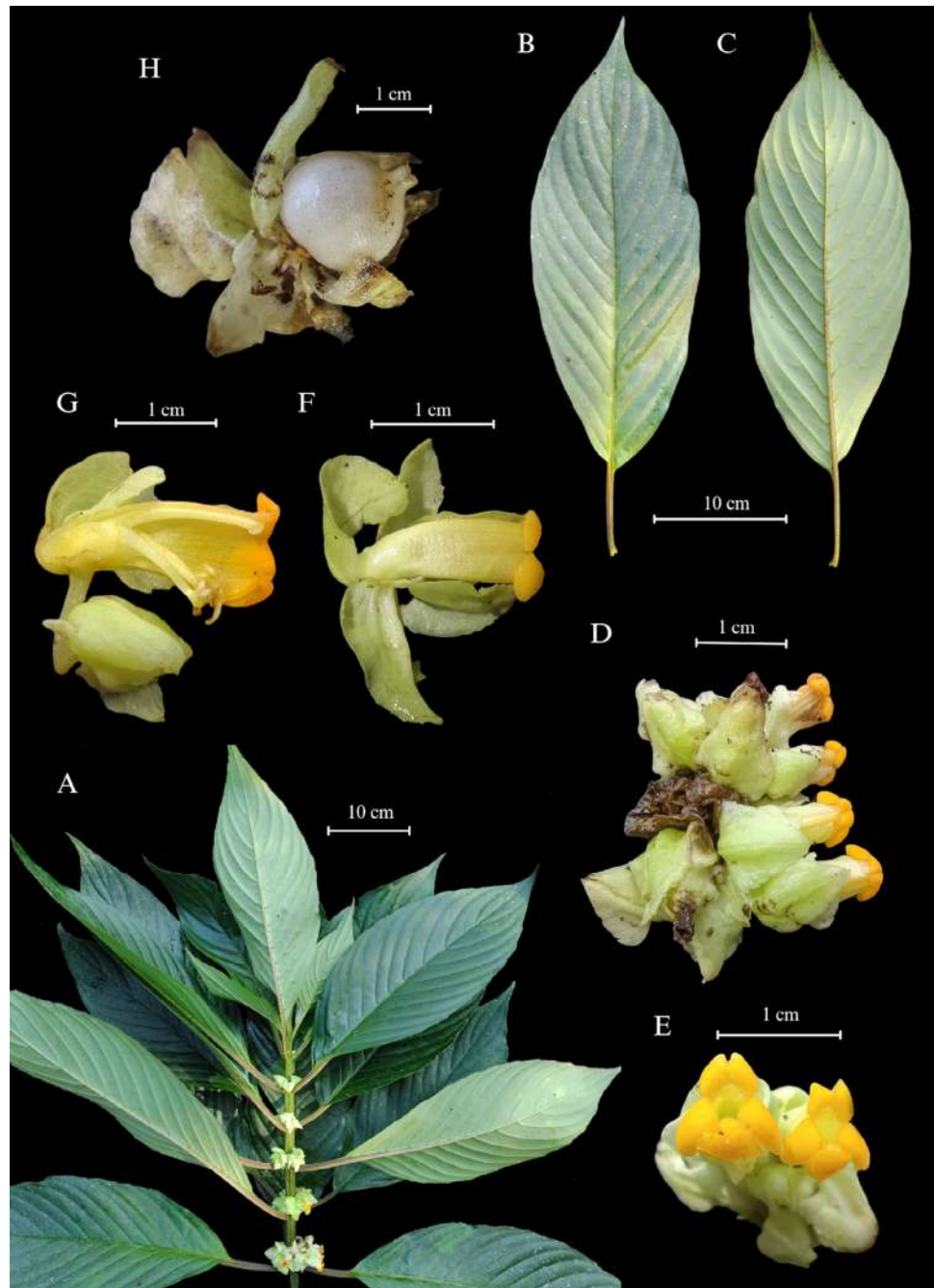


Figure 4. *Besleria obconica* Solano-C., D. Ruiz-Mol & J. Quiroga. **A.** Habit. **B.** Adaxial leaf view. **C.** Abaxial leaf view. **D.** Inflorescence. **E.** Frontal view of the corolla. **F.** Lateral view of a mature flower. **G.** Cross-section of the corolla, orientation of the stamens. **H.** Mature fruit. [A-H from holotype. Photos by Javier Quiroga]

4.7–7.1 mm long, terete to subterete, borne at an oblique angle to the stem, papillose, glabrous, light green (when fresh), up to 14 flowers per axilla; pedicels 8.4–14.6 mm long, pendent to erect or oblique with respect to the peduncle, papillose, glabrous, slightly lenticellate, light green (when fresh). **Calyx** membranous; lobes 5, thickly imbricate, ovate, apex acute to mucronate, base rounded to subcordate, margin serrate, teeth evenly

spaced ending in a white (when fresh) gland, both surface glabrescent, conspicuous veins basal actinodromous, light green to white (when fresh); dorsal lobe 14.2–18.5 × 10.3–11.7 mm, lateral lobes 10.1–14.6 × 7.6–9.4 mm, ventral lobes 9.4–13.2 × 6.4–8.6 mm. **Corolla** membranous, 16.4–18.5 mm long, obconic, slightly constricted at the throat, zygomorphic, laterally non-compressed, apically slightly ventricose, spurred at the base, the tube greenish yellow, yellow lobules (when fresh); spur 2.1–3.9 mm long, base 3.1–3.8 mm long, floral pouch 5.1–5.5, throat 4.6–4.8 mm long, inner surface papillose, both surface glabrous; lobes 5, carnosae, unequal, reflexed, apex rounded, base truncate, margin entire, scattered multiseptate trichomes on both surfaces; dorsal lobes 3.1–3.4 × 1.8–2.7 mm, oval

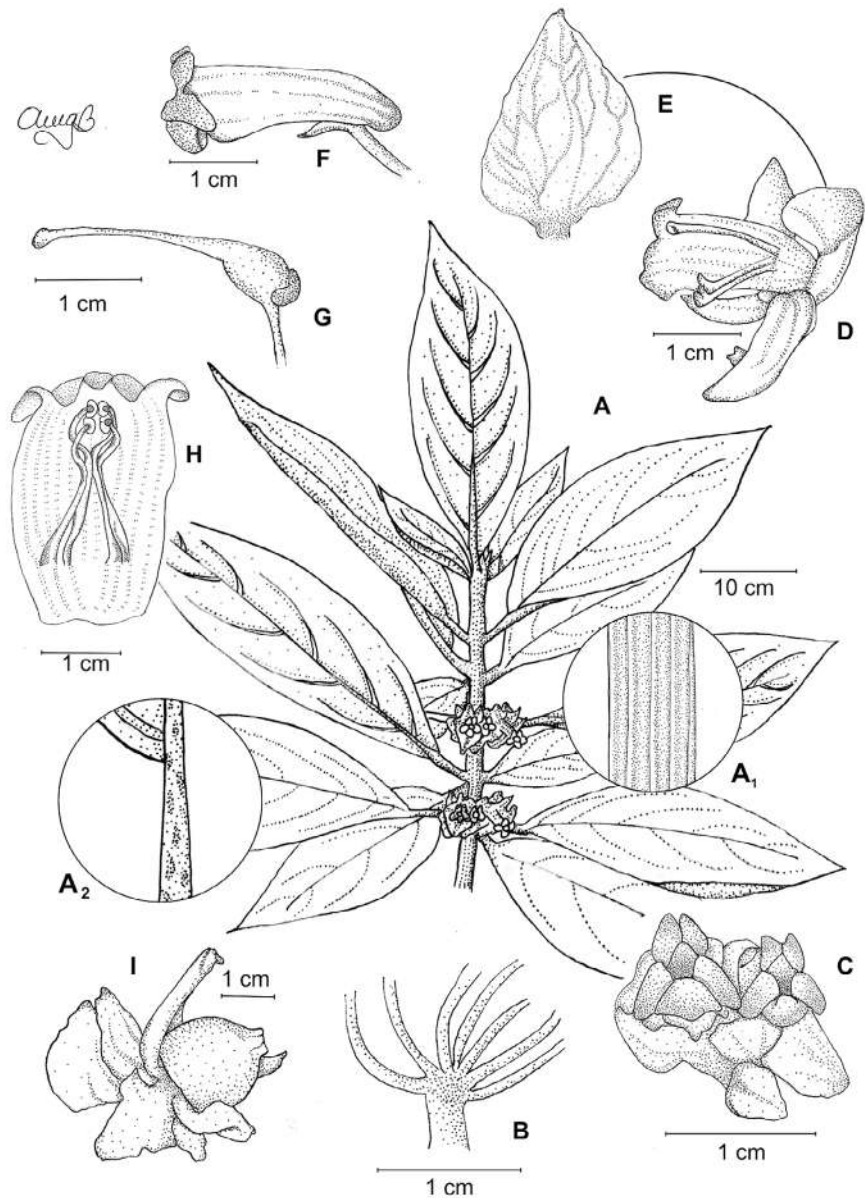


Figure 5. *Besleria obconica* Solano-C., D. Ruiz-Mol & J. Quiroga. **A.** Habit. **A1.** Detail of the stem. **A2.** Detail of the petiole. **B.** Inflorescence axes. **C.** Frontal view of corollas. **D.** Cross-section of the corolla, orientation of the stamens. **E.** Detail of calyx lobe. **F.** Lateral view of the corolla. **G.** Ovary with nectary gland and pistil. **H.** Flower, longitudinal cutaway, **I.** Mature fruit. [A-I based on holotype. Illustration by Angie G. Gasca]

to orbicular; lateral lobes 3.4–4.2 × 2.9–3.7 mm, oval to orbicular; ventral lobe 3.1–4.3 × 3.9–4.3 mm, obovate. **Androecium** 4 stamens, included, didynamous, filaments adnate to the corolla tube, adnate portion 3.7–4.3 mm long, free portion in the outer ones 9.1–12.3 mm long, inner ones 7.8–8.9 mm long, sparsely papillose, glabrous; staminode ca. 3.1 mm long, glabrous; thecae 0.5–0.7 × 0.1–1.2 mm, reniform with basifixed insertion, dehiscence in longitudinal slits, coherent at the apex and lateral walls, glabrous. **Gynoecium** with semi-annular nectary gland ca. 1.1 mm long; ovary 2.4–2.7 × 3.7–4.2 mm, ovate, glabrous; style 8.3–10.1 mm long, glabrous, stigma stomatomorphic, pubescent. **Fruit:** a berry, indehiscent, subglobose, ca. 10–16 mm diam., white when mature (when fresh).

Etymology. The specific epithet *obconica* derives from the Latin *obconicus*, meaning “in the shape of an inverted cone,” referring to the shape of the corolla, which widens toward the apex and narrows toward the base.

Distribution and habitat. *Besleria obconica* is an endemic species restricted to the Department of Santander in Colombia, where it has been exclusively collected in the municipality of Carmen de Chucurí (**Figure 3**). The species occurs at elevations between 700 and 900 meters on the eastern slopes of the Eastern Cordillera. This understory plant grows along stream edges in soils with high organic matter content within humid forest understories (pers. obs.). *B. obconica* has been observed with abundant flower and fruit production throughout the year, but appears sporadically distributed within the known localities of occurrence. This patchy distribution pattern is typical for many Gesneriaceae species and may reflect the specialized habitat requirements common to understory forest plants (Clark & Skog, 2011). Recent phylogenetic and biogeographical analyses of *Besleria* indicate that species are primarily associated with rainforest understories and often exhibit geographically circumscribed and restricted distributions, suggesting that ecological specialization and habitat availability play an important role in shaping their spatial occurrence (Ferreira *et al.*, 2024).

Phenology. Multiple flowering and fruit development events have been observed throughout the year in herbarium specimens and by the authors (ined.).

Taxonomic notes. Due to its glabrous stems, ovate to ovate-lanceolate leaves with a long-acuminate apex, somewhat congested inflorescences, and calyx lobes with conspicuous veins and serrate margins, *B. obconica* is morphologically similar to *B. oxyphylla* C.V. Morton. However, it differs from the latter by its longitudinally sulcate stems (vs. subquadrangular), 3-verticillate leaves (vs. opposite leaves), longer petioles ((1.8–) 3.3–6.9 cm vs. about 2.5 cm), umbellate inflorescences with peduncles 4.7–7.1 mm long, up to 14 flowers per axilla (vs. inflorescences with reduced peduncle bearing less than 6 flowers), and a corolla with a basal spur, which is absent in *B. oxyphylla*.

In species with basally spurred corollas, a marked thickening of the nectary disc is frequently observed on the posterior side; under these conditions, the anterior portion of the disc is poorly developed or absent. In such cases, the disc can be described as being reduced to a posterior “gland.” Basally spurred corollas in the genus *Besleria* were documented and extensively discussed by Morton (1939, 1944) in the infrageneric sections *Neobesleria* and *Gasteranthus*. However, as discussed above for *B. bella*, these characters are highly convergent. Furthermore, several species traditionally assigned to these sections were later transferred to the genus *Gasteranthus*. Nevertheless, the presence of basally spurred corollas remains a useful morphological character, as this type of corolla morphology is rare within the genus.

Morton (1939) reported basally spurred corollas in the following species currently accepted in *Besleria*: *Besleria floribunda* Fritsch, *B. gibbosa* (Poepp.) Hanst., *B. miniata* C.V. Morton, *B. pennellii* C.V. Morton, *B. pendula* Hanst., and *B. penduliflora* Fritsch. More recently, Aymard *et al.* (2020), in their description of *B. naquenensis* Arellano-P. & Aymard, characterized this species as having a basally spurred corolla and discussed its affinities with *B. neblinae* Feuillet and *B. yatuana* Feuillet. Consequently, *B. obconica* represents the tenth known species with a basally spurred corolla within a megadiverse

genus comprising more than 100 species. Moreover, none of the previously known species exhibits a combination of characters that includes an obconic corolla and leaves arranged in whorls of three.

Preliminary conservation status. *Besleria obconica* is known only from the municipality of El Carmen de Chucurí (Santander), in areas adjacent to the Serranía de Los Yariquíes National Natural Park. Its extent of occurrence (EOO) and area of occupancy (AOO) are estimated both at 12 km². As with *B. bella*, the scarcity of records is likely influenced by historical limitations to biological exploration in the region, including difficult access due to rugged terrain and periods of restricted research during armed conflict (Díaz-Rueda *et al.*, 2025). These factors have resulted in low sampling intensity, and many areas remain botanically underexplored. Therefore, the current distributional information is inadequate to infer population size, fragmentation, or decline. Until further fieldwork is undertaken, the species should be considered Data Deficient (DD) under IUCN criteria.

Additional specimens examined (paratypes). COLOMBIA. Santander: Region about Jordan, 50 km N of Velez, 914 m, 17 May 1944 (fl., fr.), *N. C. Fassett & H. St. John 25246* (US two sheets); Mun. El Carmen del Chucurí, Vereda La Belleza, hacia la finca de don Reinaldo Galeano, 848 m, 6°34'18.3"N, 73°34'9.1"W, 20 Feb 2025 (fl., fr.), *C. Solano-C, J. Quiroga & L. Carvajal 183* (JAUM, UDBC barcode 52441).

Acknowledgments

We are deeply grateful to all herbaria and their directors for granting us access to their collections, as well as to all collectors of the studied specimens. In particular, we sincerely thank the UDBC Herbarium and its entire staff, especially its director, Lyndon Carvajal, for providing access and the necessary facilities to study the specimens at their institution. We are especially grateful to Luis Soler and Carlos Paz, curators of the UDBC Herbarium, for their valuable contributions and suggestions regarding the species descriptions; their extensive knowledge of plant morphology and generous support were essential to the development of this manuscript. We also thank them for their assistance with tissue staining. Special thanks to Angie Gabriela Gasca for her outstanding illustrations and her continuous support to the first author throughout the entire process of preparing this manuscript. Finally, we thank the editor and the anonymous reviewer, whose comments on the previous version of this manuscript greatly improved its outcome.

Author contributions

CASC: morphological dissections, data compilation, analysis of information, and writing of the article. **DRM:** data compilation, analysis of information, and writing of the article. **JQN:** field trip leader, georeferencing of individuals, photography, data compilation, and manuscript review.

Conflict of interests

The authors declare that there are no conflicts of interest.

References

- Aguilar, J. H., Mendoza, M., Ayala, M. (2018). Dos nuevas especies de árboles molinillo (*Magnolia*: Magnoliaceae) de la Serranía de los Yariquíes, departamento de Santander, Colombia. *Biota Colombiana*, 19(1), 29-44.
- Aymard C., G. A., Arellano-P., H., Lozano, A., Montilla, M. C., Calero-Cayopare, A., Gómez-Yuvabe, R. A. (2020). *Besleria naquenensis* (Beslerieae, Besleriaceae), a new species from the Serranía de Naquén, Guianía River basin (Colombia). *Harvard Papers in Botany*, 25(2), 205-214. <https://doi.org/10.3100/hpib.v25iss2.2020.n8>.
- Clark, J. L., Neill, D. A., Weber, A., Gruhn, J. A., Katan, T. (2010). *Shuaria* (Gesneriaceae), an arborescent new genus from the Cordillera del Cóndor and Amazonian Ecuador. *Systematic Botany*, 35(3), 662-674. <https://doi.org/10.1600/036364410792495917>

- Clark, J. L. & Skog, L. E.** (2011). Gesneriaceae. En R. Valencia, N. Pitman, S. León-Yáñez, & P. M. Jørgensen (Eds.). *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador* (2.a ed., pp. 344-559). Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Clark, J. L., Skog, L. E., Boggan, J. K., Ginzburg, S.** (2020). Índice de nombres de miembros de Gesneriaceae del Nuevo Mundo (Subfamilias Sanangoideae y Gesnerioideae). *Rheedea*, 30, 190-256. <https://doi.org/10.22244/rheedea.2020.30.01.14>
- Clavijo, L., Skog, L. E., Clark, J. L.** (2016). Gesneriaceae. En R. Bernal, S. R. Gradstein, & M. Celis (Eds.). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia* (Vol. 1, pp. 1356–1388). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Cortés, O. L.** (2013). *Sistemática y fitogeografía del complejo Besleria aggregata (Mart.) Hanst. (Gesneriaceae) en Colombia* (35 pp.). Universidad del Valle.
- Cortés, O. L.** (2019). *Palinología y morfología de Besleria (Gesneriaceae) de Colombia* (152 pp.). Universidad del Valle.
- Cortés, O. L., Giraldo-Rodríguez, A., Torres-González, A. M.** (2017). Two new species of *Besleria* (Gesneriaceae) from the department of Valle del Cauca, Colombia. *Phytotaxa*, 332, 181–188.
- Díaz-Rueda, D. M., Herrera-Pacheco, M. A., Plata-Castro, A. D., Ardila-Hurtado, S. F., Reu, B.** (2025). Composición y diversidad florísticas de tres coberturas en la Serranía de Los Yariquíes (Santander, Colombia). *Colombia Forestal*, 28(1), e22659. <https://doi.org/10.14483/2256201X.22659>
- Etter, A. & Wyngaarden, W.** (2000). Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *AMBIO*, 29(7), 432-439. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.432>
- Ferreira, G. E., Clark, J. L., Clavijo, L., Zuluaga, A., Chautems, A., Hopkins, M. J. G., Araujo, A. O., Perret, M.** (2024). Phylogenetics, character evolution, and historical biogeography of the Neotropical genus *Besleria* (Gesneriaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 206, 83-94. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boae007>
- Jara, O., & Zabala, J.** (2018). Dos nuevas especies de *Begonia* (Begoniaceae) de la Serranía de los Yariquíes (Santander, Colombia). *Novon*, 26, 355-363.
- Kvist, L. P., Skog, L. E., Amaya-Márquez, M.** (1998). Los géneros de Gesneriaceae de Colombia. *Caldasia*, 20, 12-28.
- Mendoza, H., Quiroga, J., Díaz, D., Ayala, M., Aymard, G.** (2023). Two new species of *Caryodaphnopsis* (Lauraceae) from the Magdalena Medio, Colombia, with an updated key for the Neotropical *Caryodaphnopsis* species. *Acta Botanica Mexicana*, 130, e2263.
- Morton, C. V.** (1939). A revision of *Besleria*. *Contributions from the United States National Herbarium*, 26, 395-474.
- Morton, C. V.** (1944). Taxonomic studies of tropical American plants. *Contributions from the United States National Herbarium*, 29, 1-40.
- Ogutcen, E., Durand, K., Wolowski, M., Clavijo, L., Graham, C., Glauser, G., Perret, M.** (2020). Chemical basis of floral color signals in Gesneriaceae: The effect of alternative anthocyanin pathways. *Frontiers in Plant Science*, 11, 604389. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.604389>
- Roalson, E. H. & Clark, J. L.** (2006). Phylogenetic patterns of diversification in the Beslerieae (Gesneriaceae). En A. K. Sharma & A. Sharma (Eds.). *Plant genome: Biodiversity and evolution, Phanerograms* (Vol. 1C, pp. 251-268). Science Publishers.
- Sánchez-Taborda, J. A., Zuluaga, A., Clavijo, L.** (2020). A new species of *Besleria* (Gesneriaceae) from the Serranía El Pinche (Cauca), southwestern Colombia. *PhytoKeys*, 162, 71-80. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.162.55891>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., Eliceiri, K. W.** (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Serrano-Serrano, M. L., Rolland, J., Clark, J. L., Salamin, N., Perret, M.** (2017). Hummingbird pollination and the diversification of angiosperms: An old and successful association in Gesneriaceae. *Proceedings of the Royal Society B*, 284, 20162816. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2816>
- Skog, L. E.** (1979). Gesneriaceae. En R. E. Woodson & R. W. Schery (Eds.). *Flora of Panama* (Vol. 65, pp. 783-998). Annals of the Missouri Botanical Garden. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1526-z>
- Skog, L. E.** (1996). The Gesneriaceae of the Guianas. *Gloxinian*, 46, 48-53.
- Smith, J. F.** (2000). A phylogenetic analysis of tribes Beslerieae and Napeantheae (Gesneriaceae) and evolution of fruit types: Parsimony and maximum likelihood analyses of ndhF sequences. *Systematic Botany*, 25(1), 72-81. <https://doi.org/10.2307/2666674>

-
- Tovar, C., Carril, A. F., Gutiérrez, A. G., Ahrends, A., Fita, L., Zaninelli, P., Flombaum, P., Abarzúa, A. M., Alarcón, D., Aschero, V., Báez, S., Barros, A., Carilla, J., Ferrero, M. E., Flantua, S. G. A., Gonzáles, P., Menéndez, C. G., Pérez-Escobar, O. A., Pauchard, A., Ruscica, R. C., Hollingsworth, P. M.** (2022). Understanding climate change impacts on biome and plant distributions in the Andes: Challenges and opportunities. *Journal of Biogeography*, 49(8), 1420-1442. <https://doi.org/10.1111/jbi.14389>
- Weber, A.** (2004). Gesneriaceae. En K. Kubitzki & J. Kadereit (Eds.). *Flowering plants. Dicotyledons: Lamiales (except Acanthaceae, including Avicenniaceae)* (pp. 63-158). Springer.
- Wiehler, H.** (1975). *Besleria* L. and the re-establishment of *Gasteranthus* Benth. (Gesneriaceae). *Selbyana*, 1, 150-156.

Original article

Tracing the past: The invasive marine gastropod *Eualetes tulipa* (Mollusca: Vermetidae) in the Colombian Caribbean

El rastro del pasado: el gasterópodo marino invasor *Eualetes tulipa* (Mollusca: Vermetidae) en el Caribe colombiano

Adriana Gracia C.*, Alex Paternina-Ramos

Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico, Atlántico, Colombia

Abstract

The vermetid gastropod *Eualetes tulipa* (Rousseau, 1843) is recorded for the first time in the Colombian Caribbean. It is the second documented case of an invasive marine gastropod in the region. The species was observed in shallow waters on both artificial and natural substrates. Its identification was confirmed through morphological analysis (radula, operculum, and shell), molecular techniques (DNA barcoding), and historical records. Recent evidence of its presence in the Colombian Caribbean includes field photographs taken in 2016 at Isla Arena (Department of Bolívar) and Puerto Velero and its surroundings (Department of Atlántico). However, the invasion likely began earlier, with shells documented further northward from a nearby shipwreck at El Rodadero, Santa Marta (Department of Magdalena) as early as 1998. This timing is close to the first documented Caribbean record of the species in 1992 (Venezuela). The ecological impact of *E. tulipa* in the Colombian Caribbean remains unknown. Given the genetic similarity between the Colombian Caribbean specimens and individuals from Hawaii, our findings suggest a likely transoceanic introduction, potentially facilitated by maritime transport. Considering the extensive connectivity of international shipping routes, particularly those linking the Pacific and the Caribbean through the Panama Canal, it is important to monitor and manage *E. tulipa* as an invasive species. Its continued spread poses a significant threat to native biodiversity in Colombia and across the Caribbean region, especially in areas lacking biofouling regulations or early detection protocols.

Keywords: Integrative taxonomy; Threats to biodiversity; Non-native species; Fauna fouling; Gastropoda.

Resumen

Se registra por primera vez la presencia del caracol vermético *Eualetes tulipa* (Rousseau, 1843) en el Caribe colombiano. Se trata del segundo caso documentado de un gasterópodo marino invasor en la región. La especie se observó en aguas someras, tanto en sustratos artificiales como naturales. Su identificación se confirmó mediante análisis morfológicos (rádula, opérculo y concha), técnicas moleculares (código de barras de ADN) y registros históricos. La evidencia reciente de su presencia en el Caribe colombiano incluye fotografías de campo que datan de 2016 en Isla Arena (departamento de Bolívar) y Puerto Velero y sus alrededores (departamento del Atlántico). Sin embargo, la invasión probablemente comenzó antes, con conchas documentadas en 1988 más al norte, en una nave hundida en El Rodadero, Santa Marta (departamento del Magdalena), fecha ésta cercana al primer registro documentado de la especie en el mar Caribe en 1992 (Venezuela). El impacto ecológico de *E. tulipa* en el Caribe colombiano es aún desconocido. Dada la similitud genética entre especímenes del Caribe colombiano y de Hawái, nuestro hallazgo sugiere una probable introducción transoceánica, posiblemente facilitada por el transporte marítimo. Considerando el alto tráfico marítimo entre el Pacífico y el Caribe a través del Canal de Panamá, se subraya la importancia del monitoreo y la gestión de *E. tulipa* como especie invasora. Su continua propagación representa una amenaza significativa para la biodiversidad nativa en Colombia y en toda la región del Caribe, particularmente en zonas que carecen de regulaciones contra la bioincrustación o protocolos de detección temprana.

Palabras clave: Taxonomía integrativa; Amenazas a la biodiversidad; Especies no nativas; Incrustaciones de fauna; Gastropoda.

Citation: Gracia C. A & Paternina-Ramos A. Tracing the past: The invasive marine gastropod *Eualetes tulipa* (Mollusca: Vermetidae) in the Colombian Caribbean. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):482-494, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3284>

Editor: Juan Manuel Díaz Merlano

***Corresponding autor:**

Adriana Gracia C.;
mariaadriagracia@mail.uniatlantico.edu.co

Received: August 28, 2025

Accepted: February 2, 2026

Published on line: April 15, 2026



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

Introduction

An introduced species is one that has been transported from its native geographical range to a new location by human activities and has established self-sustaining populations (Carton & Schwindt, 2025). Once established, these species tend to spread aggressively, causing harm to the environment, infrastructure, human health, or the economy. According to the 2010 Convention on Biological Diversity Conference of the Parties (COP10), invasive species are globally considered the second leading cause of native species extinction.

A comprehensive synthesis of non-native mollusk species in South America (Darrigran *et al.*, 2020) identified 86 species distributed across 152 of the 189 recognized ecoregions. Of these, 14 species inhabit marine environments. Compared to marine bivalves, gastropods are less represented among invasive mollusk species. Darrigran *et al.* (2020) included a few notable families: Haliotidae, represented by *Haliotis discus hannai* Ino, 1953, and *H. rufescens* Swainson, 1822; Muricidae, by *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), and Pleurobranchaeidae, by *Pleurobranchaea maculata* (Quoy & Gaimard, 1832), all of which have been recorded in south-central South America. Vermetidae was also included, represented by *Eualetes tulipa* (Rousseau, 1843), the first invasive gastropod recorded in the Caribbean, reported as *Vermetus* sp. by Miloslavich and Penchaszadeh (1992). Darrigran *et al.* (2020) recorded as well Cypraeidae, represented by *Naria turdus* (Lamarck, 1810), first documented in Aruba between 2019 and early 2020 (Oleinik 2023). Since then, *N. turdus* has been observed in Bonaire, Curaçao, Venezuela, Costa Rica, the Cayman Islands, Puerto Rico, West Palm Beach (USA), Florida (USA), and Colombia (Dekkers & Ros, 2022; Oleinik, 2023; Oleinik *et al.*, 2023; Gracia *et al.*, 2024).

To date, five invasive marine and brackish mollusk species have been recorded in Colombia (Gracia *et al.*, 2011; Gracia *et al.*, 2024): the bivalves *Electroma* sp., *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774), *Perna perna* (Linnaeus, 1758), *P. viridis* (Linnaeus, 1758), and the gastropod *N. turdus*. However, the only marine mollusk species officially recognized as exotic invasive in Colombia by the Ministry of Environment and Sustainable Development, under Resolution 0067 of 2023, is *Electroma* sp.

Family Vermetidae consists of tube-building, suspension-feeding organisms comprising at least 171 extant species (WoRMS, 2025; accessed 30/May/2025). This family is characterized by a sessile life, with individuals attaching their shells to substrates. Their shells are irregularly coiled, and the group is predominantly found in warm temperate and tropical oceans worldwide (Keen, 1971; Golding *et al.*, 2014). In the Colombian Caribbean, the Vermetidae comprises three genera and five documented species, including *Thylacodes decussatus* (Gmelin, 1791), *Petalococonchus erectus* (Dall, 1888), *Petalococonchus varians* (A. d'Orbigny, 1839), *Dendropoma corrodens* (A. d'Orbigny, 1841), and *Petalococonchus* sp. 1.

To clarify the taxonomic status of some vermetid specimens found attached to artificial and natural hard substrates in the Colombian Caribbean Sea, here we sought to resolve their taxonomic identity at the species level using anatomical and shell characteristics, as well as molecular data.

Material and methods

Study area

The study was primarily conducted at the Puerto Velero Marina (PVM), on the sheltered side of the Puerto Velero sand spit in the Department of Atlántico, Caribbean coast of Colombia (Figure 1). Some specimens were collected from very shallow rocky areas (live specimens: Caño Dulce) and empty shells found on the beach (Puerto Caimán), located nearby and to the south of the PVM (Figure 1). Photographic reference material from the departments of Bolívar and Atlántico, along with shell specimens collected in Rodadero (Department of Magdalena), was also used to ensure coverage across the central Colombian Caribbean (Figure 1).

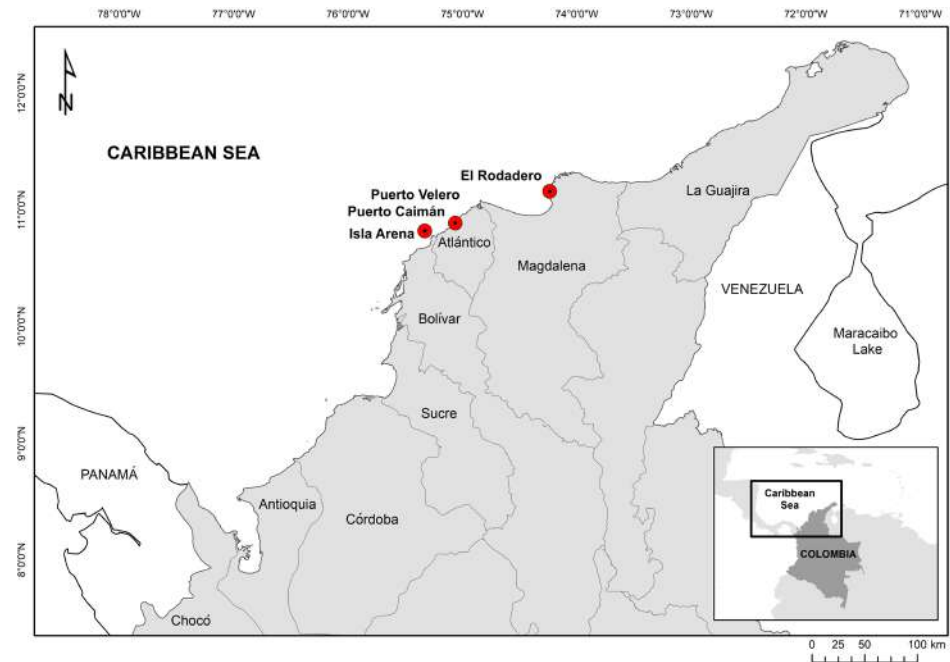


Figure 1. Locations where *Eualetes tupila* has been recorded in the Colombian Caribbean Sea

The climate in this part of the Colombian Caribbean is characterized by a dry season from December to April, a rainy season from August to November, and a transitional period between these seasons from May to July (Rangel-Buitrago *et al.*, 2016). During the dry season, Caribbean currents are driven by northeast winds, creating a southwest coastal current (Rangel-Buitrago *et al.*, 2016) that brings significant sediment inputs from the Magdalena River (Pujos *et al.*, 1986). In the rainy season, when the southeast Darién current intensifies, the transport of sedimentary material from the Magdalena River plume along this coast decreases (Rangel-Buitrago *et al.*, 2016), despite the increased sediment discharge from the river (Pujos *et al.*, 1986; Posada & Henao, 2008). Tropical depressions during the rainy season can sometimes develop into hurricanes, which can produce sediment transport in a southwest direction, potentially affecting the study area's coastline (Rangel-Buitrago *et al.*, 2016). The tides are mixed semi-diurnal, with maximum amplitudes of 65 cm (Torres & Tsimplis, 2012).

PVm is considered a small-to-medium marina, which serves as a stopover for vessels navigating between other marinas in the broader Caribbean region, primarily receiving boats from the United States and Europe. PVm, Caño Dulce, and Puerto Caimán are located in an area with high sedimentation due to their proximity to the Magdalena River delta. The annual suspended sediment load has been estimated at $145 \pm 47 \times 10^6 \text{ t year}^{-1}$ (Higgins *et al.*, 2016), plus sediment inputs of 26 micro-basin streams that discharge into the sea along the coastline (Rangel-Buitrago *et al.*, 2020).

Revised material

Living specimens were collected at depths of 0.1–0.5 m from concrete slabs that form the main framework of the PVm ($10^{\circ}56'42.25''\text{N}$; $75^{\circ}2'28.66''\text{W}$). Randomly selected animals attached to well-lit surfaces ($1.85 \times 0.5 \text{ m}$) of the central corridor were collected by snorkeling, using a chisel. The material included specimens collected in 2019 for shell and morphological analysis, and in December 2024 for DNA extraction. Specimens intended for shell and morphological analysis were fixed in 75% ethanol, while organisms for molecular analysis were anesthetized using menthol diluted in seawater and subsequently fixed in 96% ethanol. Empty shells found on the beach of Puerto Caimán ($10^{\circ}55'22,20''\text{N}$;

75°2'3,05"W) were also reviewed. Empty vermetid shells attached to a shell of *Spondylus americanus* Hermann, 1781, collected around 1998 from a shipwreck (11°12'39.12"N; 74°14'18.08"W) at a depth of 30 m off El Rodadero (Santa Marta) (**Figure 1**), were included in the study.

The gastropod was identified to the lowest taxonomic level, following the guidelines of **Spotorno-Oliveira et al.** (2018) and **Tan et al.** (2021). For detailed examination, a radula and eggs of *E. tulipa* were observed using a Hitachi SU3500 scanning electron microscope (SEM). The voucher material was deposited in the Museo de Historia Natural Marino de Colombia - Makuriwa (Santa Marta), under the acronym INV MOL.

Molecular analysis

Eight specimens of *E. tulipa* collected in PVm were used for DNA analysis (INV MOL12877 to INV MOL12884). DNA barcoding was conducted on foot tissue samples preserved in absolute ethanol. DNA was extracted using the CorpoGen DNA2000 kit, with a protocol involving tissue maceration (250 mg) and proteinase K digestion. High concentrations of salts were used to precipitate proteins, and isopropanol to precipitate DNA. Finally, the samples were resuspended in 50 µl of elution buffer. The mitochondrial COI gene was amplified by PCR using the universal primers LCO1490 and HC02198 (**Folmer et al.**, 1994). PCR optimization determined 40°C as the most suitable annealing temperature, though successful amplification of *E. tulipa* samples also occurred at 50°C. Amplified products were sequenced using the Sanger method with both primers. The resulting sequences were assembled into contigs where possible, and then taxonomically identified using the BOLD Systems Identification Engine and NCBI BLAST. The sequences generated were deposited in GenBank under the accession numbers PZ038916 to PZ038922 (**Table 1**).

Results

A total of 15 lots, each with a different number of individuals, from three southern locations (PVm, Caño Dulce, and Puerto Caimán) and one northern location (El Rodadero, shells only) were examined and identified. The morphological and DNA barcoding information confirmed the identity of the species *E. tulipa* in the Colombian Caribbean.

The following is the taxonomic information following the classification of **WoRMS** (2025):

Phylum Mollusca
Class Gastropoda Cuvier, 1795
Subclass Caenogastropoda L. R. Cox, 1960
Order Littorinimorpha A. N. Golikov & Starobogatov, 1975
Superfamily Vermetoidea Rafinesque, 1815
Family Vermetidae Rafinesque, 1815
Genus *Eualetes* Keen, 1971
Eualetes tulipa (Rousseau, 1843) (**Figure 2 a–m; Figure 3 a–n**)

Examined material: 20 shells INV MOL12706 (27/Dec/2019, attached to concrete slabs - atcs - PVm) collected on the beach after PVm wall substrates replacement; 13 empty shells INV MOL12713 (18/Feb/2024, attached to woody debris, barnacles and bivalve shells in Puerto Caimán) shells found on the beach after extreme wave event; 1 empty shell INV MOL12714 (18/Feb/2024, attached to *Strombus pugilis* Linnaeus, 1758 in Puerto Caimán, on the beach); 1 specimen INV MOL12871 (2/Nov/2024, attached to a rock, 0.3 m depth, Caño Dulce); 1 specimen INV MOL12877 (5/Dic/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen INV MOL12878 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen INV MOL12879 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen INV MOL12880 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen + eggs INV MOL12881 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm);

Table 1. Information of the *Eualetes tulipa* specimens studied along the Colombian Caribbean coast. Apertural diameter: AD; Operculum diameter: OD; Substrate: Artificial: A; Stored material: Dry: D or Humid: H. The number of specimens indicates the apertural tubes that were counted and measured; in some aggregations of organisms, it was not possible to individualize.

Catalog number	N° of specimens	AD (mm)	Height/width (mm)	OD (mm)	Substrate	D/H	GenBank accession numbers COI	
INV MOL12706	1 apertural tube	9.49	37.16/49.77	-	A	H		
	7 apertural tubes (aggregated)	7.38; 8.74; 8.07; 9.74; 8.86; 8.86; 7.18	-	-	A	H		
	10 apertural tubes (aggregated)	8.14; 7.29; 8.08; 7.35; 6.25; 8.88; 6.45; 9.16; 9.54; 8.00	-	-	A	H		
	2 apertural tubes (aggregated)	9.58; 8.45	18.29/48.95	5.31/-	A	H		
INV MOL12713	2 apertural tubes (aggregated)	6.99; 3.32	-	-	On bivalve shell	D		
	3 apertural tubes (aggregated)	8.62; 9.77; 4.19	-	-	On barnacles and bivalves	D		
	8 apertural tubes (aggregated)	5.18; 4.02; 3.20; 3.27; 4.22; 3.66; 5.10; 4.93	-	-	On woody debris	D		
INV MOL12714	1 apertural tube	5.55	24.24/26.32	-	On <i>Strombus pugilis</i>	D		
INV MOL12871	1 apertural tube	6.11	12.08/24.64	-	On a rock	H		
INV MOL12877	1 apertural tube	Broken	-	4.06	A	H	PZ038916	
INV MOL12878	1 apertural tube	7.63	39.17/28.08	4.25	A	H	PZ038917	
INV MOL12879	1 apertural tube	Broken	-	3.5	A	H	PZ038918	
INV MOL12880	1 apertural tube	7.54	24.12/29.94	4.25	A	H	PZ038919	
INV MOL12881	1 apertural tube	7.95	29.76/31.13	4.43	A	H	PZ038920	
INV MOL12882	1 apertural tube	9.39	32.45/37.35	4.75	A	H		
INV MOL12883	1 apertural tube	Broken	14.91/28.00	Broken	A	H	PZ038921	
INV MOL12884	1 apertural tube	6.75	48.05/22.81	5.43	A	H	PZ038922	
INV MOL12886	1 apertural tube	9.01	36.82/32.23	-	A	H		
	1 apertural tube	8.96	27.31/43.14	-	A	H		
	1 apertural tube	7.19	42.52/28.95	-	A	H		
	1 apertural tube	7.47	32.12/32.00	-	A	H		
	1 apertural tube	5.45	29.20/27.93	-	A	H		
	1 apertural tube	8.65	21.39/29.68	-	A	H		
	1 apertural tube	8.78	30.45/31.84	-	A	H		
	1 apertural tube	5.97	38.18/23.94	-	A	H		
			7.36; 6.46; 5.75; 6.99; 5.41; 4.9;	41.70/29.47; 27.96/26.76; 18.77/28.76; 25.55/22.41; 20.79/13.24; -	-	A	H	
			6.46; 5.72	23.35/30.24; 13.22/26.47	-	A	H	
INV MOL12887	1 apertural tube	4.54	13.63/20.07	-	A	D		
MOL-396	1 main apertural tube plus seven small tubes	7.76	10.91/44.81	-	On <i>Spondylus americanus</i>	D		

1 specimen + eggs INV MOL12882 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen INV MOL12883 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen INV MOL12884 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 8 specimens INV MOL12885 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 8 specimens INV MOL12886 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen INV MOL12887 (5/Dec/2024, atcs, 0.3 m, PVm); 1 specimen (+7 small ones) MOL-396 attached to *S. americanus* shell (collected around 1998 from a shipwrecks at a depth of 30 m off El Rodadero, Santa Marta).

Diagnosis: Sessile gastropods were observed as solitary individuals (**Figure 2 a–b**) or in groups (**Figure 2 c**), attached to both natural and artificial substrates. The shell is elongated, forming irregularly coiled tubes, predominantly white with variable brown streaks. The maximum apertural diameter recorded was 9.77 mm (**Table 1**). Juvenile shells are uniformly darker, displaying a reddish-brown coloration (**Figure 2 d**). The head-

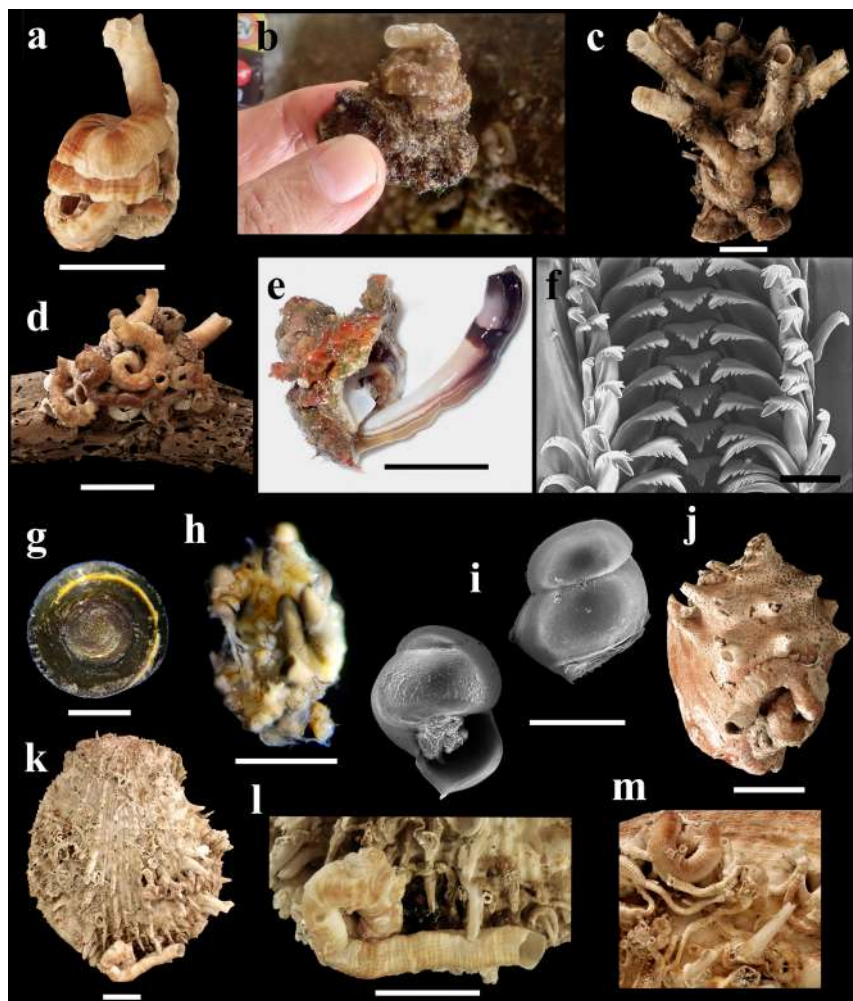


Figure 2. *Eualetes tulipa*. **a.** A specimen attached to a barnacle and bivalve shell (INV MOL12713). **b.** Fresh specimen, Caño Dulce, Nov 2, 2024. **c.** Several aggregated specimens (INV MOL12706). **d.** Several specimens attached to woody debris (INV MOL12713); also juveniles are observed. **e.** Soft body (INV MOL12882). **f.** SEM radula (INV MOL12886). **g.** Operculum (INV MOL12881). **h.** An egg capsule containing embryos and pellets (INV MOL12882). **i.** SEM details of two embryos in different views (INV MOL12882). **j.** Empty shell attached to *Strombus pugilis* shell (INV MOL12714). **k–l.** Empty shell attached to a left valve of *Spondylus americanus* (MOL-396). **m.** Empty shell attached to the right valve of *S. americanus* (MOL-396). Scale bars: a, c–e, j–l: 2cm; g–h: 2 mm; i: 250 µm; f: 150 µm

foot is generally purplish-red (**Figure 2 e**). The radula (**Figure 2 f**; specimen from lot INV MOL12886) is taenioglossate and typical of the family Vermetidae, consisting of seven teeth: one central (rachidian), one pair of lateral, and two pairs of marginal teeth. The operculum is circular and corneous (**Figure 2 g**). Some individuals were found with attached egg masses with pellets (**Figure 2 h**). The shells of intracapsular juveniles are

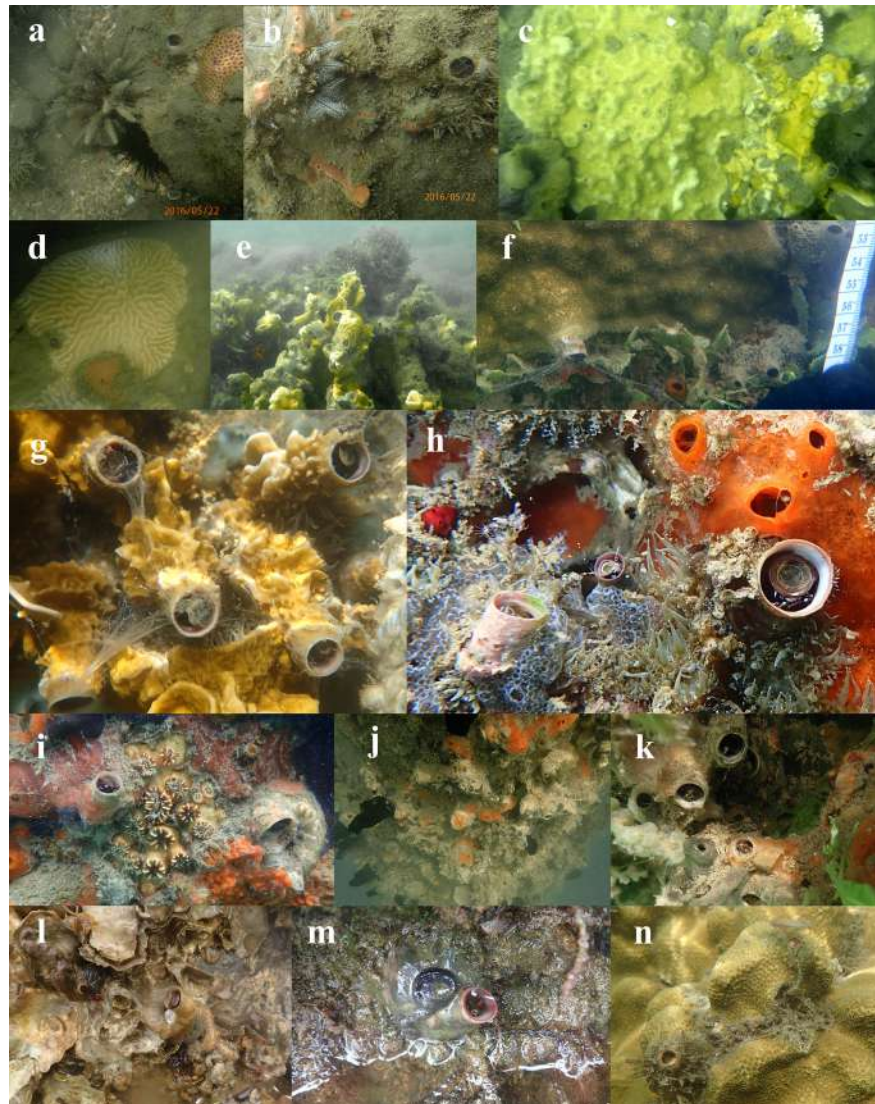


Figure 3. Field photographic information showing the presence of *Eualetes tulipa* from 2016 to 2024 in several substrates and localities of the Central Colombian Caribbean. **a., b.** Specimens on natural substrate (Puerto Caimán, 22/May/2016). **c.** Specimens on a natural substrate close to *Porites astreoides* Lamarck, 1816 colony and on *Millepora* sp. colony (Puerto Caimán, 29/Jul/2017). **d.** Solitary animal on *Pseudodiploria clivosa* (Ellis & Solander, 1786) colony (Puerto Caimán, 21/Feb/2019). **e.** Solitary animal on *Millepora* sp. colony (Puerto Caimán, 29/Jul/2017). **f-i.** Several specimens (Pvm) on artificial substrate (concrete walls): **f.** Close to *P. astreoides* colony (18/May/2019), **g.** Between *Millepora* sp. colony (01/Nov/2025), **h.** Surrounded by *Exaiptasia diaphana* (Rapp, 1829) sea anemone, colonial ascidians, and a sponge (16/Aug/2025), **i.** Close to *Phyllangia americana americana* Milne Edwards & Haime, 1849 colony (18/May/2019). **j-k.** Several specimens (Pvm, 27/Jun/2024) on an artificial substrate (metallic pillar): **k.** Detail. **l.** Several specimens (Pvm, 27/Jun/2024) close to oysters on metallic pillar; juveniles also are observed. **m.** Specimen on natural rock (Caño Dulce, 12/Jun/2024). **n.** Specimen observed on *P. astreoides* colony (Isla Arena, 1/Jun/2019).

globose, translucent, with approximately one and a half whorls, a distinctly marked brown suture, and a light-brown overall coloration (**Figure 2 h–i**). The soft parts of the juveniles are light yellow, with two black eye spots visible through the shell. These characteristics match the description provided by **Spotorno-Oliveira et al.** (2018).

Habitat-Ecology: The Colombian specimens were found attached to a gastropod (**Figure 2 j**) and bivalve shells (**Figure 2 k–m**), woody debris (**Figure 2 d**), natural rocks and corals (**Figure 3 a–e, m–n**). In artificial substrates, the specimens were observed on the vertical concrete walls (**Figure 3 f–i**) and metallic pillars (**Figure 3 j–k**) of an international marina (PVM) and a shipwreck. The specimens observed in PVM and Puerto Caimán were associated with a wide variety of sessile organisms, including sponges, cnidarians, ascidians (**Figure 3 c–k**), bivalves (**Figure 3 l**), barnacles, bryozoans, and other mobile animals. Notably, polychaete annelids were found inhabiting the shell spaces of the collected specimens. In the field, the species characteristic mucous threads to collect suspended organic matter were observed (**Miloslavich et al.**, 2010) (**Figure 3 f–g**).

Evidence of *E. tulipa* presence in the Colombian Caribbean includes field photographs dating back to 2016 in two areas: Puerto Caimán (**Figure 3 a–b**, May 2016, natural habitat; **Figure 3 c**, July 2017, **Figure 3d**, February 2019, **Figure 3 e**, July, 2017), PVM (**Figure 3 f–l**), Caño Dulce (**Figure 3 m**) – Department of Atlántico and Isla Arena – Department of Bolívar (**Figure 3 n**, June 2019). However, the invasion likely began earlier, with shells documented from a northern area (El Rodadero - Santa Marta, Department of Magdalena) as early as 1998 (**Figure 2 k–m**), specifically on a shipwreck. This date is close to *E. tulipa*'s first documented record in the Caribbean Sea (Venezuela, 1992, but with collections since 1986) (**Miloslavich & Penchaszadeh**, 1992).

Globally, the species has been recorded associated with artificial substrates such as concrete pilings and walls, metal, and wood substrates, and attached to the walls of a power plant, but also in natural environments such as sandstone fringing reefs, rocky reefs, and mangrove roots (**Miloslavich & Penchaszadeh**, 1992; **Miloslavich et al.**, 2010; **Spotorno-Oliveira et al.**, 2018).

Depth: In Colombia, the species was found from less than 0.5 m to 30 m. In other areas, it occurs from intertidal rock pools to depths of 16 m (**Miloslavich et al.**, 2010; **Jebakumar et al.**, 2015; **Spotorno-Oliveira et al.**, 2018).

Distribution: *Eualetes tulipa* type locality is not clear; it is believed to be native to the Pacific of Panama since the illustrations of the *Vermetus tulipa* type material by Chenu (1843–1845), for which the type locality is unknown, agree with different specimens found in that region (**Keen**, 1971). **Keen** (1971) reported it as native to Panama Bay in the Pacific Ocean, and also in Costa Rica. Records as a non-native species include Hawaii, Florida, Venezuela, Brazil, India (**Miloslavich & Penchaszadeh**, 1992; **Jebakumar et al.**, 2015; **Spotorno-Oliveira et al.**, 2018; **Skinner et al.**, 2019), and Colombia (this study).

Molecular analysis: Seven of the eight samples were successfully sequenced. The closest match for all our vermetid sequences in the GenBank BLAST search was *E. tulipa*, with identity percentages ranging from 100% to 99.50%, and an average query cover of $98.14\% \pm 0.38$ (GenBank accession number MW278108.1; USA: Hawaii; unpublished). The second closest match was also *E. tulipa*, with identity percentages ranging from 99.85% to 99.33% and the same mean query cover of $98.14\% \pm 0.38$ (GenBank accession number MW278406.1; USA: Hawaii; unpublished) (**Table 1**).

Analysis

In the Colombian Caribbean, the Vermetidae family includes three genera: *Thylacodes* Guettard, 1770; *Petalococonchus* H. C. Lea, 1843, and *Dendropoma* Mörch, 1861. Currently, five species are recognized within this family: *Thylacodes decussatus* (Gmelin, 1791), previously classified as *Serpulorbis decussata* (See **Díaz & Puyana**, 1994); *Petalococonchus erectus* (Dall, 1888); *P. varians* (A. d'Orbigny, 1839); *Dendropoma corrodens* (A. d'Orbigny, 1841), previously known as *D. annulatus* (See **Díaz & Puyana**, 1994; **WoRMS**, 2025; accessed 30/May/2025), and *Petalococonchus* sp. 1 (See **Yidi & Sarmiento**, 2010).

A sixth name, *Vermetus irregularis* A. d'Orbigny, 1841, was previously identified by **Yidi and Sarmiento** [2010 as *D. irregularis* (A. d'Orbigny, 1841)]. However, based on the illustrated photograph (**Yidi & Sarmiento**, 2010: Fig. 357), the shell resembles *E. tulipa* (30 mm size, collected: Bahía Neguanje, Tayrona National Natural Park N11°19.246"; W74°04.564, depth: 10 m). According to **WoRMS** (2025; accessed 30/May/2025), *V. irregularis* is cataloged as an *inquirendum* taxon, a term in biological classification referring to a species of uncertain identity that requires further study. Consequently, the record of *V. irregularis* is considered uncertain in the list of Vermetidae species for the Colombian Caribbean and may instead support the presence of *E. tulipa* in the Santa Marta area.

The *Eualetes* genus comprises only two species, *E. centiquadrus* (**Valenciennes**, 1846), which has been reported in the Colombian and Mexican Pacific (**OBIS**, 2025), and *E. tulipa*, which is an epifaunal suspension-feeding species that uses mucous threads to collect suspended organic matter (**Miloslavich et al.**, 2010). The identification of these groups is difficult due to the great plasticity and variability of the shell, for which there must be an integration between the description of the shell and the soft body (**Spotorno et al.**, 2012; **Scuderi et al.**, 2017). It has even been documented that vermetids have a high probability of producing different morphotypes according to environmental conditions (**Scuderi et al.**, 2017). However, no other species recorded in the Caribbean is close to *E. tulipa*. The size and ornamentation of the shell, together with the presence of the operculum in the collected specimen and those observed in the field, agree with those described for the genus *Eualetes* (Com. Pers. Dr. R. Bieler 2021) and differ from other genera already reported in the Colombian Caribbean, such as *Thylacodes* and *Dendropoma*.

The molecular analyses supported the morphological identification of *E. tulipa* in Colombia. The high sequence similarity between our specimen and *E. tulipa* sequences from Hawaii (100% and 99.50% identity; 98.14% query cover) strongly supports its identification as *E. tulipa*. Further comparisons with additional molecular markers and sequences from both native and introduced populations are necessary to better understand the species' invasion dynamics and dispersal routes, considering the possible role of transoceanic human-mediated transport in facilitating its introduction (e.g., via the Panama Canal).

The reproductive biology of *E. tulipa* is well-documented, as it is a dioecious species (**Miloslavich & Penchaszadeh**, 1992; **Miloslavich et al.**, 2010). Reproductive studies on *E. tulipa* in the southern Caribbean indicate that this species reproduces year-round, with females brooding up to 54 egg capsules, each containing approximately 290 eggs, of which about 190 develop into veliger larvae that settle within 24 hours of hatching (**Miloslavich & Penchaszadeh**, 1992). Given these reproductive dynamics, it is essential to monitor this species, which has largely gone unnoticed in the Colombian Caribbean. Its high reproductive rate poses a silent threat to native species and ecosystems.

Eualetes tulipa has been reported as a non-native and invasive species because it has a high capacity to establish and transport in different artificial substrates (concrete and metal), and it has a great adaptability to the environmental conditions of the medium it colonizes (**Spotorno-Oliviera et al.**, 2018; **Skinner et al.**, 2019; **Wells & Bieler**, 2020). These factors are corroborated by its presence in the PVM and surrounding areas, a region that experiences changes in salinity and is influenced throughout the year by high contributions of suspended material, which generate highly turbid water all year round, explained by the proximity to the Magdalena River.

The proposed vectors for the introduction of marine gastropod fauna in South America, as recorded by **Darrigran et al.** (2020), include aquaculture, zooculture, and ballast and ship's hull (approx. 19%), while the origin of about 6% of the studied cases remains unknown. **Gracia and Rangel-Buitrago** (2020) highlighted anthropogenic litter as a potential vector that demands attention in the Colombian Caribbean. Records indicate that this is one of the current mechanisms used by organisms for rafting, enabling them to potentially reach and colonize new areas. The mechanism of introduction of *E. tulipa* is unknown; however, its anthropogenic dispersal in the Colombian Caribbean could have

been facilitated through ballast water and by transport as fouling fauna in the vessels. The above takes into account that the Colombian Caribbean has ports and marinas that mobilize vessels of diverse origins, types, and sizes. Rafting cannot be ruled out, as this species is well adapted to adhering to various substrates. Debris, such as litter or wood, could also play a significant role in the local spread of the species.

Members of the Vermetidae family are increasingly becoming a focus of monitoring efforts within fouling communities on both artificial and natural substrates. In these environments, they appear to adapt and thrive remarkably well. Vermetid gastropods are common components of marine fouling communities in warm temperate and tropical waters and are often regarded as potentially invasive or having a high potential to become invasive (Bieler *et al.*, 2017). This is exemplified by *Thylacodes vandyensis* Bieler, Rawlings and T. M. Collins, 2017, a recently described species from the Florida Keys. The authors suggest that this species is likely a recent arrival from Pacific waters, identifying it as potentially invasive.

The ecological and biological implications of *E. tulipa* in ecosystems are not yet fully understood. However, as an invasive species, it is believed that it may contribute to the displacement of native fauna. Besides, a study by Hoecksema *et al.* (2022) in Curaçao documented the presence of *Petalocochus* sp., an unknown coral-dwelling worm snail, which appeared to cause damage to its coral hosts. The authors noted that coral-dwelling vermetids had not been previously recognized in the scientific literature, suggesting that they may have been recently introduced or simply overlooked. In this context, a similar association was observed in natural environments, such as Puerto Caimán (Figure 3 c–e), Isla Arena (Figure 3 n), and the PVM between *E. tulipa* and some corals identified on artificial substrates. In the PVM, the corals involved were small colonies (Gracia *et al.*, 2021) (Figure 3 f, g, i). Unfortunately, the marina replaced its substrates at the end of 2019 and the beginning of 2020, leaving only the photographic records of some colonies. Besides, vermetids are known to serve as intermediate hosts for Spirochiidae blood flukes, which parasitize loggerhead turtles (*Caretta caretta* Linnaeus, 1758) (Bieler *et al.*, 2017). This expands the scope of their impact on the marine environment.

The information about *E. tulipa* in the Colombian Caribbean highlights the urgent need to continue and enhance taxonomic efforts in diverse groups, such as mollusks, employing integrative taxonomy that incorporates molecular tools for species delimitation, particularly in cases of environmental challenges and/or complex taxonomic issues. Additionally, securing financial support from environmental and management entities is critical.

Conclusions

Eualetes tulipa has likely gone unnoticed as an invasive species in the Colombian Caribbean, yet its biological and ecological traits suggest a high invasive potential. This species shows strong reproductive capacity and adaptability to variable environmental conditions (such as salinity and turbidity). The species' confirmed presence in PVM and surrounding areas indicates that it is already established, although historically having been misidentified or overlooked, possibly confused with other vermetid species.

Accurate identification of *E. tulipa* requires an integrative taxonomic approach due to the shell plasticity characteristic of vermetids. Therefore, combining shell and soft body features with molecular tools is essential for proper species delimitation, especially in taxa with complex taxonomy and potential ecological impacts.

Although the exact introduction pathway of *E. tulipa* in the Colombian Caribbean remains unknown, maritime traffic (via ballast water or hull fouling) and anthropogenic rafting are likely contributors.

The spread of invasive vermetids, such as *E. tulipa*, poses ecological risks to benthic communities, including harmful interactions with coral species and potential implications for marine turtle megafauna, which highlights the urgent need to enhance monitoring of coastal infrastructure, establish baseline biodiversity records, and implement environmental policies to prevent further biological invasions.

Author contributions

AGC: project conceptualization and contribution of funds, fieldwork, laboratory activities, material identification, data analysis, and manuscript writing. APR: fieldwork, laboratory activities, material identification, data analysis, and manuscript writing. All authors read and approved the final manuscript.

Conflicts of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Data availability

All data generated or analyzed during this study are included in this published article.

Acknowledgements

We are very grateful to the Puerto Velero Marina Administration for granting us access to its facilities. We also thank Jorge Enrique Sierra and Javier Adarraga from the Laboratorio de Ensayo de Materiales at SENA – Centro Nacional Colombo Alemán, for providing the SEM photography services, and J. Durán-Fuentes for his assistance with the molecular analysis. The Museo de Historia Natural Marina de Colombia – Makuriwa, INVEMAR, kindly accessioned the material. We extend a special recognition to Erika Montoya for her support. We are also indebted to Dr. W. Neal (Grand Valley State University) for his valuable contributions to the English version of the document. Finally, the insightful comments and suggestions from the reviewers greatly improved the manuscript. The material from the Department of Atlántico was collected under the biological specimen collection permit granted to Universidad del Atlántico by ANLA, based on Resolution 1214 of September 29, 2017, and Resolution 00594 of April 26, 2018. This work is a contribution of the research group “Geología, Geofísica y Procesos Marino-Costeros” at Universidad del Atlántico (Puerto Colombia, Colombia).

References

- Bieler, R., Granados-Cifuentes, C., Rawlings, T.A., Sierwald, P., Collins, T.M. (2017). Non-native molluscan colonizers on deliberately placed shipwrecks in the Florida Keys, with description of a new species of potentially invasive worm-snail (Gastropoda: Vermetidae). *PeerJ*, 5, e3158. <https://doi.org/10.7717/peerj.3158>
- Carlton, J.T. & Swindt, E. (2024). The assessment of marine bioinvasion diversity and history. *Biological Invasions*, 26, 237-298. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03172-7>
- Darrigran, G., Agudo-Padrón, I., Baez, P., Belz, C., Cardoso, F., Carranza, A., Collado, G., Correoso, M., Cuezco, M.G., Fabres, A., Gutiérrez-Gregoric, D.E., Letelier, S., Ludwig, S., Mansur, M.C., Pastorino, G., Penchaszadeh, P., Peralta, C., Rebollo, A., Rumi, A., Santos, S., Thiengo, S., Vidigal, T., Damborenea, C. (2020). Non-native mollusks throughout South America: emergent patterns in an understudied continent. *Biological Invasions*, 22, 853-871. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02178-4>
- Dekkers, A.M. & Ros, L.G. (2022). On the invasion of *Naria turdus* (Gastropoda, Cypraeidae) in the Dutch Caribbean, with taxonomic notes on the species. *The Festivus*, 54(3), 269-273.
- Díaz, J.M. & Puyana, M. (1994). *Moluscos del Caribe colombiano: Un catálogo ilustrado*. Colciencias, Fundación Natura e INVEMAR. pp. 291.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5), 294-299.
- Golding, R.E., Bieler, R., Rawlings, T.A., Collins, T.M. (2014). Deconstructing *Dendropoma*: a systematic revision of a world-wide worm-snail group, with descriptions of new genera (Caenogastropoda: Vermetidae). *Malacologia*, 57(1), 1-97. <https://doi.org/10.4002/040.057.0103>
- Gracia, A., Medellín, J., Gil-Agudelo, D.L., Puentes, V. (Eds.). (2011). *Guía de las especies introducidas marinas y costeras de Colombia*. INVEMAR - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. pp. 135.

- Gracia, A., Durán-Fuentes, J., Santodomingo, N., Rangel-Buitrago, N.** (2021). Artificial structures as biological “influencers”: Hydrozoa and Anthozoa diversity in a Colombian Caribbean Marina. *Marine Pollution Bulletin*, 173(Pt B), 113058. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.113058>
- Gracia, A., Pacheco-Medina, K., Paternina-Ramos, A., Peña-Granados, I., Rangel-Buitrago, N.** (2024). Shell-bearing Bivalvia and Gastropoda from a rocky shore in the Central Caribbean of Colombia. *Marine Pollution Bulletin*, 208, 117045. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2024.117045>
- Gracia A. & Rangel-Buitrago, N.** (2020). The invasive species *Perna viridis* (Linnaeus, 1758 - Bivalvia: Mytilidae) on artificial substrates: A baseline assessment for the Colombian Caribbean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 152, 110926. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.110926>
- Higgins, A., Restrepo, J.C., Ortiz, J.C., Pierini, J., Otero, L.** (2016). Suspended sediment transport in the Magdalena River (Colombia, South America): Hydrologic regime, rating parameters and effective discharge variability. *International Journal of Sediment Research*, 31(1), 25-35. <https://doi.org/10.1016/j.ijsrc.2015.04.003>
- Hoeksema, B.W., Harper, C.E., Langdon-Down, S.J., van der Schoot, R.J., Smith-Moorhouse, A., Spaargaren, R., Timmerman, R.F.** (2022). Host range of the coral-associated worm snail *Petalocochus* sp. (Gastropoda: Vermetidae), a newly discovered cryptogenic pest species in the Southern Caribbean. *Diversity*, 14(3), 196. <https://doi.org/10.3390/d14030196>
- Jebakumar, J.P.P., Nandhagopal, G., Ragumaran, S., Rajanbabu, B., Ravichandran, V.** (2015). First record of alien species *Eualetes tulipa* (Rousseau in Chenu, 1843) from the Royapuram fishing harbour at Chennai, India. *BioInvasions Records*, 4(3), 201-204. <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2015.4.3.08>
- Keen, A.M.** (1971). Two new supraspecific taxa in the Gastropoda. *The Veliger*, 13(3), 296.
- Miloslavich, P. & Penchaszadeh P.E.** (1992). Reproductive biology of *Vermetus* sp. and *Dendropoma corrodens* (Orbigny, 1842): Two Vermetid gastropods from the Southern Caribbean. *The Veliger*, 35(1), 78-88.
- Miloslavich, P., Klein, E. Penchaszadeh, P.** (2010). Gametogenic cycle of the tropical vermetids *Eualetes tulipa* and *Dendropoma corrodens* (Mollusca: Caenogastropoda: Vermetidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(3), 509-518. <https://doi.org/10.1017/s0025315409991287>
- OBIS.** (2025-05-30). Distribution records of *Eualetes centiquadrus* (Valenciennes, 1846). Available from: Ocean Biodiversity Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. <https://obis.org>.
- Oleinik, A.E.** (2023). Introduction of *Naria turdus* (Lamarck, 1810) (Gastropoda: Cypraeidae) from the western Indian Ocean to the island of Aruba, western Atlantic Ocean. *The Nautilus*, 137(1), 24-30.
- Oleinik, A.E., Leal, J.H., DuPont, A., Uthairat, N.** (2023). A prediction held true: first record of the non-indigenous Thrush Cowrie *Naria turdus* (Lamarck, 1810) (Gastropoda: Cypraeidae) in South Florida. *The Nautilus*, 137(1), 31-34.
- Posada, B. & Henao, W.** (2008). *Diagnóstico de la erosión en la zona costera del Caribe colombiano*. INVEMAR, Serie Publicaciones Especiales, No. 13, Santa Marta, P. 200.
- Pujos, M., Pagliardini, J., Steer, R., Vernet, G., Weber, O.** (1976). Influencia de la contracorriente norte colombiana para la circulación de las aguas en la plataforma continental su acción sobre la dispersión de los efluentes en suspensión del Río Magdalena. *Boletín Científico CIOH*, 6, 3-16. <https://doi.org/10.26640/22159045.18>
- Rangel-Buitrago, N., Gracia, A., Anfuso, G., Ergin, A., Williams, A.** (2016). Evaluación de las características paisajísticas mediante la lógica matemática en la zona central de la costa Caribe Colombiana. *Études caribéennes*, 33-34. <https://doi.org/10.4000/etudescaribeennes.9326>
- Rangel-Buitrago, N., Vélez-Mendoza, A., Gracia, A., Neal, W.J.** (2020) The impact of anthropogenic litter on Colombia’s central Caribbean beaches. *Marine Pollution Bulletin*, 152, 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.110909>
- Skinner, L.F., de Albuquerque-Tenório, A., Penha, F.L., Soares, D.C.** (2019). Depth and density distribution of the invasive vermetid *Eualetes tulipa* (Rousseau in Chenu, 1843) in the southwestern tropical Atlantic. *BioInvasions Records*, 8(1), 65-79. <https://doi.org/10.3391/bir.2019.8.1.07>
- Spotorno, P., Tâmega, F.T.S., Bemvenuti, C.E.** (2012). An overview of the recent vermetids (Gastropoda: Vermetidae) from Brazil. *Strombus*, 19(1-2), 1-8.

-
- Spotorno-Oliveira, P., Coutinho, R., Tâmega, F.T.S.** (2018). Recent introduction of non-indigenous vermetid species (Mollusca, Vermetidae) to the Brazilian coast. *Marine Biodiversity*, 48(4), 1931-1941. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0702-7>
- Scuderi, D., Swinnen, F., Templado, J.** (2017). A new Vermetidae from the Eastern Atlantic: *Vermetus bieleri* n. sp. (Gastropoda Caenogastropoda). *Biodiversity Journal*, 8(4), 907-914.
- Torres, R.R. & Tsimplis, M.N.** (2012). Seasonal sea level cycle in the Caribbean Sea. *Journal Of Geophysical Research*, 117, C07011. <https://doi.org/10.1029/2012JC008159>
- Tan, S.K., Loh, R.K. Ng, T.H.** (2021). First record of the worm snail *Eualetes tulipa* (Rousseau in Chenu, 1843) in Southeast Asia. *BioInvasions Records*, 10(3), 605-611. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.3.10.611>
- Yidi, E. & Sarmiento, V.** (2010). *Colombian seashells from the Caribbean Sea*. L'Informatore Piceno, pp. 384.
- Wells, F.E. & Bieler, R.** (2020). A low number of introduced marine species at low latitudes: a case study from southern Florida with a special focus on Mollusca. *Management of Biological Invasions*, 11(3), 372-398. <https://doi.org/10.3391/mbi.2020.11.3.02>
- WoRMS Editorial Board.** (2025-05-30). World Register of Marine Species. Available from: <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. <https://doi.org/10.14284/170>

Original article

Technology for obtaining potassium titanate by ilmenite alkaline leaching with potassium hydroxide

Tecnología de obtención de titanato de potasio mediante lixiviación alcalina de ilmenita con hidróxido de potasio

Snizhana Kucheruk, Oleksandr Kaminskyi, Roman Denysiuk, Olena Anichkina, Olena Yevdochenko, Olga Avdieieva

Zhytomyr Ivan Franko State University, Ukraine

Abstract

Among other uses, potassium titanate enhances materials' heat resistance in the ceramic industry, acts as a dielectric and component of piezoelectric devices in electronics, and facilitates the production of catalytic materials. Here, we used ilmenite concentrate (96%) from the Irshansky deposit in Ukraine's Zhytomyr region, characterized by a high TiO_2 content, as a promising raw material for synthesizing potassium titanate. We aimed to synthesize potassium titanate (K_2TiO_3) via alkaline leaching of ilmenite and to determine the optimal process conditions for achieving a high degree of titanium(IV) extraction. The methodology included alkaline leaching under controlled temperature, time, particle size, and $\text{FeTiO}_3\text{:KOH}$ molar ratio, followed by phase and morphological characterization of the product obtained. The experimental results showed that the optimal leaching conditions include an ilmenite particle size of $\leq 71 \mu\text{m}$, a $\text{FeTiO}_3\text{:KOH}$ molar ratio of 1:2, a temperature of 453 K, and a leaching duration of 3 h, providing a titanium(IV) extraction degree of 86.7%. Further increases in temperature or alkali content resulted in only a slight increase in extraction efficiency (up to 89.7%), which was deemed economically unfeasible. The high efficiency of the process was attributed to an increased reaction surface area, optimal thermal conditions, and favorable thermodynamic parameters. A technological scheme for the potential industrial production of potassium titanate is proposed based on these results, with prospects for reduced energy consumption, improved environmental safety, and minimal raw material losses.

Keywords: Mineral raw materials; Ilmenite; Leaching; Titanium-containing compounds; Potassium titanate; Titanium dioxide.

Resumen

Entre otros usos, el titanato de potasio mejora la resistencia térmica de los materiales en la industria cerámica, actúa como dieléctrico y componente de dispositivos piezoeléctricos en electrónica, y facilita la producción de materiales catalíticos. En este estudio, utilizamos concentrado de ilmenita (96%) del yacimiento de Irshansky en la región de Zhytomyr, Ucrania, caracterizado por un alto contenido de TiO_2 , como materia prima prometedora para la síntesis de titanato de potasio. Nuestro objetivo fue sintetizar titanato de potasio (K_2TiO_3) mediante la lixiviación alcalina de ilmenita y determinar las condiciones óptimas del proceso para lograr una alta extracción de titanio(IV). La metodología incluyó la lixiviación alcalina en condiciones controladas de temperatura, tiempo, tamaño de partícula y relación molar $\text{FeTiO}_3\text{:KOH}$, seguida de la caracterización morfológica y de fase del producto obtenido. Los resultados experimentales mostraron que las condiciones óptimas de lixiviación incluyen un tamaño de partícula de ilmenita $\leq 71 \mu\text{m}$, una relación molar $\text{FeTiO}_3\text{:KOH}$ de 1:2, una temperatura de 453 K y una duración de lixiviación de 3 h, lo que resulta en un grado de extracción de titanio(IV) del 86,7 %. Un aumento adicional de la temperatura o del contenido de álcali solo produjo un ligero incremento en la eficiencia de extracción (hasta un 89,7%), lo que se consideró económicamente inviable. La gran eficiencia del proceso se atribuyó a una mayor superficie de reacción, condiciones térmicas óptimas y parámetros termodinámicos favorables. Con

Citation: Kucheruk S, *et al.*
Technology for obtaining potassium titanate by ilmenite alkaline leaching with potassium hydroxide. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):495-509, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3579>

Editor: Luis Fernando Echeverri

***Corresponding autor:**
Snizhana Kucheru;
snezhunka1107@gmail.com

Received: November 24, 2025

Accepted: March 20, 2026

Published on line: April 29, 2026



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

base en estos resultados, se propone un esquema tecnológico para la posible producción industrial de titanato de potasio, con perspectivas de reducción del consumo energético, mejora de la seguridad ambiental y mínimas pérdidas de materia prima.

Palabras clave: Materias primas minerales; Ilmenita; Lixiviación; Compuestos que contienen titanio; Titanato de potasio; Dióxido de titanio.

Introduction

Ilmenite ore is a primary source of industrial titanium-containing materials used in titanium metallurgy, ceramic production, electronics, pigment manufacturing, catalytic systems, and advanced functional materials (Thambiliyagodage, 2021; Nguyen, 2018; Gázquez, 2014). The continuously growing global demand for titanium dioxide and reactive titanate compounds requires the development of efficient, economically viable, and environmentally sustainable technologies for processing titanium-bearing minerals.

Conventional methods for processing titanium-containing ores include pyrometallurgical and hydrometallurgical processes. Acid leaching is the most extensively studied approach (Mostafa, 2013; Jayaweera, 2011). However, these technologies are often characterized by high energy consumption, multistage processing schemes, significant reagent costs, equipment corrosion, and environmental concerns related to acidic waste streams. Additionally, ilmenites with high titanium(IV) oxide content may exhibit limited reactivity in acidic environments, reducing extraction efficiency. These limitations underscore the necessity of alternative processing strategies.

A competitive and increasingly researched alternative is the alkaline leaching of titanium from natural compounds. This approach usually involves the single-stage fusion of finely ground ilmenite with either sodium hydroxide or potassium hydroxide. Another method is the treatment of ilmenite with concentrated alkaline solutions at elevated temperatures. Although alkaline leaching has not yet been widely adopted in industry, it offers several advantages over acid processes. These advantages include rapid conversion of titanium into soluble titanate forms, high overall recovery rates, reduced toxicity and environmental impact, and no need for expensive, corrosion-resistant equipment (Fouda, 2010; Kordzadeh-Kermani, 2020; Subagja, 2013; Yousef, 2017; Parirenyatwa & Escudero-Castejon, 2016).

Numerous studies have demonstrated the effectiveness of alkaline treatment in converting ilmenite into reactive titanate phases. However, most of them focus on ilmenite samples from particular geographic regions (e.g., Shandong Province, China, Abu Ghalaga, Egypt, Rosetta black sands, Egypt, and Bangka Island, Indonesia), whose mineralogical compositions, impurity contents, and phase associations differ significantly from those of ilmenite concentrates in other deposits. This compositional variability affects dissolution behavior, reaction pathways, and product distribution during alkaline leaching. Thus, it is difficult to directly transfer optimized conditions from one deposit to another without adjustment.

In this context, ilmenite from Shandong Province, China, was treated with a concentrated KOH solution, resulting in the formation of potassium titanate ($K_4Ti_3O_8$) in works (Liu, 2006; Liu, 2012). The authors investigated the effects of temperature, KOH concentration, reaction time, the alkali-to-ore mass ratio, and particle size. They identified optimal leaching conditions as follows: a particle size of 58–75 μm ; an alkali-to-ilmenite ratio of 7:1; a KOH concentration of 84%; a temperature of 260°C, and a reaction time of 60 minutes. Under these conditions, 98.2% pure anatase TiO_2 has been obtained after purification. It was also determined that the leaching rate increased with stirring speed up to 100 rpm and remained nearly constant between 500 and 1,200 rpm.

The production of nanoscale TiO_2 particles via alkaline treatment was reported in Kordzadeh-Kermani (2020) using ilmenite concentrate from the Kahnooj Titanium Complex in Iran. The leaching process involved using 70% KOH at 220°C for three hours, followed by an acid treatment with 9 M HCl at 80 °C. Iron impurities were then removed

via EDTA complexation and ammonia precipitation. The particles were subsequently filtered and calcined at 500°C. Scanning electron microscopy (SEM) and field emission scanning electron microscopy (FESEM) analyses showed an average TiO_2 particle size of approximately 70 nm in 90% of the particle population. The filtrate, which contains Fe-EDTA complexes and alkali metals, has been proposed for use in fertilizer production, demonstrating the potential for integrated waste utilization.

The influence of technological parameters on alkaline processing has also been investigated in the ilmenite from Abu Ghalaga, Egypt (Nayl, 2009). The optimal alkaline treatment conditions have been determined to be 70% KOH, 150 °C for 3 hours, a stirring speed of 375 rpm, and an alkali-to-ilmenite ratio of 5:1. Subsequent leaching with sulfuric or oxalic acids enabled the formation of anatase TiO_2 . The reaction temperature and acid concentration were found to significantly influence titanium extraction efficiency.

Ilmenite concentrates from the Rosetta black sands in Egypt have been studied by Yousef (2017) and Amer (2002). The two-stage process involving alkaline treatment (70% NaOH or KOH at 393 K) followed by acid leaching produced TiO_2 -containing materials suitable for uranium (VI) adsorption. Under optimized conditions, approximately 90% titanium extraction was achieved within the first 30 minutes (Amer, 2002). Mechanistic studies confirmed that the reaction kinetics followed the shrinking-core model, as evidenced by the calculated activation energies. Mechanical activation using a ball mill further enhanced titanium recovery.

Autoclave alkaline leaching of ilmenite from Bangka Island, Indonesia, was reported in Subagja (2013). Concentrated KOH (2–20 mol/L) at 473 K facilitated the formation of K_2TiO_3 , as confirmed by XRD analysis. Particle size (40–200 μm) and temperature significantly affected phase transformation efficiency.

Alkaline fusion has also been applied to titanium-bearing slags. In Chen's study (2013), sodium hydroxide fusion of titanomagnetite slag from China at 500 °C with a NaOH/slag ratio of 1:1 resulted in 96.3% titanium conversion. MgTi_2O_5 transformed into Na_2TiO_3 , and iron oxidized to Fe_2O_3 . Similar high conversion efficiencies (>98%) were achieved using molten NaOH-KOH mixtures for ilmenite slag from Shandong Province, China, with diffusion through the product layer controlling the reaction (activation energy: 43.1 kJ/mol). Regeneration efficiencies of 98% KOH and 86% NaOH were reported. The processing of titanium slag from Hebei Province, China, using NaOH at atmospheric pressure, yielded 95–98% titanium extraction and TiO_2 purity up to 99.3%, with an activation energy of 40.8 kJ/mol and kinetics described by the shrinking-core model (Xue, 2009).

These studies provide valuable insights; however, variations in the mineralogical and chemical composition of ilmenite samples from different deposits often result in significant differences in reaction behavior, dissolution kinetics, and product formation. For instance, ilmenite from the Irshansk deposit, the focus of this study, exhibits a unique compositional profile, impurity distribution, and phase association compared to samples previously investigated. These differences can affect the effectiveness of alkaline leaching, reaction mechanisms, and optimal process conditions. Therefore, there is a scientific and practical need to develop an improved alkaline processing method tailored to the characteristics of Irshansk ilmenite.

Scientific literature indicates that alkaline processing of ilmenite and titanium-containing slags can achieve titanium conversion rates of 90–99% under optimized conditions. The efficiency of the process depends heavily on particle size, alkali concentration, temperature, reaction time, the mass ratio of reagents, and the hydrodynamic conditions. Despite the potential of alkaline methods, the comprehensive optimization of process parameters and the systematic study of thermodynamic and kinetic regularities are necessary for industrial implementation, particularly for ilmenite ores with specific compositional characteristics.

The purpose of this study was threefold: to synthesize potassium titanate (K_2TiO_3) via alkaline leaching of ilmenite; to determine and optimize the synthesis conditions, and to substantiate the feasibility of developing an efficient technological scheme specifically adapted to producing potassium titanate from Irshansk ilmenite concentrate. Our research

objectives included evaluating how particle size, the FeTiO_3 :KOH molar ratio, temperature, and the reaction time influenced titanium(IV) extraction efficiency and establishing the thermodynamic and kinetic characteristics of the alkaline leaching process for Irshansk ilmenite. We also aimed to develop an optimized technological approach for synthesizing potassium titanate with high titanium recovery, reduced energy consumption, improved environmental safety, and the ability to be implemented on an industrial scale, taking into account the unique properties of the Irshansk ore.

Materials and methods

The following substances were used for the experimental study of the 96% ilmenite concentrate of the Irshansky deposit (TUU 14-10-009-97), Zhytomyr region: potassium hydroxide (p.a.), ammonium sulfate (p.a.), methylene blue (p.a.), sulfuric acid (p.a.), orthophosphoric acid (p.a.), 35% hydrogen peroxide solution (p.a.), and 96% ethyl alcohol (p.a.).

Ilmenite ore samples were examined by scanning electron microscopy with X-ray spectral elemental microanalysis on a JSM - 6490 LV electron microscope with energy dispersive (EDS) and wave dispersive (WDS) spectrometers (EnergyPlus, Oxford Instruments). Electron microscopic studies were also conducted on a Selmi scanning electron microscope at a 50-200 μm resolution.

Diffraction patterns of ilmenite samples and synthesized potassium titanate were recorded using a DRON-3M X-ray diffractometer ($K\alpha$ (Cu), $\lambda = 0.1540$ nm). The XRD diffractograms obtained were analyzed using the MATCH3 software, and the average crystallite size was calculated using the Scherrer method.

For the synthesis of potassium titanate (K_2TiO_3), we used the solid-phase method with an ilmenite fraction ≤ 71 μm , and an ilmenite-to-alkali molar ratio of 1:2 at 453 K for 3 hours.

The main thermodynamic state functions of the system (ΔG , ΔH , ΔS , etc.) were determined under standard conditions following electronic databases for the ilmenite alkaline leaching process with potassium hydroxide. We calculated the change in the Gibbs free energy of the leaching processes over the temperature range 468-698 K using the Tammann-Schwartzman method.

The standard heat to form potassium titanate was estimated with the empirical method of **Le Van** (1972):

$$\Delta H_{298}^0 = n \cdot A + m \cdot C + (2m)^2 + n^2, \quad (1)$$

where n and m are the number of anions (TiO_3^{2-}) and cations (K^+) in the molecule, and A and C are constants for the anions (795.45 kJ/mol) and cations (447.96 kJ/mol), respectively.

For the quantitative titanium(IV) content, the dye concentration before and after adsorption, and the photocatalytic studies we used a UV-1200 spectrophotometer.

Results and discussion

Morphology of the original ilmenite sample

Using MATCH3 with the PCPDFWIN database on the diffractogram (**Figure 1**), we identified the main FeTiO_3 reflexes at 23.80, 32.52, 35.25, 48.71, and 53.03° 2θ angles. We also detected the TiO_2 phase at 26.52, 35.25, 41.20, 54.30, and 56.60° 2θ angles.

We calculated that in the ilmenite concentrate sample, the ilmenite content was 70±5%, the rutile was 20±5%, and the rest were the pyrite, pseudorutile, and impurity phases.

To calculate the average particle size of the ilmenite phase for the given 2θ angles, we used the Scherrer formula (**Drapak**, 2022):

$$D = \frac{K\lambda}{\beta \cos\theta}, \quad (2)$$

where D is the average particle size in nm, K is the Scherrer constant, with an average value of 0.92 for crystalline systems, λ is the wavelength of the X-ray radiation

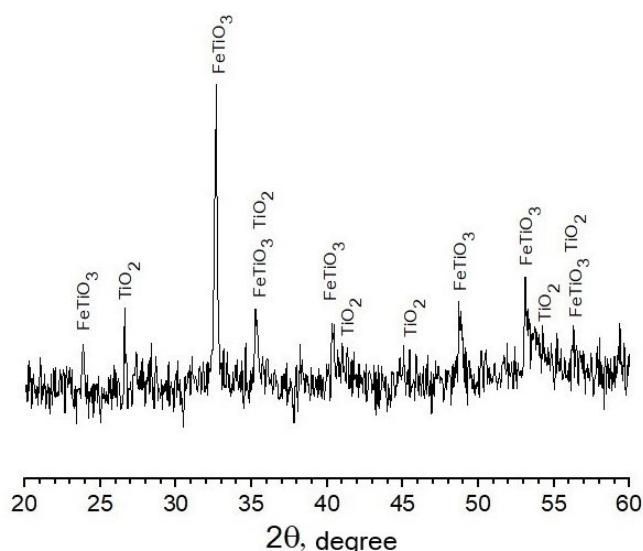
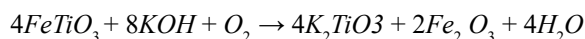


Figure 1. Ilmenite concentrate diffractogram

($K\alpha$ line = 0.1540 nm), β is the angular half-width of the diffraction maximum at the characteristic Miller indices (hkl) for the crystal lattice, and θ is the X-ray diffraction angle. We found that the XRD data corresponded to 26.62 nm.

Thermodynamics of the ilmenite alkaline leaching process

The ilmenite alkaline leaching processes with crystalline potassium hydroxide at a temperature of 453 K can be described by the reaction:



To establish the possibility of a spontaneous reaction, we calculated the main thermodynamic functions of the state of the system (ΔG , ΔH , ΔS , etc.). The Le Van method shows that the average deviation between tabulated and calculated values is 3.87%.

To calculate the change in the Gibbs energy, we used the Tiomkin-Schwartzman method, as in the following formula:

$$\Delta G^0 = \Delta H_{298}^0 - T\Delta S_{298}^0 - T \int_{298}^T \frac{dT}{T^2} \int_{298}^T \Delta C_p dT. \quad (3)$$

The temperature range for the ilmenite leaching process with the alkali used for the calculations was 468-698 K.

The last term on the right-hand side of equation (3) was estimated using the formula:

$$T \int_{298}^T \frac{dT}{T^2} \int_{298}^T \Delta C_p dT = \Delta aM_0 + \Delta bM_1 + \Delta cM_{-2},$$

where M_0 , M_1 , and M_{-2} are coefficients depending on temperature, which in turn were calculated using formulas (5-7):

$$M_0 = \ln \frac{T}{298} + \frac{298}{T} - 1$$

$$M_1 = \frac{1}{2T} (T - 298)^2$$

$$M_{-2} = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{298} - \frac{1}{T} \right)^2$$

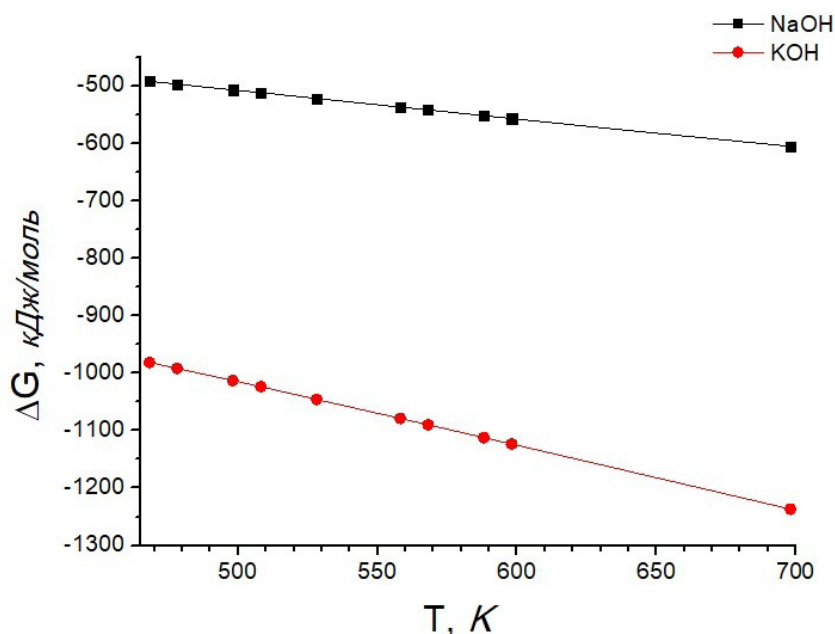
The data obtained are shown in **Table 1**.

Figure 2 shows the dependence of the Gibbs energy values on temperature.

We confirmed that as the temperature increases, Gibbs energy values decrease linearly, which indicates the possibility of a spontaneous course of the leaching process.

Table 1. Thermodynamic characteristics of the leaching reaction of ilmenite with potassium hydroxide under standard conditions (298 K)

ΔH_{298}^0 , kJ/mol	ΔS_{298}^0 , J/mol·K	ΔG_{298}^0 , kJ/mol	Δa	$\Delta b \cdot 10^{-3}$	$\Delta c' \cdot 10^{-5}$
-713.96	425.29	-840.76	656.38	480.99	-62.73

**Figure 2.** Gibbs energy values at different temperatures for the reactions of ilmenite leaching with potassium hydroxide**Determination of optimal conditions for the ilmenite alkaline leaching process**

To establish the ilmenite optimal particle size, we used ore fractions of $\leq 71 \mu\text{m}$, 71-140 μm , 140-315 μm , and 315-630 μm particle sizes, which were separated by sieving and fused with potassium hydroxide in a molar ratio of ore to alkali of 1:2 for 3 hours at a temperature of 453 K.

To establish the optimal molar ratio between ilmenite and potassium hydroxide, we subjected a series of samples to alkaline melting with the following FeTiO_3 molar ratios: KOH 1:2, 1:3, 1:4, 1:5, and 1:6, for 3 hours at 453 K and $\leq 71 \mu\text{m}$ ilmenite fraction.

We analyzed the kinetic characteristics of the ilmenite leaching process ($\leq 71 \mu\text{m}$ fraction) with potassium hydroxide in a molar ratio of 1:2 at 453 K during a 30 to 300 minute interval.

As for the dependence of the degree of extraction on temperature, the leaching process was done under the following conditions: ilmenite fraction: $\leq 71 \mu\text{m}$; a 1:2 FeTiO_3 -KOH molar ratio, a 3-hour fusion time, and a temperature range of 453-573 K.

The Ti(IV) degree of extraction in the alkaline leaching process was calculated with the formula:

$$X = \frac{m(\text{Ti(IV)})_e}{m(\text{Ti(IV)})_p} \cdot 100\% \quad (8)$$

$m(\text{Ti(IV)})_e$ mass of extracted titanium (mg); mass of titanium in the initial melt (mg).

Table 2 presents the experimental data for the dependence of the Ti(IV) degree of extraction on various factors of the leaching process.

Table 2. Dependence of the Ti(IV) degree of extraction on the size of the initial ilmenite particles

Effect of ilmenite particle size	
Particle size range, μm	Extraction rate (X), %
315-630	60.78
140-315	68.37
71-140	75.97
≤ 71	86.10
Effect of the components' molar ratio	
Molar ratio FeTiO ₃ : KOH	Extraction rate (X), %
1:2	86.7
1:3	87.1
1:4	88.6
1:5	89.2
1:6	90.1
Effect of time on the leaching process	
Interaction time, min.	Extraction rate (X), %
30	49.69
60	53.48
90	60.31
120	66.76
150	76.62
180	86.13
240	86.10
300	86.10
Effect of temperature on the leaching process	
Temperature, K	Extraction rate (X), %
453	86.5
473	87.3
503	88.5
533	89.0
573	89.7

As shown in **Table 2**, the potassium titanate (K_2TiO_3) degree of extraction over 85% indicated that the optimal conditions for synthesis are the following: $\leq 71 \mu\text{m}$ ilmenite fraction; ilmenite to alkali molar ratio 1:2, and heating at 453 K for 3 hours. The minimum particle size allowed for an optimization of the leaching process rate by increasing the contact area between the components.

The 90.1% titanium(IV) maximum degree of extraction was achieved at a FeTiO₃: KOH molar ratio of 1:6; however, for a 1:2 molar ratio between components, this value was 86.7%. It should also be taken into account that when using a larger amount of alkali in the initial mixture, titanates with a different composition may be formed (Liu, 2006; Liu, 2012; Kordzadeh-Kermani, 2020; Nayl, 2009), and these were not the target product of the study. Also, an excess amount of alkali leads to its accumulation in the form of unused reagents, which further complicates the purification of the final product.

It has been established that during the first 30 minutes of interaction of the starting substances, the degree of extraction reaches almost 50%. The Ti(IV) maximum degree of extraction is 86.13%. Heating the melt for more than 3 hours at a given temperature does not increase the yield of the soluble form of Ti(IV), possibly due to the presence of impurities in the starting concentrate and the formation of iron (III) oxide, which prevents further penetration of alkali into the ilmenite reaction centers.

At 453 K, the Ti(IV) degree of extraction is 86.5%. Further increase in the ilmenite melt with alkali heating temperature led to a slight increase in the product yield (89.7%), which is insignificant compared to the energy costs of maintaining the high temperature of the process. Based on our results, we concluded that a heating temperature up to 453 K is technologically and economically justified, since the traditional processing temperature regime used in industrial titanium metallurgy is more than 623 K (Parirenyatwa, 2016; Mostafa, 2013).

Kinetics of the ilmenite alkaline leaching process

To study the mechanism of the ilmenite alkaline leaching process with potassium hydroxide using a solid-phase method, we verified the kinetic dependences of the titanium(IV) degree of extraction on the leaching time and temperature with the following kinetic models for heterogeneous processes: pseudo-first and pseudo-second orders, Yander, Ginstling-Brownstein, Zhuravlev-Lesokhin-Tempelmann, Yerofeyev-Avraham, and compressed sphere (Pysarenko, 2023).

The pseudo-first-order kinetic equation is described by the formula:

$$k\tau = \ln X, \quad (9)$$

where k is the reaction rate constant, X is the degree of leaching of Ti(IV), and τ is time.

The limiting pseudo-first-order stage is characterized by the rate of formation of active reactive centers on the ilmenite surface, which can form in any part of the crystal.

The pseudo-second-order kinetic equation in linear form takes the form:

$$k\tau = X \quad (10)$$

In this case, the rate of reaction center formation occurs on both the surfaces of ilmenite and alkali, and the limiting stage is the diffusion of alkali particles onto the surface of ilmenite with subsequent penetration into the volume of crystals.

The Yander equation describes the one-way diffusion process of alkali penetration into a spherical ilmenite grain covered with a layer of reaction products and takes the form:

$$k\tau = (1 - (1 - X)^{1/3})^2 \quad (11)$$

The equation describes heterogeneous solid-phase processes where the recovery degree of the final product does not exceed 40%.

The Ginstling-Brownstein kinetic equation also describes the one-way diffusion of alkali through the surface of ilmenite, whose active centers are located in two-dimensional planes. In its linear version, the equation takes the form:

$$k\tau = 1 - \frac{2}{3}X - (1 - X)^{2/3}. \quad (12)$$

The Zhuravlev-Lesokhin-Tempelmann equation describes solid-phase processes that occur at relatively low temperatures (200-300 °C):

$$k\tau = ((1 - X)^{-1/3} - 1)^2. \quad (13)$$

The reaction rate changes proportionally to the value $(1 - X)$.

The Yerofeyev-Avraham equation describes the growth rate of product crystals in one of the planes of the reactant (ilmenite) due to the multi-stage formation of reactive centers. This equation is described as:

$$k\tau = (-\ln(1 - X))^{1/n}, \quad (14)$$

where n depends on the geometric shape of the reagent particles and the mechanism of the heterogeneous process.

The compressed sphere model is described by the equation:

$$k\tau = 1 - (1 - X)^{1/3} \quad (15)$$

This squeezed sphere model indicates that at a certain point in time, active interaction centers are formed on the surface of ilmenite crystals due to surface defects in the crystal lattice and microcracks. Solid-phase interaction is limited by the diffusion of alkali from the surface of the nucleus into the volume of ilmenite particles through the interaction products formed, which leads to the annihilation of the initial nuclei.

Statistical processing of the kinetic dependences between leaching degree and isothermal interaction time using Fisher's dispersion relation at a significance level of 0.05 showed that the linearity hypothesis can be accepted for all equations; however, the correlation coefficients when approximating the experimentally established dependences $X(\tau)$ differed significantly.

Figure 3 shows the dependence of the titanium(IV) degree of extraction on the contact time between the substances at different temperatures (K).

As can be seen from the figure, the nature of the curve shapes at different temperatures is quite similar, and the difference in the values of the Ti(IV) degree of extraction is insignificant (these values at different temperatures belong to the same order and differ from each other by no more than 1.5%).

Figure 4 shows the kinetic dependence of the ilmenite alkaline leaching process with potassium hydroxide according to the squeezed sphere model.

The figure shows how the process of ilmenite alkaline leaching with potassium hydroxide is most successfully described by the rate of interaction of the components according to the compressed sphere model with the limiting stage of the chemical reaction ($R^2 = 0.9728$).

To calculate the activation energy of the ilmenite alkaline leaching process with potassium hydroxide, the dependence of the reaction rate constant on temperature was constructed using the Arrhenius equation (**Figure 5**).

We calculated that the apparent activation energy of alkaline leaching was 22 kJ/mol, which indicates a kinetic regime of the process with low activation energy.

These calculations allowed us to develop the optimal technology for obtaining potassium titanate from the Irshan ilmenite deposit by alkaline leaching. The calculated apparent activation energy and the described process kinetic mechanism indicated that the

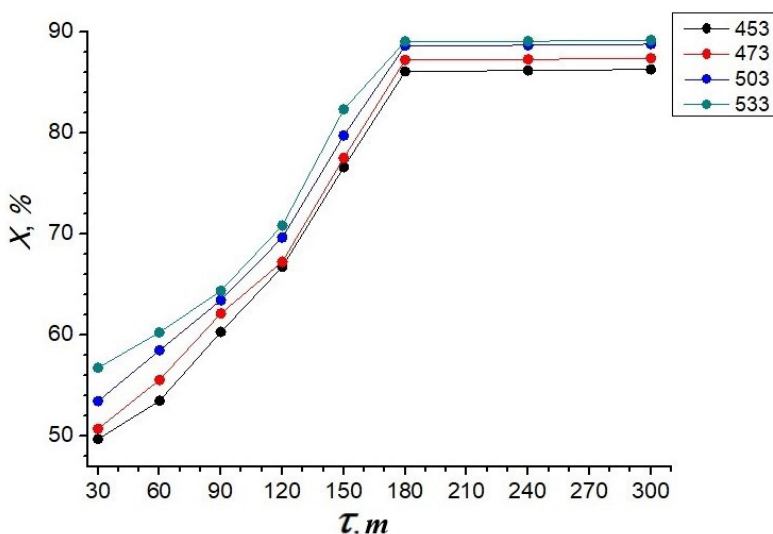


Figure 3. Dependence of the titanium(IV) degree of extraction on the contact time between substances at different temperatures (K)

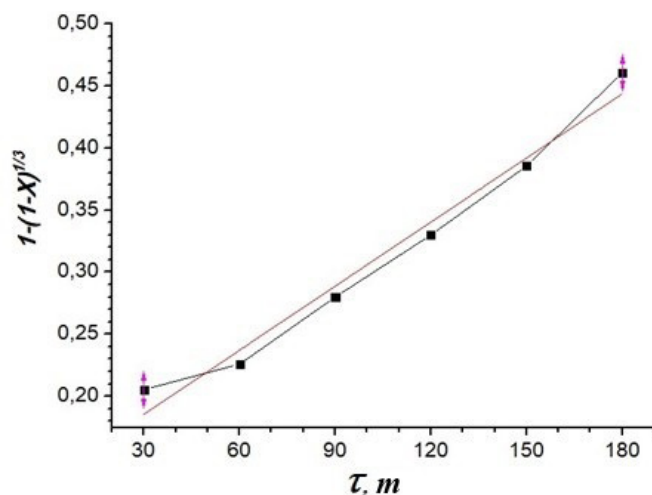


Figure 4. Kinetics of ilmenite leaching by potassium hydroxide according to the compressed sphere model ($T = 453 \text{ K}$)

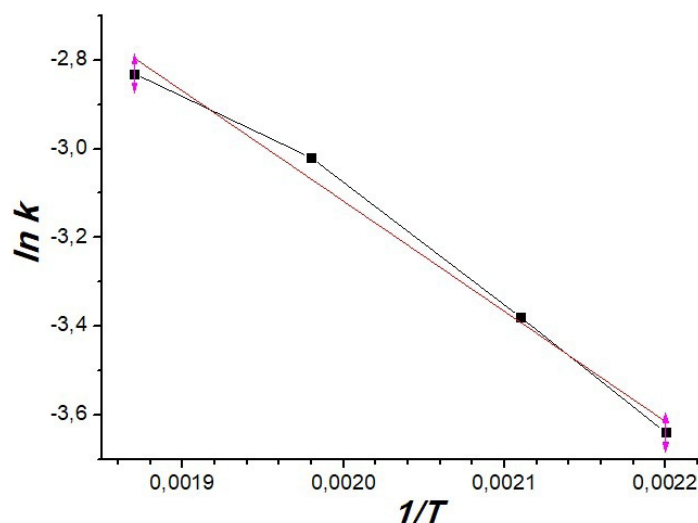


Figure 5. Graph of the rate constant of the ilmenite leaching process with potassium hydroxide as a function of temperature

specified conditions of alkaline leaching were practically optimal. In this case, the overall process speed, the increase in the speed of the chemical interaction limiting stages, and the energy costs for this process were taken into account.

Physicochemical studies of the obtained potassium titanate

To purify potassium titanate from unreacted ilmenite residues and the formed iron (III) oxide, the melt was dissolved in distilled water, thoroughly mixed, and filtered by vacuum filtration using a water jet pump.

The resulting saturated alkaline solution of potassium titanate was precipitated with 96% ethanol taken in a fivefold excess. Potassium titanate was formed from the solution by coagulation and sedimentation of flesh-colored particles (**Figure 6**).

We examined the morphology of purified K_2TiO_3 particles using SEM-microscopic studies (**Figure 7**). We found that the average particle size of potassium titanate was less than 200 nm, and the particles were prone to the formation of aggregates.



Figure 6. Appearance of potassium titanate

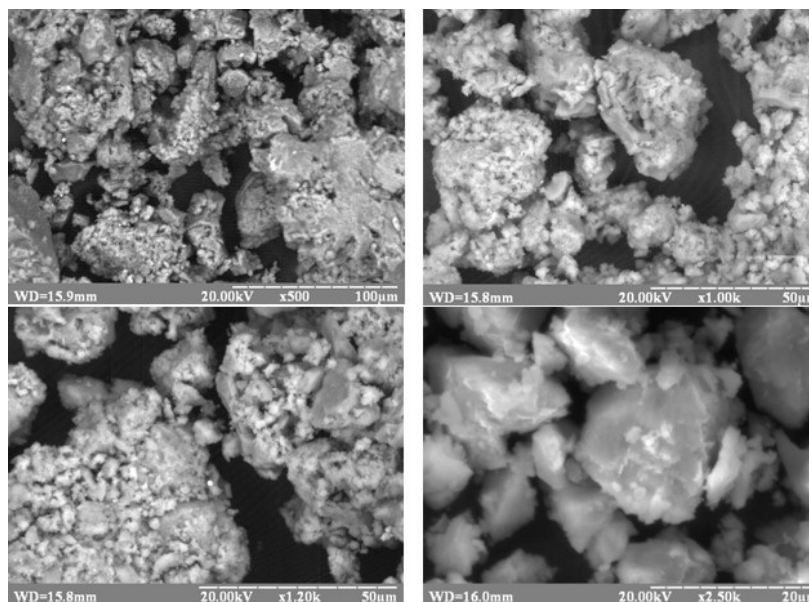


Figure 7. SEM photographs of purified K_2TiO_3

In the SEM photographs, individual potassium titanate crystallites can be seen with a close-to-orthorhombic shape, as also confirmed by X-ray diffraction.

Figure 8 shows the diffractogram of the obtained potassium titanate. We used the MATCH3 software to identify the structure of potassium titanate.

As can be seen from the figure, the intense reflexes in the range of 29 to $45^\circ 2\theta$ angles indicated that K_2TiO_3 was formed as a result of the leaching process, as revealed by the orthorhombic structure of crystals (Pysarenko, 2024).

Table 3 shows the main calculated data of the unit cell characteristics and the average particle size of potassium titanate.

We found that the average particle size of potassium titanate according to the X-ray diffraction data is 31.53 nm, which was also confirmed by electron microscopy data.

Potassium titanate from ilmenite by alkaline leaching

Based on the experimental data and the calculations of thermodynamic and kinetic parameters, we propose here a technological scheme for the production of potassium titanate, which minimizes harmful emissions into the environment and reduces the costs by recycling some substances in the process of producing potassium titanate (**Figure 9**).

At the preparatory stage, if necessary, the raw material was dried and fed into the hoppers for the starting raw material (1). In the next stage, the raw material was ground in a ball mill (2). Next, the raw material was fed to the scales (3), where it was weighed in the ilmenite-potassium hydroxide molar ratio (1:2). Then the mixture entered the shelf furnace (4), where the leaching process took place at 180 °C with constant moderate stirring by screws for 3 hours. Air was additionally supplied to the furnace to provoke the chemical reaction between the starting components. The cooled melt was fed into the reactor containing distilled water and dissolved by stirring (6). After stirring for twenty minutes, the resulting solution was settled for one hour and then pumped into the reactor for the precipitation of potassium titanate (7); ethyl alcohol was added from the container for its condensation and accumulation (9). In the reactor (7), the precipitation of potassium titanate occurred for 30 minutes without stirring. At the next stage, the precipitated potassium titanate was fed together with ethyl alcohol from tank (9) to the tank for washing and purifying the potassium titanate (8), which was then fed from the tank (8)

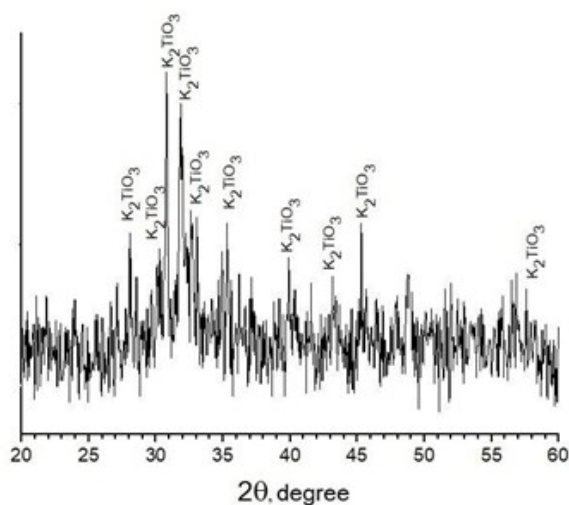


Figure 8. Diffraction pattern of potassium titanate

Table 3. Basic calculated data of unit cell characteristics and average particle size of potassium titanate

2θ	$d_{(hkl)}$	hkl	β	D, nm
24.25	3.6778	120	0.1946	43.45
29.80	2.9942	023	0.3036	28.05
31.00	2.8812	032	0.3334	26.73
34.10	2.6304	202	0.2278	39.82
40.70	2.2817	140	0.4236	19.58

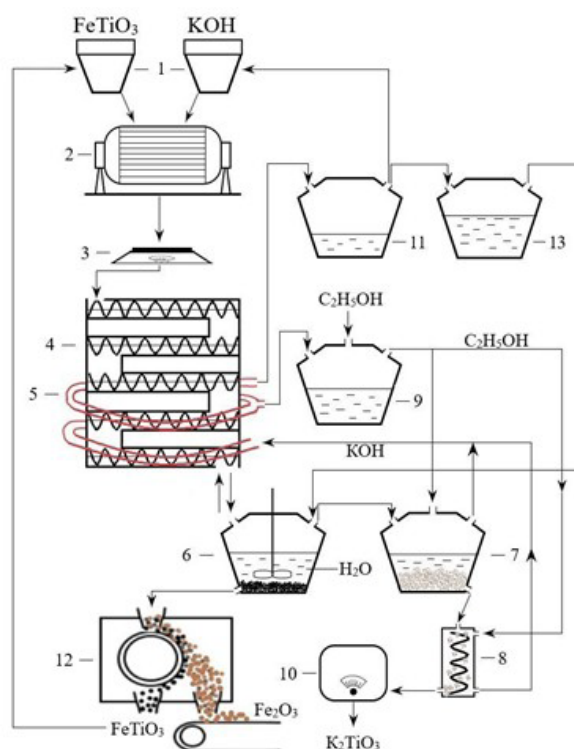


Figure 9. Technological scheme of the ilmenite alkaline leaching process with subsequent alcohol purification of potassium titanate: 1: hoppers for raw materials; 2: ball mill; 3: scales for raw materials; 4: shelf furnace for leaching; 5: reactor for recycling alcohol and potassium hydroxide; 6: reactor for dissolving the melt with stirring; 7: reactor for the precipitation of potassium titanate; 8: tank for washing and cleaning the potassium titanate; 9: container for condensation and accumulation of ethyl alcohol; 10: drying cabinet; 11: container for the accumulation and concentration of potassium hydroxide; 12: electromagnetic separator; 13: container for collecting water

to the drying cabinet (10). From the reactor (7) and the tank (8), the alcoholic solution of potassium hydroxide was fed to the reactor for recycling alcohol and potassium hydroxide (5). Then, the ethyl alcohol was fed and condensed into tank (9), and the aqueous alkali solution into tank (11). The sediment from the melt dissolution reactor (6) was fed into the electromagnetic separator (12), where the separation of ilmenite took place. The ilmenite was then returned to the bunker (1), and the iron (III) oxide was shipped for further use in other industries.

Conclusion

This study investigated the ilmenite of the Irshan deposit using scanning electron microscopy with X-ray spectral microanalysis. The ore samples had a unique chemical composition, which distinguishes them from other known deposits. We calculated that the sample under study had an ilmenite concentrate content of $70 \pm 5\%$; a $20 \pm 5\%$ of rutile, and that the rest included pyrite, pseudorutile, and impurity phases. Using XRD methods, we calculated the average size of ilmenite particles as 26.62 nm.

Based on thermodynamic calculations using the Tiomkin-Schwartzman method, we showed that the alkaline leaching of ilmenite with potassium hydroxide is an energetically advantageous spontaneous process.

We determined the optimal technological parameters of the ilmenite alkaline leaching process: average particle size $\leq 71 \mu\text{m}$, molar ratio of the starting components 1:2, interaction time: 3 hours, and temperature – 453 K.

We found that the best titanium(IV) leaching mechanism corresponded to the compressed sphere kinetic model, with a chemical reaction at the limiting stage ($R^2=0.9728$), i.e., the solid-phase interaction was limited by the diffusion of alkali from the surface of the nucleus into the volume of ilmenite particles through the formed interaction products, which led to the annihilation of the initial nuclei. We calculated the apparent activation energy to be 22 kJ/mol, indicating a kinetic regime of low activation energy.

We developed an effective method for purifying potassium titanate, ensuring an impurity content of less than 5%. We established that the average particle size of potassium titanate according to the X-ray diffraction data was 31.53 nm, which was also confirmed by electron microscopy data.

We propose here a technological scheme for the production of potassium titanate by alkaline leaching of ilmenite. Our results can become the basis for the creation of more efficient and economically advantageous technologies for ilmenite processing.

Conflicts of interest

We declare no conflicts of interest, including financial, personal, authorship, or other, which could affect the study and its results.

Financing

The study received no financial support.

Data availability

The manuscript has no associated data.

References

- Amer, A. M. (2002). Alkaline pressure leaching of mechanically activated Rosetta ilmenite concentrate. *Hydrometallurgy*, 67(1-3), 125-133. [https://doi.org/10.1016/S0304-386X\(02\)00164-0](https://doi.org/10.1016/S0304-386X(02)00164-0)
- Chen, D., Zhao, L., Liu, Y., Qi, T., Wang, J., Wang, L. (2013). A novel process for recovery of iron, titanium, and vanadium from titanomagnetite concentrates: NaOH molten salt roasting and water leaching processes. *Journal of Hazardous Materials*, 244-245, 588-595. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2012.10.052>
- Drapak, S. I., Havryliuk, S. V., Khalavka, Yu. B., Fotii, V. D., Fochuk, P. M., Fediv, O. I. (2022). Kharakterystyka nanostrukturovanykh plivok pryrodnoho oksydu selenidu indiiu za danymy renthenivskoi dyfraktometrii modyfikovanykh metodom Sherrera i metodom Viliamsona-Holla. *Zhurnal fizychnykh doslidzhen*, 26(2), 1-12.
- Fouda, M. F. R., Amin, R. S., Saleh, H. I., & Mousa, H. A. (2010). Extraction of ultrafine titania from black sands broaden on the Mediterranean Sea coast in Egypt by molten alkalies. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 4(9), 4256-4265.
- Gázquez, M. J., Bolívar, J. P., García-Tenorio, R., Vaca, F. (2014). A review of the production cycle of titanium dioxide pigment. *Materials Sciences and Applications*, 5(7), 441-458. <https://doi.org/10.4236/msa.2014.57048>
- Jayaweera, P. M., Jayaweera, P. V. V., Jayasundara, U. L., Jayaweera, C. D., Peiris, G. S., Premalal, E. V. A. (2011). Photo induced reductive leaching of iron from ilmenite in hydrochloric acid solutions. *Transactions of the Institutions of Mining and Metallurgy, Section C: Mineral Processing and Extractive Metallurgy*, 120(3), 191-196. <https://doi.org/10.1179/1743285511Y.0000000018>
- Kordzadeh-Kermani, V., Schaffie, M., Rafsanjani, H. H., Ranjbar, M. (2020). A modified process for leaching of ilmenite and production of TiO₂ nanoparticles. *Hydrometallurgy*, 198, 105507. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2020.105507>
- Le Van, M. (1972). *Bulletin de la Société Chimique de France*, 2, 579-583.
- Liu, Y., Qi, T., Chu, J., Tong, Q., Zhang, Y. (2006). Decomposition of ilmenite by concentrated KOH solution under atmospheric pressure. *International Journal of Mineral Processing*, 81(2), 79-84. <https://doi.org/10.1016/j.minpro.2006.07.003>
- Liu, Y. M., Lü, H., Qi, T., Zhang, Y. (2012). Extraction behaviours of titanium and other impurities in the decomposition process of ilmenite by highly concentrated KOH solution. *International Journal of Minerals, Metallurgy and Materials*, 19(1), 9-14. <https://doi.org/10.1007/s12613-012-0508-3>

- Mostafa, N. Y., Mahmoud, M. H. H., Heiba, Z. K.** (2013). Hydrolysis of $TiOCl_2$ leached and purified from low-grade ilmenite mineral. *Hydrometallurgy*, 139, 88-94. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2013.08.002>
- Nayl, A. A. & Aly, H. F.** (2009). Acid leaching of ilmenite decomposed by KOH. *Hydrometallurgy*, 97(1-2), 86-93. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2009.01.011>
- Nayl, A. A., Awwad, N. S., & Aly, H. F.** (2009). Kinetics of acid leaching of ilmenite decomposed by KOH. Part 2. Leaching by H_2SO_4 and $C_2H_2O_4$. *Journal of Hazardous Materials*, 168(2-3), 793-799. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.02.076>
- Nguyen, T. H. & Lee, M. S.** (2018). A review on the recovery of titanium dioxide from ilmenite ores by direct leaching technologies. *Mineral Processing and Extractive Metallurgy Review*, 40(4), 231-247. <https://doi.org/10.1080/08827508.2018.1502668>
- Parirenyatwa, S. & Escudero-Castejon, L.** (2016). Comparative study of alkali roasting and leaching of chromite ores and titaniferous minerals. *Hydrometallurgy*, 165, 213-226. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2015.08.002>
- Pysarenko, S., Kaminskyi, O., Chyhyrynets, O., Denysiuk, R., Anichkina, O., Chernenko, V.** (2023). Kinetics of alkaline leaching process of titanium(IV) from ilmenite. *Journal of Chemical Technology and Metallurgy*, 58(6), 1146-1152.
- Pysarenko, S., Kaminskyi, O., Denysiuk, R., Yevdochenko, O., Chyhyrynets, O., Anichkina, O., Avdieieva, O., Lysetska, Y.** (2024). Determining patterns of leaching titanium(IV) from the Irshansky deposit ilmenite. *Eastern-European Journal of Enterprise Technologies*, 3(12(129)), 28-35.
- Subagja, R., Andriyah, L., Hanum Lalasari, L.** (2013). Decomposition of ilmenite from Bangka Island – Indonesia with KOH solutions. *Asian Transactions on Basic and Applied Sciences*, 3(2), 59-64.
- Thambiliyagodage, C., Wijesekera, R., Bakker, M. G.** (2021). Leaching of ilmenite to produce titanium-based materials: A review. *Discover Materials*, 1(20). <https://doi.org/10.1007/s43939-021-00020-0>
- Xue, T., Wang, L., Qi, T., Chu, J., Qu, J., Liu, C.** (2009). Decomposition kinetics of titanium slag in sodium hydroxide system. *Hydrometallurgy*, 95(1-2), 22-27. <https://doi.org/10.1016/j.hydromet.2008.04.004>
- Yousef, L. A.** (2017). Uranium adsorption using iron–titanium mixed oxides separated from ilmenite mineral, black sands, Rosetta, Egypt. *Arab Journal of Nuclear Sciences and Applications*, 50, 43-57.

Artículo original

Clasificación morfométrica de domos lunares mediante agrupamiento no supervisado y descriptores ortogonales

Morphometric classification of lunar domes using unsupervised clustering and orthogonal descriptors

✉ Laura Daniela Jiménez-Prada^{1,*}, ✉ Javier Eduardo Suárez-Valencia²

¹ Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Bogotá, Colombia

² Department of Geosciences, Universidad de Padua, Padua, Italia

Resumen

Los domos lunares registran señales de procesos volcánicos y térmicos superficiales y subsuperficiales, por lo que una clasificación morfométrica bien fundada facilita la interpretación de su génesis y aporta claves sobre la evolución térmica de la corteza lunar. En este estudio proponemos una nueva clasificación basada en descriptores morfológicos cuantificables obtenidos a partir de modelos digitales de elevación (*digital elevation model*, DEMs), parámetros morfométricos y análisis de imágenes. A diferencia de modelos previos, el método no recurre a estimaciones teóricas que pueden introducir incertidumbre en las clasificaciones. Se analizaron 26 domos, que comprenden los 16 domos intrusivos recopilados por **Lena et al.** (2013) y una selección representativa de 10 domos efusivos. Para la clasificación se emplearon propiedades geométricas (pendiente, altura, diámetro, volumen y área) y descriptores de Jacobi-Fourier (JFD) extraídos de imágenes en escala de grises. Se aplicaron métodos de agrupamiento no supervisado (K-means y Agglomerative Clustering) en la evaluación de 26 combinaciones con distintas complejidades de JFD y números de clústeres. La calidad de los agrupamientos se evaluó mediante índices internos (Silhouette, Calinski–Harabasz y Davies–Bouldin). El mejor resultado se obtuvo con Agglomerative Clustering sobre descriptores JFD 2×2 con $k=3$, alcanzando métricas internas consistentes (Silhouette = 0,4280; CH = 17,06; DB = 0,8581). Los pares reducidos de momentos JFD (por ejemplo, $|J_{(2,2),1,1}|$ y $|J_{(2,2),1,2}|$) mostraron una gran capacidad de discriminación entre estilos volcánicos. Los agrupamientos reprodujeron parcialmente la clasificación de **Lena et al.** (2013), pero revelaron subtipos morfológicos intrusivos no considerados previamente, lo que sugiere que la morfometría superficial contiene señales relevantes sobre el modo de emplazamiento. Este enfoque metodológico ofrece una alternativa objetiva y replicable para clasificar geoformas sin depender de modelos teóricos ni de información espectral o composicional, y puede aplicarse a otros cuerpos planetarios o a diferentes formas volcánicas para apoyar estudios comparativos de evolución volcánica y térmica.

Palabras claves: Domos lunares; Momentos ortogonales; Agrupamiento no supervisado; Morfometría lunar.

Abstract

Lunar domes record signals of both surface and subsurface volcanic and thermal processes; therefore, a robust morphometric classification facilitates the interpretation of their genesis and provides insights into the thermal evolution of the lunar crust. Here, we propose a new classification based on quantifiable morphological descriptors derived from digital elevation models (DEMs), morphometric parameters, and image analysis. Unlike previous models, this method does not rely on theoretical estimates that may introduce uncertainty into the classifications. We analyzed 26 domes comprising the 16 intrusive domes compiled by **Lena et al.** (2013) and a representative selection of 10 effusive domes. For the classification, we used geometric properties (slope, height, diameter, volume, and area) and Jacobi–Fourier Descriptors (JFD) extracted from grayscale images. Unsupervised clustering methods (K-means and Agglomerative Clustering) were applied to evaluate 26 combinations with different JFD complexities and numbers of clusters. Cluster quality was assessed using internal indices (Silhouette, Calinski–Harabasz, and Davies–Bouldin).

Citación: Jiménez-Prada LD & Suárez-Valencia JE. Clasificación morfométrica de domos lunares mediante agrupamiento no supervisado y descriptores ortogonales. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):510-525, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3304>

Editor: Santiago Vargas Domínguez

***Correspondencia:**

Laura Daniela Jiménez-Prada;
ljimenezpr@unal.edu

Recibido: 26 de septiembre de 2025

Aceptado: 2 de enero de 2026

Publicado en línea: 20 de marzo de 2026



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

The best result was obtained with Agglomerative Clustering using 2×2 JFD descriptors and $k=3$, achieving consistent internal metrics (Silhouette = 0.4280; CH = 17.06; DB = 0.8581). Reduced pairs of JFD moments (e.g., $|J_{(2,2)1,1}|$ y $|J_{(2,2)1,2}|$) showed strong discriminative power among volcanic styles. The resulting clusters partially reproduced the classification of **Lena et al.** (2013) but revealed intrusive morphological subtypes not previously recognized, suggesting that surface morphometry contains relevant signals regarding emplacement mechanisms. This methodological approach provides an objective and replicable alternative for classifying landforms without relying on theoretical models or spectral/compositional information, and it can be applied to other planetary bodies or volcanic landforms to support volcanic and thermal evolution comparative studies.

Keywords: Lunar domes; Orthogonal moments; Unsupervised clustering; Lunar morphometry.

Introducción

La Luna presenta una gran diversidad de geoformas volcánicas cuya clasificación ha sido objeto de estudio desde el auge de la exploración remota. Entre dichas geoformas los domos constituyen un conjunto morfológicamente diverso cuya clasificación sigue estudiándose. La mayoría se sitúa en los mares lunares, y se caracteriza por sus formas suaves y sus bajas altitudes, comparables a pequeños conos y lacolitos terrestres (**Schofield et al.**, 2021). Tradicionalmente, los domos se han dividido en efusivos, formados por lavas de baja viscosidad que fluyen hacia la superficie en forma de diques y generan erupciones o abultamientos en la superficie, y en intrusivos, generados por la intrusión subsuperficial de magma presurizado que no alcanza a salir a la superficie (**Lena et al.**, 2013; **Wilson & Head**, 1996). Estos últimos suelen carecer de respiraderos y, según los cálculos de **Lena et al.** (2013), presentan pendientes inferiores a $0,9^\circ$, contornos elongados y diámetros superiores a 10 km, en su mayoría, y con frecuencia están asociados a estructuras tectónicas extensivas, como fallas o surcos lineales (**Wöhler & Lena**, 2009). Según los nuevos cálculos de **Suárez-Valencia y Rossi** (2023), las pendientes oscilan entre $2,1^\circ$ y $5,1^\circ$, y los diámetros entre 5,8 y 116,9 km. Algunos ejemplos representativos de posibles domos intrusivos se ilustran en la **Figura 1**, en conjunto con una vista general de todos los domos analizados. Cabe aclarar que en el presente estudio se implementaron únicamente los valores reportados por **Lena et al.** (2013), dado que fueron quienes propusieron una clasificación a partir de sus resultados.

La clasificación de domos volcánicos lunares ha evolucionado considerablemente desde los primeros esfuerzos sistemáticos del siglo XX. En uno de los trabajos pioneros Westfall (citado por **Lena et al.**, 2013) propuso en 1964 una clasificación visual basada en la forma y el perfil aparente de los domos, reconociendo tres tipos morfológicos principales: tipo A, domos altos y redondeados; tipo B, domos bajos y extensos, y tipo C, domos con flancos más empinados o bordes colapsados. Aunque esta aproximación carecía de una base cuantitativa, sentó un precedente para el análisis morfológico sistemático a partir de observaciones telescópicas (**Lena et al.**, 2013).

Décadas más tarde, la Association of Lunar and Planetary Observers (ALPO) y la British Astronomical Association (BAA) elaboraron un catálogo recopilado en los años 60 que incluye 713 domos lunares (Jamieson y Phillips, 1992; citados por **Lena et al.**, 2013). Este conjunto de observaciones constituyó una base empírica de gran valor, que permitió sustentar estudios posteriores de clasificación y distribución espacial de domos.

Con el desarrollo de sensores orbitales y la generación de modelos digitales de elevación (DEM) de alta resolución, se abrió la posibilidad de caracterizar cuantitativamente la geometría de estas estructuras. En este marco, **Wöhler y Lena** (2009) propusieron un esquema de clasificación morfométrica para domos intrusivos basado en parámetros geométricos y en el modelo lacolítico de **Kerr y Pollard** (1998). Posteriormente, **Lena et al.** (2013) retomaron y ampliaron este enfoque en el marco de un estudio más general, diferenciando entre domos efusivos e intrusivos a partir de criterios geométricos y genéticos adaptados a las particularidades de cada tipo.

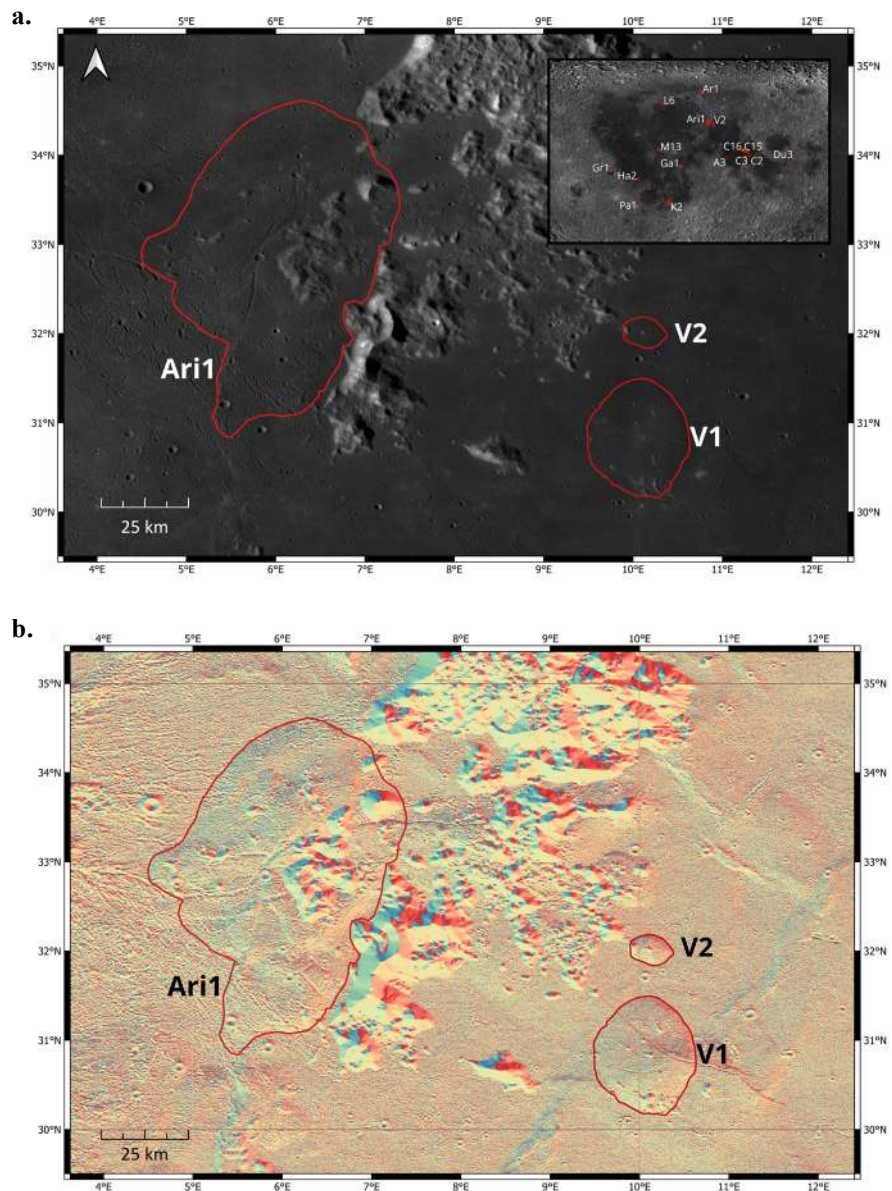


Figura 1. Vista de los domos intrusivos Ari1, V1 y V2 sobre el mosaico global WAC. En la esquina superior derecha se muestra una vista general de todos los domos analizados.

Para los domos intrusivos, el enfoque se basó en parámetros morfométricos como la altura, la pendiente media, el diámetro y el volumen, complementados con variables derivadas del modelo de intrusión de **Kerr y Pollard (1998)**. Este modelo lacolítico considera la deformación elástica del techo suprayacente ante la presión de un cuerpo magmático intrusivo y permite estimar la profundidad del cuerpo (d), el espesor de la capa basáltica suprayacente (h_1) y la presión máxima del magma (p_0). Estas estimaciones facilitaron la definición de tres clases (In1, In2 e In3), diferenciadas por su régimen de intrusión (**Tabla 1S**, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/3304/5310>).

Por su parte, los domos de origen efusivo, como los ubicados en la región de Cauchy (**Figura 1S**, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/3304/5310>), se clasificaron con base en un conjunto más amplio y diverso de atributos que incluyen no solo propiedades morfométricas sino también descriptores espectrales (como la razón de reflectancia R_{415}/R_{750})

y parámetros reológicos como la tasa de efusión, la duración de la actividad volcánica y la viscosidad, calculados a partir de modelos de flujo en canales magmáticos (**Tabla 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3304/5310>).

Para explorar la estructura del conjunto de datos y definir agrupamientos significativos, **Lena et al.** (2013) aplicaron un análisis de componentes principales, reduciendo las ocho variables iniciales a un subespacio de tres componentes principales (P1, P2, P3), el cual retuvo aproximadamente el 87 % de la varianza total. En este sistema transformado, los domos efusivos mostraron agrupamientos claramente distinguibles, lo que permitió una clasificación multivariable sólida que integra coherentemente forma, composición y dinámica del flujo.

Esta asimetría metodológica, junto con la dependencia de supuestos teóricos en el caso de los domos intrusivos, plantea limitaciones importantes para la reproducibilidad y comparabilidad de ambos esquemas (**Lena et al.**, 2013). Además, la carencia de datos espectrales o composicionales verificables en muchos domos intrusivos dificulta la aplicación directa de esquemas mixtos como el propuesto para los efusivos (**Lena et al.**, 2013).

En este contexto, en el presente estudio se propone una estrategia alternativa de clasificación basada exclusivamente en propiedades observables y cuantificables a partir fotografías de superficie y modelos digitales de elevación (DEM) de alta resolución. Se utilizaron los parámetros morfométricos de pendiente, altura, volumen y diámetro recopilados por **Lena et al.** (2013), y medidas de área y descriptores de Jacobi-Fourier derivados de imágenes DEM. Los descriptores de Jacobi-Fourier (JFD) se seleccionaron como herramienta de caracterización porque permiten capturar patrones espaciales complejos directamente desde imágenes en escala de grises, sin necesidad de binarización ni segmentación. A diferencia de los momentos invariantes clásicos, que están diseñados para imágenes binarias y tienden a perder detalles internos de forma, los JFD ofrecen mayor fidelidad para representar estructuras topográficas como los domos lunares (**Toxqui**, 2010).

Mediante técnicas de agrupamiento no supervisado, específicamente los métodos K-means y Agglomerative Clustering, se pudieron identificar patrones emergentes en la geometría superficial de los domos (**Karthikeyan et al.**, 2020). Los resultados se evaluaron utilizando métricas de calidad internas (Silhouette, Calinski-Harabasz y Davies-Bouldin) y se contrastaron con clasificaciones morfológicas previas (**Ikotun et al.**, 2025). La propuesta busca construir categorías morfológicas sólidas que reflejen diferencias geométricas y que podrían aportar claves sobre la evolución intrusiva o efusiva de estos cuerpos.

El algoritmo K-means es uno de los métodos de particionamiento más utilizados en análisis no supervisado debido a su simplicidad computacional y a su capacidad para manejar grandes volúmenes de datos. Este método no jerárquico se basa en la minimización iterativa de la distancia entre cada punto y el centroide del clúster al que pertenece, generando particiones esféricas en el espacio de características. Aunque su desempeño depende de la inicialización y del número de clústeres predefinido, su eficiencia lo ha convertido en una herramienta ampliamente adoptada en ciencias planetarias. Se ha sido aplicado, por ejemplo, para clasificar espectros estelares y galácticos en grandes bases de datos astronómicas (**Tian et al.**, 2025), y para determinar unidades de reflectancia en imágenes lunares de alta resolución (**Chuang et al.**, 2022). En el contexto lunar, K-means ha demostrado ser especialmente útil para segmentar superficies con variaciones sutiles de albedo o textura, permitiendo distinguir unidades geológicas que no son evidentes mediante inspección visual.

Por su parte, Agglomerative Clustering pertenece a la familia de métodos jerárquicos y construye agrupamientos mediante un proceso en el que cada elemento inicia como un clúster independiente y se fusiona progresivamente con sus vecinos más similares según un criterio de enlace (promedio, centroide, mediana, entre otros) (**Cañón-Tapia & Jacobo-Bojórquez**, 2022). A diferencia de K-means no requiere especificar el número de clústeres *a priori* y puede capturar estructuras de forma arbitraria, lo que lo hace especialmente adecuado para datos con geometrías complejas o distribuciones no esféricas (**Lemus**, 2023). Este tipo de algoritmos se ha empleado con éxito en estudios planetarios recientes, por

ejemplo, **Cañón-Tapia & Jacobo-Bojórquez (2022)** lo utilizaron para identificar grupos espaciales de respiraderos volcánicos en Marius Hills, revelando patrones de alineamiento y zonas de acumulación magmática no evidentes mediante métodos tradicionales.

Datos y metodología

Selección de domos y parámetros morfométricos

En el estudio se seleccionaron los 16 domos intrusivos propuestos por **Lena et al. (2013)**, además de un subconjunto de 10 domos efusivos elegidos de forma representativa entre diferentes clases, distribuidos de la siguiente manera: tres de la clase A (A1, C4, C6), seis de la clase C (C2, C3, C5, C14, C15, C17) y uno de la clase D (A3 “Arago β”). Se usaron domos extrusivos con el fin de evitar posibles sobreajustes y así contar con un amplio rango morfológico de datos y facilitar las comparaciones entre estilos volcánicos contrastantes.

A partir de la información encontrada en la bibliografía, se recopilaron y estandarizaron cinco propiedades morfométricas claves: pendiente media, diámetro, altura, volumen y área proyectada (**Tabla 1**). Los cuatro primeros parámetros se tomaron de las tablas de **Lena et al. (2013)**, en tanto que las áreas se calcularon con el *software* QGIS, delimitando manualmente los perímetros de cada domo sobre un modelo digital de elevación lunar.

Tabla 1. Propiedades morfométricas de 10 domos efusivos seleccionados de manera representativa entre distintas clases y de los 16 domos intrusivos candidatos de las clases In1-In3 según se presenta en **Lena et al. (2013)**. En rojo aparecen los valores aproximados de acuerdo con sus respectivas incertidumbres. Las celdas de color naranja corresponden a los domos efusivos, mientras que las columnas de color naranja claro indican los valores normalizados.

Domo	Edad_ numérica	Latitud lunar (°)	Diametro normalizado	Área norm	Altura norm	Volumen norm	Pendiente norm	Pendiente (°)	D (km)	Área calculada con QGIS (°^2)	h (m)	V (km³)	Clase (Lena et al., 2013)
K2	2	-28,3	2,4399893	2,5173179	-0,6617824	0,9756427	-1,5507038	0,15	51,00	4,57112276	55	37,0	In1
Ga1	1	-0,75	0,8129324	0,4549139	0,9108403	1,5899174	-0,2491138	0,57	30,00	1,46991639	140	50,0	In1
V1	1	30,7	0,8129324	0,2330945	0,7258259	1,2119022	-0,3110943	0,55	30,00	1,13636977	130	42,0	In1
M13	13	11,68	0,6424789	0,5059484	0,1707826	-0,0638991	-0,7449576	0,41	27,80	1,54665619	100	15,0	In1
Ar1	1	55,71	1,0453691	0,6228772	-0,3842608	0,2668642	-1,2408014	0,25	33,00	1,72248025	70	22,0	In2
Gr1	1	-4,45	1,2778058	-0,0719591	1,2808692	2,7712149	-0,0941626	0,62	36,00	0,67766530	160	75,0	In1
Ari1	1	33,28	2,6724260	3,7610667	-0,1067391	2,2041921	-1,3337721	0,22	54,00	6,44132952	85	63,0	In1
Ha2	2	-10,57	0,1156224	-0,1609557	-0,1067391	-0,2056548	-0,4040650	0,52	21,00	0,54384245	85	12,0	In1
C11	11	11,06	-0,5661919	-0,4614274	-0,2917535	-0,4702654	0,1537593	0,70	12,20	0,09202752	75	6,4	In2
C16	16	11,95	-0,2717721	-0,3664356	-0,0142319	-0,4419143	0,2467300	0,73	16,00	0,23486527	90	7,0	In2
Pa1	1	-26,63	-0,4654694	-0,1448233	-0,5692752	-0,5694944	-0,4660455	0,50	13,50	0,56810035	60	4,3	In2
L6	6	47,08	-0,7366455	-0,2693867	0,0782753	-0,7017998	0,1537593	0,70	10,00	0,38079623	95	1,5	In2
V2	2	31,89	-0,6591666	-0,4399139	-0,1992463	-0,6828990	0,5256421	0,82	11,00	0,12437711	80	1,9	In3
Du3	3	5,45	-0,6049314	-0,4248407	-0,0142319	-0,6309219	0,7115835	0,88	11,70	0,14704242	90	3,0	In3
C9	9	7,06	-0,4809652	-0,4992582	-1,4018402	-0,7490517	-1,6126843	0,13	13,30	0,03514197	15	0,5	In3
C10	10	10	-0,0238397	-0,4939356	-0,7542896	-0,3001586	-1,0858502	0,30	19,20	0,04314534	50	10,0	In3
A1	1,00	7,70	-1,0775527	-0,5101574	-0,8467969	-0,7585020	0,7115835	0,88	5,60	0,01875297	45	0,3	A
A3	3,00	6,24	0,3170675	-0,4725839	3,3160281	1,1126732	2,0131735	1,30	23,60	0,07525162	270	39,9	D
C2	2,00	7,23	-0,5661919	-0,4678982	0,6333187	-0,4230135	1,6103004	1,17	12,20	0,08229745	125	7,4	C2
C3	3,00	7,58	-0,1942932	-0,4412513	1,8359125	-0,2056548	1,9511930	1,28	17,00	0,12236606	190	12,0	C2
C4	4,00	8,41	-0,4809652	-0,4550379	-0,7542896	-0,6214715	-0,6829771	0,43	13,30	0,10163534	50	3,2	A
C5	5,00	10,56	-0,6514187	-0,4742397	0,1707826	-0,5175173	1,1764371	1,03	11,10	0,07276185	100	5,4	C2
C6	6,00	10,76	-0,9148470	-0,4911645	-0,7542896	-0,7254257	0,2777202	0,74	7,70	0,04731223	50	1,0	A
C14	14,00	10,62	-0,9690822	-0,5005688	-0,8467969	-0,7348761	0,2467300	0,73	7,00	0,03317121	45	0,8	C
C15	15,00	11,76	-0,5042088	-0,4471078	-0,6617824	-0,6025708	-0,5280260	0,48	13,00	0,11355975	55	3,6	C
C17	17,00	32,44	-0,9690822	-0,5022729	-0,7542896	-0,7273158	0,5256421	0,82	7,00	0,03060876	50	1,0	C

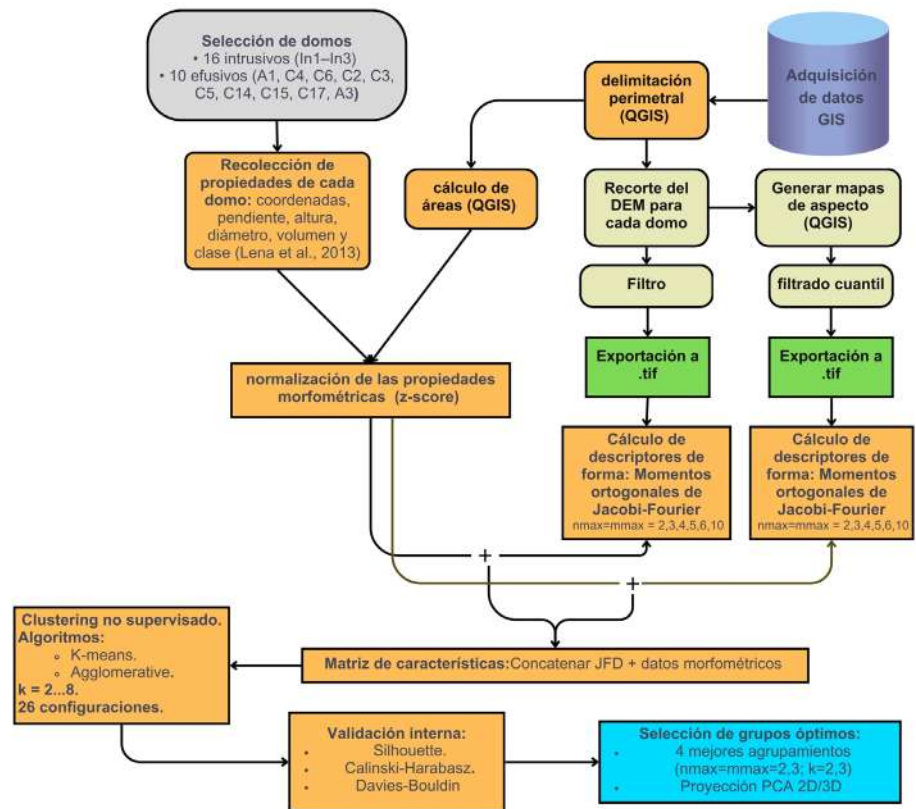


Figura 2. Diagrama de flujo metodológico que resume la secuencia de pasos desde la adquisición de datos hasta el análisis de agrupamientos óptimos

Todos los valores se normalizaron (z-score) para facilitar su comparación y evitar el sesgo por diferencias de escala. Se generaron gráficos exploratorios bivariados de volumen vs. diámetro, diámetro vs. área, y área vs. volumen (todos normalizados) para visualizar las tendencias geométricas y los contrastes entre domos. En la **Figura 2** puede verse un diagrama de flujo con la metodología usada en este trabajo.

Obtención y procesamiento de DEM

Se utilizaron DEM en escala de grises para representar la topografía de cada domo. Las imágenes se extrajeron del modelo digital de elevación lunar “Moon LRO LOLA - SELENE Kaguya TC DEM Merge 60N60S 59m”, disponible públicamente a través del portal del USGS Astropedia. Este producto es la unión de múltiples DEM derivados de las sondas Kaguya y Lunar Reconnaissance Orbiter (LRO); cuenta con una resolución de 59 m/píxel, una cobertura global y una estandarización para evitar discrepancias entre los datos individuales (LOLA Team & Kaguya Team, 2015). Dada la consistencia de la capa, fue posible comparar los domos a pesar de la distancia entre ellos.

Sobre este mapa se delimitaron manualmente los perímetros individuales de cada domo en QGIS, seleccionando porciones del DEM que abarcaban completamente su contorno, definido utilizando el aspecto, un parámetro que muestra la dirección de la pendiente. Dado que los domos no son excesivamente grandes (>30 km), los efectos topográficos regionales se ignoraron. Posteriormente, se creó una capa virtual para limitar la parte inferior del domo consistente en una superficie plana que se cierra en el borde del domo, lo que permitió calcular el volumen de las estructuras. Por último, se exportaron las imágenes como archivos tipo TIFF, los cuales representan exclusivamente el relieve asociado a cada geoforma. Estas imágenes se utilizaron como insumo para el análisis de forma superficial mediante momentos ortogonales.

Siguiendo la metodología de **Suárez-Valencia (2025)**, se generaron mapas de aspecto para cada domo a partir de los DEM recortados utilizando el algoritmo nativo de “orientación de pendiente” en QGIS. Estos mapas reflejan la dirección predominante de las laderas y capturan información complementaria sobre la textura y organización estructural del relieve, lo cual resulta útil para la identificación de domos pequeños (**Figura 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3304/5310>).

Cálculo de descriptores de forma: momentos ortogonales de Jacobi-Fourier

Para caracterizar cuantitativamente la geometría superficial de cada domo a partir de sus imágenes DEM, se emplearon descriptores de Jacobi-Fourier (JFD). Estos descriptores han demostrado ser especialmente eficaces en la extracción de patrones espaciales a partir de imágenes en escala de grises, ya que preservan más información que los momentos invariantes clásicos, que están optimizados principalmente para imágenes binarias (**Toxqui, 2010**).

Los momentos JFD se construyen mediante la combinación de polinomios ortogonales de Jacobi y funciones trigonométricas complejas, aplicada en un dominio discreto y polar, lo que permite una descomposición eficiente de la imagen en componentes espaciales que reflejan la distribución radial y angular del relieve.

Se calculó un conjunto de momentos JFD para cada domo a partir de dos tipos de imágenes: por un lado, las imágenes DEM originales (elevación) y, por otro lado, sus correspondientes mapas de aspecto (orientación de pendientes). Para cada imagen se obtuvieron descriptores utilizando valores de orden máximo y repetición angular (n_{max}, m_{max}) de 2, 3, 4, 5, 6 y 10, con lo que se generaron vectores con características de diferente complejidad. A diferencia de otros descriptores invariantes que requieren binarización de la imagen, los descriptores JFD permiten trabajar directamente con la intensidad de los píxeles de una imagen monobanda, lo cual preserva las variaciones internas de elevación del domo y su morfología global con mayor fidelidad. Esto es especialmente relevante en el presente estudio, dado que las imágenes .tif utilizadas fueron exportadas directamente desde QGIS en escala de grises.

Matemáticamente, los descriptores JFD se expresan como:

$$J_{n,m} = \sum_{x=0}^{N-1} \sum_{y=0}^{M-1} f(x,y) J_n^{(\alpha,\beta)}(\rho) e^{-im\theta},$$

donde N y M son los números de filas y columnas de la imagen, respectivamente; $f(x,y)$ representa la intensidad de la imagen en las coordenadas cartesianas (x,y) ; ρ y θ son las coordenadas polares normalizadas; $J_n^{(\alpha,\beta)}(\rho)$ son los polinomios de Jacobi de orden radial n con parámetros α, β ; y $e^{-im\theta}$ introduce la componente de Fourier angular de orden m . Un estudio más detallado sobre la consistencia de estos descriptores, en el que se evaluó su utilidad bajo condiciones de distorsión como cambios de contraste, rotación, escala y traslación, se presenta en **Toxqui (2010)**.

Los vectores de momentos obtenidos para cada domo fueron luego combinados con las propiedades morfométricas estandarizadas (pendiente, altura, diámetro, volumen y área), formando una matriz de características que sirvió como base para el análisis de agrupamiento.

Análisis de agrupamiento

Con el fin de establecer una clasificación objetiva y reproducible basada en la expresión superficial de los domos, se aplicaron técnicas de agrupamiento no supervisado al conjunto de descriptores conformado por momentos JFD y las propiedades morfométricas asociadas a cada domo.

Se evaluaron dos algoritmos clásicos de agrupamiento:

- K-means clustering, basado en particiones esféricas optimizadas por distancia euclídea (**Karthikeyan et al., 2020**). En su implementación se emplearon los parámetros por defecto de scikit-learn, es decir, el método de inicialización *k-means++*, con `n_init = 10` reinicios independientes y un máximo de 300 iteraciones, fijando la métrica de similitud en la distancia euclídea.

- Agglomerative clustering, un método jerárquico que agrupa elementos de abajo hacia arriba (*bottom-up*) con base en distancias entre conglomerados (Karthikeyan *et al.*, 2020). Se empleó el criterio de enlace de vinculación completa (*complete linkage*) también con la distancia euclídea como métrica de similitud.

En todos los casos, el conjunto de entrada estuvo compuesto por los vectores obtenidos al concatenar los momentos JFD derivados de imágenes DEM con sus correspondientes propiedades morfométricas normalizadas (pendiente, altura, diámetro, volumen y área). Tanto los momentos JFD como las variables morfométricas fueron estandarizados mediante StandardScaler, de modo que todas las características tuvieran igual ponderación relativa en los algoritmos de agrupamiento. Esta combinación se eligió tras una exploración comparativa preliminar en la que se evaluaron descriptores derivados tanto de DEM como de mapas de aspecto, siendo los primeros los que ofrecieron mejores resultados en términos de cohesión interna y separación entre grupos.

Para los JFD extraídos a partir de los DEM, se exploraron diferentes configuraciones de complejidad variando los parámetros (n_{max}, m_{max}) entre 2 y 10. Cada configuración generó un número de coeficientes igual a $n_{max} \times m_{max}$, que al combinarse con las cinco variables morfométricas dieron lugar a vectores de entrada de dimensiones entre 9 y 105. Cada conjunto combinado se evaluó mediante los dos métodos de agrupamiento no supervisado descritos anteriormente (K-means y Agglomerative), considerando un rango de 2 a 8 clústeres posibles.

Se generaron 26 resultados de agrupamiento, cuyas configuraciones fueron comparadas utilizando tres métricas de validación interna (Ikotun *et al.*, 2025): el índice de Silhouette (medida de cohesión y separación entre clústeres); el índice de Calinski-Harabasz (razón entre dispersión intergrupo e intragrupo), y el índice de Davies-Bouldin (relación entre compactación interna y separación entre grupos, en el que los valores más bajos son mejores).

Tras esta evaluación comparativa, se identificaron los cuatro agrupamientos con mejor rendimiento, todos ellos obtenidos con valores bajos de ($n_{max} = m_{max} = 2$ o 3). Para facilitar su interpretación, se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) a estos cuatro resultados, lo que permitió representar los clústeres resultantes en espacios bidimensionales y tridimensionales, conservando la mayor proporción posible de la varianza explicada.

Resultados

Los resultados muestran que, incluso sin recurrir a información espectral o teórica, es posible distinguir agrupamientos significativos entre domos con base en su morfología y en su geometría superficial capturada digitalmente. Los resultados se presentan en detalle a continuación.

Análisis morfométrico

Antes de aplicar los métodos de agrupamiento no supervisado, se hizo una exploración preliminar de las relaciones entre las propiedades morfométricas normalizadas (diámetro, área, volumen y pendiente) mediante gráficos de dispersión bivariados. Esta inspección visual reveló agrupamientos coherentes entre los domos efusivos e intrusivos previamente clasificados por Lena *et al.* (2013), especialmente al comparar el diámetro con el volumen, el área y la pendiente (Figura 3a).

Por ejemplo, los domos intrusivos se concentraron en la parte superior derecha del gráfico *Área vs. Diámetro*, evidenciándose los diámetros como áreas normalizadas más altas. En el gráfico *Volumen vs. Diámetro*, se observó una clara correlación positiva, en la que los domos intrusivos también presentaron mayores volúmenes relativos. En contraste, en el gráfico *Pendiente vs. Diámetro*, los domos efusivos tendieron a agruparse en la zona de pendientes más altas y diámetros pequeños, lo que concuerda con la clasificación espectral y morfológica de clases como las B1, C1 o G descritas por Lena *et al.* (2013).

Separación con descriptores JFD

Posteriormente, se calcularon momentos ortogonales de Jacobi-Fourier a partir de imágenes DEM para cada domo. Entre los momentos obtenidos, un análisis exploratorio de los componentes $J_{2,2}$ reveló que ciertos pares de descriptores presentaban una notable capacidad para discriminar entre domos efusivos e intrusivos. En particular, los descriptores $|J_{(2,2)1,1}|$ y $|J_{(2,2)1,2}|$ mostraron una separación gradual pero consistente entre los domos

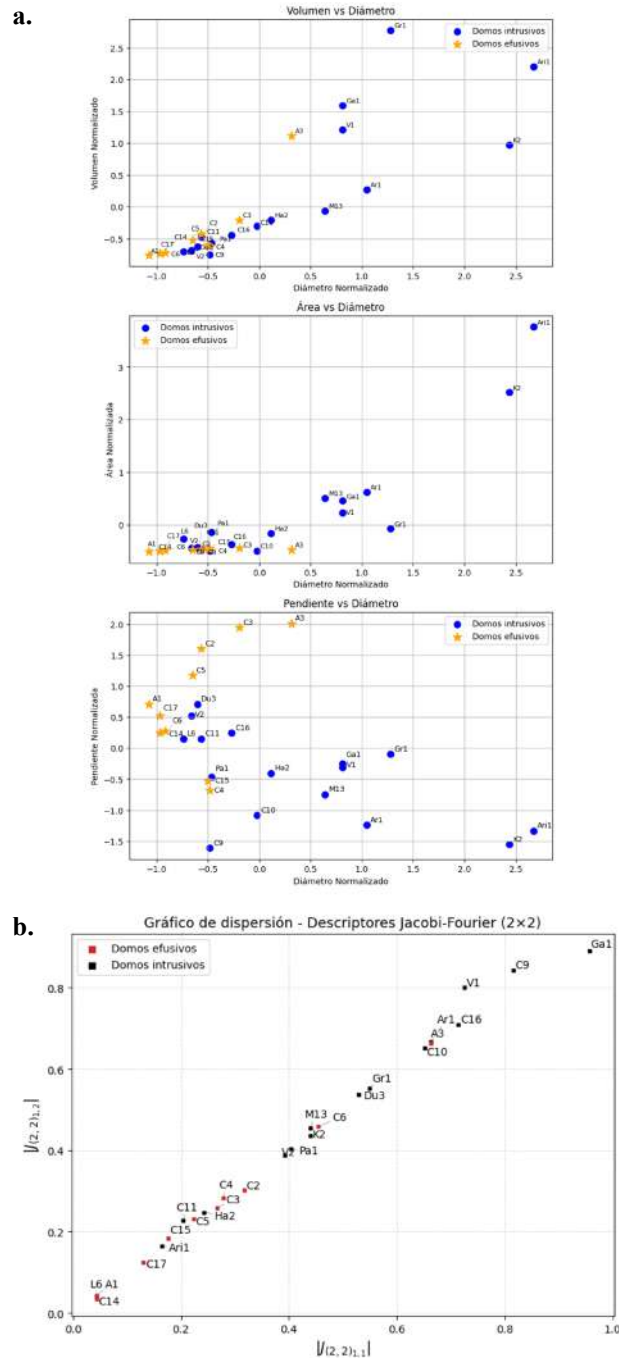


Figura 3. a. Gráficos de dispersión. **b.** Gráfico de dispersión de los descriptores $|J(2, 2)_{nm}|$; $n = 1$; $m = 1$ y $|J(2, 2)_{nm}|$; $n = 1$; $m = 2$

intrusivos (negro) y efusivos (rojo), siguiendo una clara tendencia lineal (**Figura 3b**). Este comportamiento sugiere que incluso un subconjunto reducido de descriptores JFD puede capturar con precisión diferencias morfológicas relevantes.

Para facilitar la interpretación morfológica de los agrupamientos resultantes, se organizó una tabla con los valores normalizados de diámetro y volumen y los momentos JFD más discriminantes ($|J_{(2,2),1}|$ y $|J_{(2,2),2}|$), junto con la etiqueta del clúster asignado a cada domo en el mejor agrupamiento (**Tabla 3S**, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/3304/5310>). Esta consolidación permitió vincular directamente las métricas morfométricas con los patrones de agrupamiento identificados por los algoritmos no supervisados.

Agrupamientos óptimos

Se aplicaron métodos de agrupamiento no supervisado sobre combinaciones de propiedades morfométricas y descriptores JFD, variando los parámetros ($n_{max} = m_{max}$ entre 2 y 10), el número de clústeres ($k = 2$ a 8) y el tipo de algoritmo (K-means o Agglomerative). Se evaluaron 26 configuraciones usando tres índices de calidad interna (Silhouette, Calinski-Harabasz y Davies-Bouldin), y se seleccionaron los cuatro mejores resultados, los cuales se resumen en la **Tabla 2**.

En todos los casos se aplicó el análisis de componentes principales (PCA) para proyectar los datos a dos y tres dimensiones, como se muestra en la **Figura 4**. Se evidenció una segmentación clara en por lo menos dos grupos bien definidos, en los que los domos intrusivos tendieron a agruparse y separarse de la mayoría de los domos efusivos. El tercer grupo, presente en configuraciones con $k = 3$, correspondió a domos intrusivos con descriptores particulares.

El caso con mejores parámetros de calidad fue el correspondiente al uso de descriptores JFD (2×2) con Agglomerative Clustering para $k=3$. En este agrupamiento (**Figura 5a**), se observó una clara separación gradual entre los domos efusivos e intrusivos, sin que dicha división se hubiera impuesto explícitamente.

Con el fin de caracterizar cuantitativamente los clústeres obtenidos en el mejor resultado de agrupamiento (Agglomerative | JFD 2×2 | $k = 3$), se analizaron las distribuciones del diámetro y el volumen normalizados para cada grupo. La **Figura 5b** muestra dos diagramas de caja en los que se evidencia una clara separación entre clústeres. El grupo 2 presenta valores consistentemente más altos de diámetro y volumen. En cambio, el clúster 1 contiene domos de menor tamaño y menor volumen, y el clúster 0 ocupa una posición intermedia, pero con mayor dispersión interna. Esta estratificación morfométrica respalda la utilidad de los momentos ortogonales Jacobi-Fourier en la identificación de patrones de forma relacionados con la escala y la expresión geométrica de los domos.

Caracterización morfométrica de los grupos identificados

El análisis conjunto de los valores normalizados de diámetro y volumen permitió identificar patrones distintivos dentro de los clústeres resultantes del mejor agrupamiento (Agglomerative | JFD 2×2 | $k = 3$). La **Figura 5b** muestra que los grupos difieren no solo en el espacio de los descriptores JFD, sino también en variables físicas clave.

Tabla 2. Resultados de los cuatro mejores agrupamientos

ID	n_clusters (k)	Silhouette	Calinski-Harabasz	Davies-Bouldin	Método	Fuente de descriptores	$n_{max} = m_{max}$
1	3	0,4280	17,06	0,8581	Agglomerative	JFD (DEM)	2
2	3	0,4132	17,14	0,8570	K-means	JFD (DEM)	2
3	2	0,4098	23,77	0,9057	K-means	JFD (DEM)	3
4	3	0,4086	18,64	0,7750	Agglomerative	JFD (DEM)	3

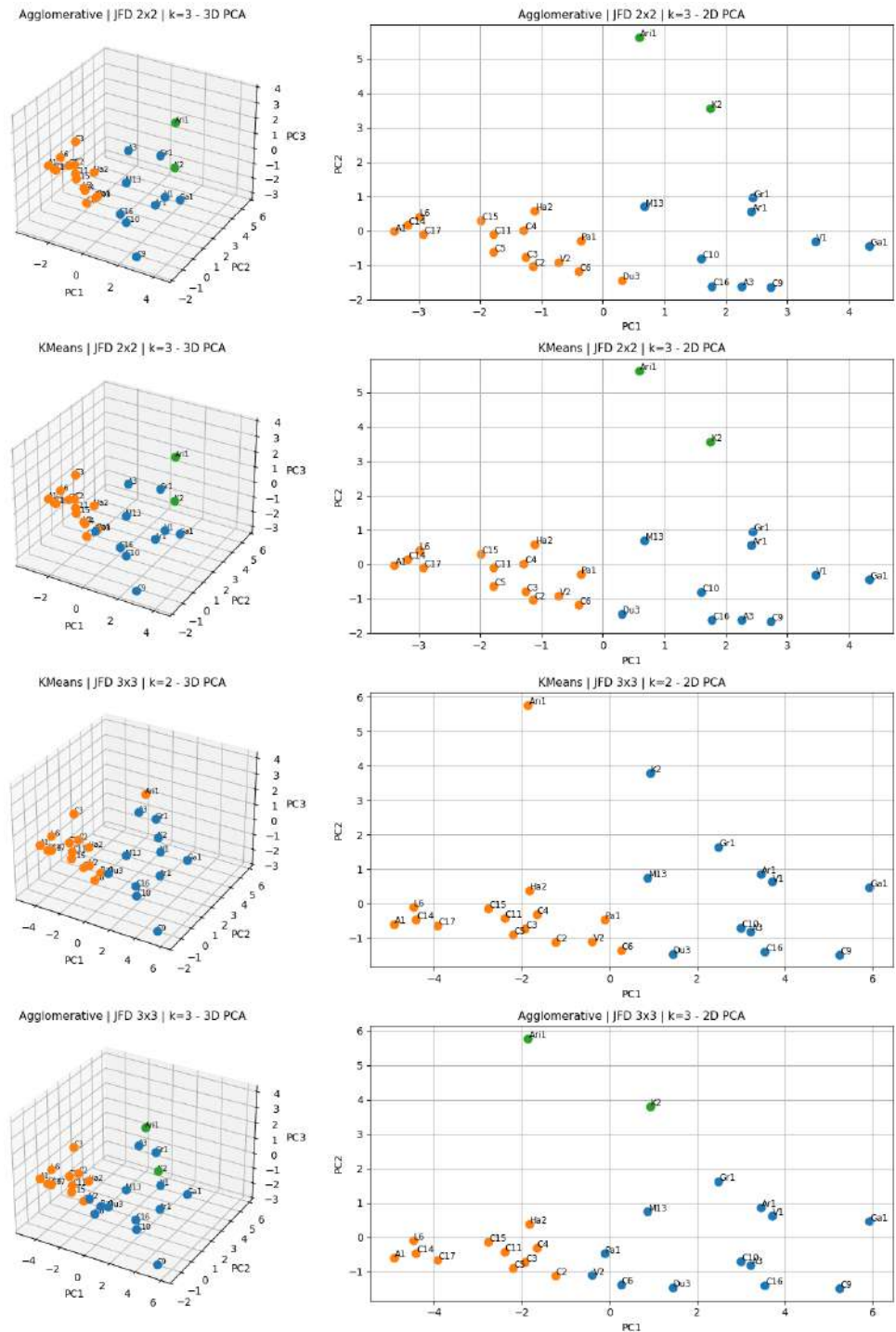


Figura 4. Resultados de los cuatro mejores agrupamientos mediante el análisis de componentes principales (PCA) de 2D y 3D. Cada panel muestra la distribución de los domos lunares en el espacio PCA coloreados según el clúster asignado por los algoritmos K-means o Agglomerative Clustering. Los colores representan agrupamientos morfológicos distintos: naranja (grupo 0), azul (grupo 1) y verde (grupo 2). Las proyecciones 2D y 3D permiten evaluar la separación geométrica entre grupos y la coherencia interna de cada agrupamiento.

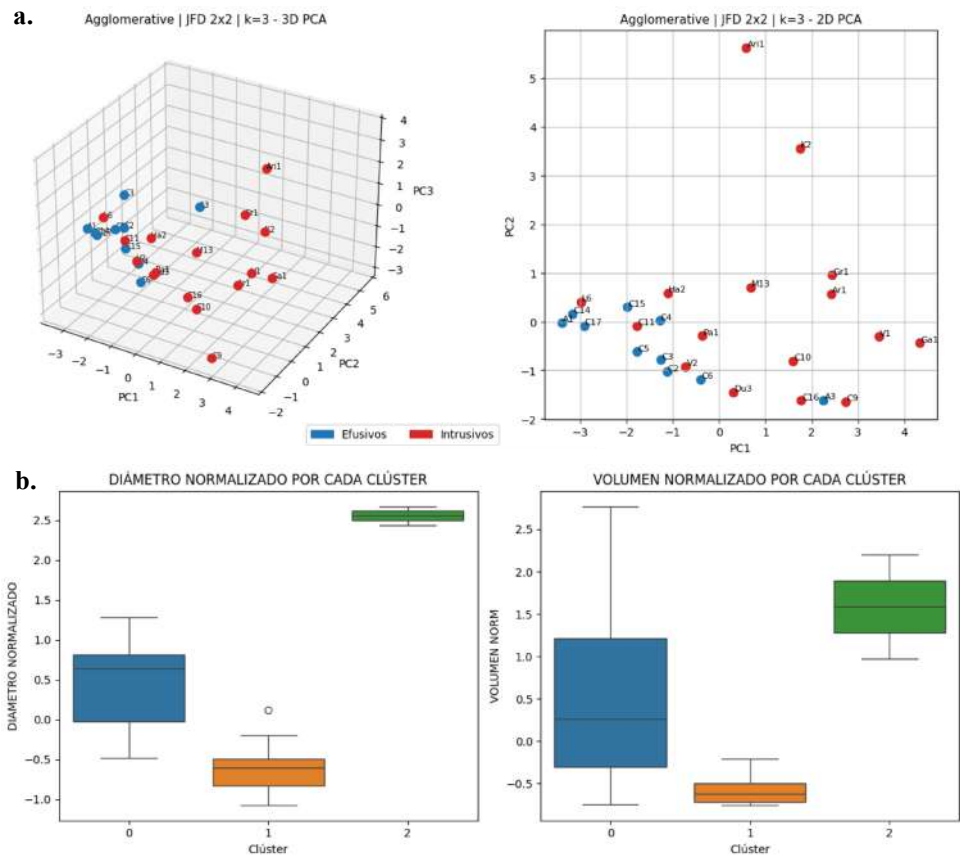


Figura 5. a. Agrupamiento Agglomerativo | JFD 2×2 | $k=3$, con etiquetas por tipo (efusivo/intrusivo). **b.** Diagramas de caja (boxplots) con las distribuciones del diámetro y el volumen normalizados para cada grupo obtenido en el mejor resultado de agrupamiento (Agglomerative | JFD 2×2 | $k=3$). Los clústeres corresponden al grupo 0 (domos intrusivos clásicos), el grupo 1 (domos efusivos compactos) y el grupo 2 (domos intrusivos masivos).

A partir de estos resultados, es posible distinguir tres agrupaciones con rasgos morfométricos diferenciados: El grupo 0, de domos intrusivos clásicos, agrupa a aquéllos como Gr1, V1, Ga1 y otros intrusivos con volumen elevado y diámetros moderados. Su morfometría es intermedia, pero con una notable dispersión interna, lo que sugiere variabilidad en los mecanismos de emplazamiento y dimensiones estructurales. El grupo 1, de domos efusivos compactos, compuesto casi exclusivamente por domos efusivos, presenta los valores más bajos de diámetro y volumen. Incluye domos como los C2, C3, C4 y C17, caracterizados por una morfología más simple, simétrica y de baja prominencia topográfica, coherente con procesos efusivos de baja tasa de efusión y menor acumulación de material. El grupo 2, de domos intrusivos masivos, contiene únicamente el Ar11 y el K2, domos de gran volumen y diámetro excepcionalmente alto, con baja variabilidad interna. Estos valores extremos indican un posible subgrupo de domos intrusivos de gran escala, cuya morfología sobresale del resto tanto en términos absolutos como normalizados.

Discusión

Utilidad de los momentos ortogonales Jacobi-Fourier

Los resultados muestran que la combinación de momentos ortogonales Jacobi-Fourier con las propiedades morfométricas permite una caracterización efectiva de los domos lunares sin recurrir a información espectral o modelos teóricos. En particular, los agrupamientos

obtenidos con configuraciones de baja dimensionalidad (JFD 2×2 y 3×3) proporcionaron una separación entre domos efusivos e intrusivos, lo que indica que los primeros momentos JFD ya capturan la información morfológica más relevante del DEM.

El mejor resultado se obtuvo al aplicar el algoritmo Agglomerative Clustering sobre descriptores JFD 2×2 con $k=3$ alcanzando un índice de Silhouette de 0,4280, un valor moderado que sugiere una cohesión interna aceptable y una separación razonable entre clústeres. El índice de Calinski-Harabasz fue de 17,06, mientras que el índice de Davies-Bouldin alcanzó 0,8581, lo cual respalda una estructura de agrupamiento útil, aunque no perfectamente definida. Si bien los valores no reflejan una segmentación completamente nítida, son coherentes con la naturaleza compleja y continua de la morfología de los domos lunares, y se destacan por estar entre los más altos de todas las configuraciones evaluadas.

El análisis de los clústeres reveló patrones morfométricos distintivos: el grupo 2 reúne domos con diámetros y volúmenes notablemente mayores, representando formas grandes y masivas típicamente intrusivas. El grupo 1 concentra domos más pequeños y compactos, en su mayoría efusivos, con volúmenes bajos y contornos más simples. El grupo 0, por su parte, representa un conjunto intermedio y más heterogéneo, también dominado por domos intrusivos, pero con variabilidad interna. Esta estratificación sugiere la existencia de subtipos geométricos que no se alinean necesariamente con la clasificación teórica recopilada por **Lena et al.** (2013), pero que reflejan propiedades morfométricas relevantes.

Comparación con clasificaciones previas

En la **Figura 5a** se observa cómo, al distinguir los domos según su carácter efusivo o intrusivo, los agrupamientos obtenidos mediante los momentos JFD discriminan bien entre ambos grupos. Específicamente los domos efusivos se concentran mayoritariamente en un único grupo, mientras que los intrusivos se distribuyen en diferentes clústeres, lo que sugiere la posible existencia de subtipos dentro de esta categoría.

Cuando se comparan estos resultados con las clases propuestas por **Lena et al.** (2013) surgen observaciones relevantes. Por ejemplo, el domo Arago β (A3), clasificado como efusivo de clase D, aparece separado del resto de domos efusivos. Según **Lena et al.** (2013), este tipo de domos posee una morfología más compleja (diámetros elevados, pendientes bajas y grandes volúmenes) debido a su posible formación multietapa.

Por otro lado, los domos intrusivos no se agrupan de manera consistente según la clasificación In1–In3 propuesta por **Wöhler & Lena** (2009) (**Tabla 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3304/5310>). Como se muestra en la **Figura 6**, al colorear los puntos según las clases propuestas por los autores, no se observa una

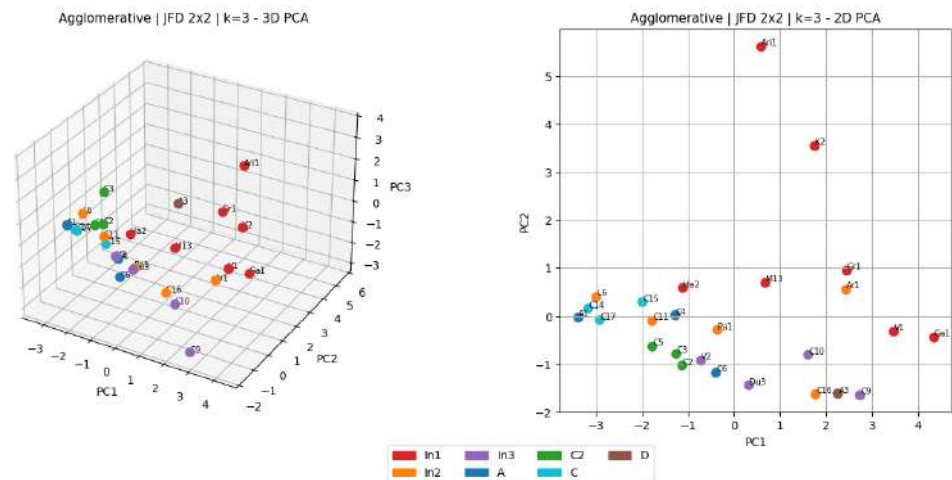


Figura 6. Agrupamiento Agglomerative | JFD 2×2 | $k=3$ etiquetado según las clases presentadas por **Lena et al.** (In1–In3, A, C, C2, D)

coincidencia directa entre los grupos del agrupamiento y las clases intrusivas In1, In2 e In3, lo que podría deberse a que la clasificación de **Wöhler & Lena** (2009) depende también de parámetros teóricos como la presión magmática o el espesor de la capa basáltica, los cuales no están incluidos explícitamente en los descriptores empleados.

Tales resultados respaldan la idea de que el agrupamiento de domos con parámetros teóricos puede no ser la mejor forma de diferenciar entre estructuras. Aun así, lo ideal sería complementar los momentos ortogonales Jacobi-Fourier con criterios adicionales sobre la naturaleza de las intrusiones, para así generar una distinción más completa.

En particular, los análisis espectrales derivados de instrumentos como el Moon Mineralogy Mapper (M³) o Clementine UVVIS permitirían evaluar si los grupos morfológicos identificados presentan diferencias en cuanto a madurez óptica, composición mineralógica o grado de alteración (**Kramer et al.**, 2011), lo cual podría reforzar la distinción entre domos efusivos y posibles intrusivos. Asimismo, los datos del radar de penetración lunar (LPR) permiten caracterizar la estratigrafía somera mediante variaciones en la permitividad dieléctrica, identificando espesores de regolito, bloques enterrados y estructuras de capas, lo que aporta claves sobre la naturaleza del magma generador y permite distinguir entre historias eruptivas o posibles procesos intrusivos (**Lai et al.**, 2017; **Lv et al.**, 2020). Por último, los modelos composicionales y térmicos basados en espectros de emisión térmica o en mapas de abundancias elementales (p. ej., CLASS o GRS) permitirían evaluar si los subgrupos morfológicos identificados corresponden a diferencias reales en el tipo de magma, contenido de volátiles o grado de cristalización (**Narendranath et al.**, 2022; **Narendranath et al.**, 2024). La convergencia entre estas líneas de evidencia fortalecería la interpretación de los clústeres y permitiría avanzar hacia una clasificación integrada.

Conclusiones

Este estudio propone una metodología de clasificación morfométrica de domos lunares basada exclusivamente en datos derivados de imágenes DEM. La aplicación de momentos ortogonales Jacobi-Fourier permitió distinguir domos efusivos e intrusivos con gran coherencia y sin recurrir a parámetros espectrales o teóricos.

El mejor agrupamiento, obtenido con Agglomerative Clustering y JFD 2×2, no solo reprodujo la separación efusivo-intrusivo, sino que determinó tres grupos con características morfométricas distintas, capturando, a la vez, particularidades morfológicas relevantes, como en el caso del domo efusivo Arago β (A3).

Lo más notable es que estos agrupamientos emergen exclusivamente a partir de propiedades geométricas derivadas del DEM, sin requerir información composicional o teórica. Esta aproximación resalta la utilidad de los momentos ortogonales de Jacobi-Fourier como descriptores morfométricos objetivos y replicables, lo que es especialmente valioso en entornos donde las mediciones espectrales son escasas o la superficie ha sido modificada por procesos posteriores como el impacto o la deposición de regolito.

Por otro lado, la clasificación intrusiva In1–In3 presentada en **Lena et al.** (2013) no fue reproducida directamente por los agrupamientos obtenidos, lo que sugiere que estos esquemas teóricos, basados en modelos físicos y parámetros inferidos, pueden no alinearse con los patrones geométricos observables en los datos de elevación. Sin embargo, los resultados sí apuntan a la posible existencia de subgrupos entre los domos intrusivos.

En su conjunto, los resultados validan el potencial de los momentos JFD como herramienta para la clasificación morfológica de domos lunares, ofreciendo una alternativa objetiva, replicable y especialmente útil en regiones con datos espectrales limitados o de baja resolución o donde se requiera la clasificación en grandes catálogos de domos volcánicos.

Información suplementaria

Ver la información suplementaria en <https://www.raccefnyn.co/index.php/raccefnyn/article/view/3304/5310>

Agradecimientos

Al profesor Luis Hernán Ochoa-Gutiérrez, tutor del curso Ciencia de Datos aplicadas en Geociencias, por su acompañamiento durante el desarrollo de este estudio, así como por su disposición constante para resolver dudas y brindar orientación oportuna.

Contribución de los autores

LJ realizó la investigación bibliográfica preliminar, procesó los datos, calculó los resultados, diseñó el código fuente, el archivo con los datos morfométricos y parte de las imágenes DEM y los mapas de aspecto, redactó la primera versión del manuscrito y efectuó las correcciones correspondientes conforme a las recomendaciones de los revisores. **JS** revisó la bibliografía recopilada, diseñó parte de las imágenes DEM y los mapas de aspecto, corrigió la primera versión del manuscrito, evaluó los resultados obtenidos y complementó la redacción del documento.

Conflicto de intereses

Ninguno de los autores presenta conflicto de intereses.

Referencias


- Cañón-Tapia, E. & Jacobo-Bojórquez, R. A.** (2022). Sub-Volcanic Structure Beneath Marius Hills, Moon, Inferred From Vent Distribution. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 127(5), e2021JE006960. <https://doi.org/10.1029/2021JE006960>
- Chen, Y., Huang, Q., Zhao, J., Hu, X.** (2021). Unsupervised Machine Learning on Domes in the Lunar Gardner Region: Implications for Dome Classification and Local Magmatic Activities on the Moon. *Remote Sensing*, 13(5), 845. <https://doi.org/10.3390/rs13050845>.
- Chuang, F. C., Richardson, M. D., Weirich, J. R., Sickafoose, A. A., Domingue, D. L.** (2022). Mapping lunar swirls with machine learning: The application of unsupervised and supervised image classification algorithms in Reiner Gamma and Mare Ingenii. *The Planetary Science Journal*, 3(10), 231. <https://doi.org/10.3847/PSJ/ac8f43>
- GLR Group.** (2011). *Lunar Dome Catalog (CLDC)*. <http://digilander.libero.it/qlrgroup/cldc.htm>
- Ikotun, A.M., Habyarimana, F., Ezugwu, A. E.** (2025). Benchmarking validity indices for evolutionary K-means clustering performance. *Scientific Reports*, 15, 21842. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-08473-6>
- Jackson, P.A., Wilson, L., Head, J.W.** (1997). *The use of magnetic signatures in identifying shallow intrusions on the moon*. Proceedings of 28th Lunar and Planetary Science Conference, abstract #1429.
- Kapral, C. & Garfinkle, R.** (2005). *GLR Lunar Dome Catalog*. <http://digilander.libero.it/qlrgroup/kapralcatalog.pdf>
- Karthikeyan, B., George, D. J., Manikandan, G., Thomas, T.** (2020). A comparative study on K-means clustering and agglomerative hierarchical clustering. *International Journal of Emerging Trends in Engineering Research*, 8(5), 2199-2204. <https://doi.org/10.30534/ijeter/2020/20852020>
- Kerr, A. D. & Pollard, D. D.** (1998). Toward more realistic formulations for the analysis of laccoliths. *Journal of Structural Geology*, 20(12), 1783-1793. [https://doi.org/10.1016/S0191-8141\(98\)00071-6](https://doi.org/10.1016/S0191-8141(98)00071-6)
- Kramer, G. Y., Besse, S., Dhingra, D., Nettles, J., Klima, R., Garrick-Bethell, I., Clark, R. N., Combe, J., Head, J. W., III, Taylor, L. A., Pieters, C. M., Boardman, J., McCord, T. B.** (2011). M3 spectral analysis of lunar swirls and the link between optical maturation and surface hydroxyl formation at magnetic anomalies. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 116(E9). Portico. <https://doi.org/10.1029/2010je003729>
- Lai, J., Xu, Y., Zhang, X., Tang, Z.** (2017). Lunar regolith stratigraphy analysis based on the simulation of lunar penetrating radar signals. *Advances in Space Research*, 60(9), 2099-2107. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2017.07.032>
- Lemus, E.** (2023). Análisis de Clúster. RPubS. https://rpubs.com/Elias_Lemus/1135672
- Lena, R., Wöhler, C., Phillips, J., Chiocchetta, M. T., Pareti, G.** (2013). *Lunar domes: Properties and formation processes*. Springer-Verlag Italia. <https://doi.org/10.1007/978-88-470-2637-7>

- Lena, R. & Phillips, J.** (2012). *Lunar Domes in Cauchy Region: Morphometry and Mode of Emplacement*. 43rd Lunar and Planetary Science Conference. <https://www.lpi.usra.edu/meetings/lpsc2012/pdf/1005.pdf>
- Lena, R. & Wöhler, C.** (2008). *Consolidated lunar dome catalogue*. <http://digilander.libero.it/qlrgroup/consolidatedlunardomecatalogue.htm>.
- LOLA Team & Kaguya Team.** (2015, febrero 4). *Moon LRO LOLA – SELENE Kaguya TC DEM Merge 60N60S 59 m*. USGS Astrogeology Science Center. https://astrogeology.usgs.gov/search/map/moon_lro_lola_selene_kaguya_tc_dem_merge_60n60s_59m
- Lv, W., Li, C., Song, H., Zhang, J., Lin, Y.** (2020). Comparative analysis of reflection characteristics of lunar penetrating radar data using numerical simulations. *Icarus*, 350, 113896. <https://doi.org/10.1016/j.icarus.2020.113896>
- Narendranath, S., Pillai, N. S., Tadepalli, S. P., Sarantos, M., Vadodariya, K., Sarwade, A., Radhakrishna, V., Tyagi, A.** (2022). Sodium Distribution on the Moon. *The Astrophysical Journal Letters*, 937(2), L23. <https://doi.org/10.3847/2041-8213/ac905a>
- Narendranath, S., Pillai, N. S., Bhatt, M., Vadodariya, K., Vatedka, R., Tadepalli, S. P., Sarwade, A., Tyagi, A., Sharan, V.** (2024). Lunar elemental abundances as derived from Chandrayaan-2. *Icarus*, 410, 115898. <https://doi.org/10.1016/j.icarus.2023.115898>
- Schofield, N., Stevenson, C., Mark, N., Holford, S.** (2021). Igneous intrusions: Sills, dykes and plutons. En *Encyclopedia of geology* (pp. 313-329). Elsevier. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780081029084001120>
- Suarez-Valencia, J. E.** (2025). *Characterization of geological settings related to intrusive magmatism on the Moon and Mars* [Tesis doctoral, Constructor University]. IRC-Library OPUS. <http://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:gbv:579-opus-1012815>
- Suarez-Valencia, J. E. & Rossi, A.** (2023). *Reviewing the morphometric parameters of lunar intrusive domes using LROC and Kaguya data* [Póster de conferencia]. European Lunar Symposium, Bremen, Germany.
- Tian, J. N., Yang, H. F., Cai, J. H., Yang, Y., Li, X., Yi, Z., Wang, L.** (2025). Progress in clustering algorithms for astronomical spectra over a decade. *Astronomical Techniques and Instruments*. <https://doi.org/10.61977/ati2025030>
- Toxqui-Quitl, C.** (2010). *Clasificación de objetos en movimiento usando momentos de Jacobi-Fourier y la MTF del sistema óptico digital* [Tesis doctoral, Instituto Nacional de Astrofísica, Óptica y Electrónica (INAOE)]. INAOE Repositorio. <https://inaoe.repositorioinstitucional.mx/handle/1009/608>
- Wilson, L. & Head J.W.** (1992). *Magma reservoirs and neutral buoyancy zones on Venus: implications for the formation and evolution of volcanic landforms*. Proceedings of 23rd Lunar and Planetary Science Conference, 1533-1534.
- Wilson, L. & Head, J.W.** (1996). *Lunar linear rilles as surface manifestations of dikes: theoretical considerations*. Proceedings of 27th Lunar Planet Science Conference, abstract #1445.
- Wilson, L. & Head, J.W.** (2003). Lunar Gruithuisen and Mairan domes: rheology and mode of emplacement. *J. Geophys. Res.* 108(E2), 5012-5018.
- Wöhler, C. & Lena R.** (2009). Lunar intrusive domes: morphometric analysis and laccolith modelling. *Icarus*. 204(2), 381-398. <https://doi.org/10.1016/j.icarus.2009.07.031>
- Wu, T., Li, C., Zhao, X.** (2018). Extraction of lunar domes from Chang'E-2 data with new method. *ResearchGate*. <https://www.researchgate.net/publication/328708408>

Artículo original

Diversidad sísmica de profundidad intermedia: Colombia, un laboratorio natural

Intermediate-depth earthquake diversity: Colombia, a natural laboratory

 Germán A. Prieto

Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Artículo de posesión como Miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Resumen

Los terremotos profundos (70-700 km) se presentan en unas condiciones de presión y temperatura que, en teoría, no deberían permitir una fractura frágil, sin embargo, son comunes a lo largo de zonas de subducción. Aún no existe consenso sobre el mecanismo que los causa, cuestión que continúa siendo uno de los desafíos de la sismología. Aquí presento una revisión de la actividad sísmica y la relocalización de terremotos de profundidad intermedia (TPI; 70-300 km) en Colombia a partir de registros de la red sismológica nacional del Servicio Geológico Colombiano. Los TPI se encuentran a lo largo de dos segmentos, uno al sur (segmento Cauca) y otro al norte (segmento Bucaramanga), separados por aproximadamente 250 km en dirección este-oeste (E-W). En el segmento sur sobresale la presencia de terremotos dentro de la cuña del manto, inusuales a nivel mundial y solo reportados en tres o cuatro zonas de subducción, incluida Colombia. En el segmento norte, los TPI se encuentran fuertemente concentrados en cúmulos separados por regiones con muy poca actividad sísmica, entre los cuales se encuentran el nido de Bucaramanga y el cúmulo de Cucunubá. En este último se ha reportado evidencia de terremotos anti-repetitivos, los cuales solo se habían observado en el nido de Bucaramanga, o en relación con intrusiones de magma. Tales características hacen de Colombia un laboratorio natural ideal para estudiar los TPI.

Palabras clave: Terremotos; Profundidad intermedia; Subducción; Colombia.

Abstract

Deep earthquakes (70-700 km) occur at pressure and temperature conditions that, in theory, should not allow for brittle failure. However, these earthquakes are commonly observed along subduction zones, and there is no consensus on the mechanism that generates them, which is still an open question in seismology. Here, I review the seismic activity and relocation of intermediate-depth earthquakes (IDE, 70-300 km) in Colombia using waveform data from the Servicio Geológico Colombiano. IDEs are found along two segments separated by about 250 km in the EW direction. In the south segment (the Cauca seismic cluster), I highlight the occurrence of unusual earthquakes in the mantle wedge, which have only been reported in three or four subduction zones, including Colombia. In the north segment (the Bucaramanga seismic nest), IDEs are clustered, separated by regions with little or no seismicity. The Bucaramanga nest (BN) and the Cucunubá cluster are just two examples. In the latter, anti-repeating earthquakes, a type of event only reported in the BN, or associated with magma intrusions, have occurred. Based on these and many other examples, Colombia can be considered an ideal natural laboratory for studying IDEs.

Keywords: Earthquakes; Intermediate-depth; Subduction, Colombia.

Citación: Prieto GA. Diversidad sísmica de profundidad intermedia: Colombia, un laboratorio natural. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 50(195):526-539, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3274>

Editor: Horacio Torres Sánchez

Correspondencia:

Germán A. Prieto;
gaprieto@unal.edu.co

Recibido: 12 de agosto de 2025

Aceptado: 4 de febrero de 2026

Publicado en línea: 20 de marzo de 2026



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

Introducción

La mayoría de los terremotos a nivel global se concentran en los límites de placas tectónicas. En los límites convergentes –donde una placa litosférica se hunde por debajo de otra en un proceso llamado subducción– se observan terremotos profundos, aquellos que ocurren a más de 70 km por debajo de la superficie y que se clasifican en dos grupos: terremotos de profundidad intermedia (TPI), que ocurren entre los 70 y 300 km de profundidad, y terremotos profundos (TP), que pueden alcanzar los 700 km (Frohlich, 2006). La **Figura 1** muestra un mapa global con los terremotos de magnitud mayor a 2,5 ($M > 2,5$) registrados desde el 2020 hasta el presente. Como puede observarse, la mayoría de los terremotos son superficiales, en tanto que los TPI y TP están ubicados casi exclusivamente en zonas de subducción. Aunque puede haber terremotos de profundidad intermedia en otros ambientes tectónicos (Prieto *et al.*, 2017; Chen & Molnar, 1983; Frohlich & Nakamura, 2009), estos son poco frecuentes.

Pero, ¿por qué son relevantes los terremotos profundos? En condiciones normales no esperaríamos terremotos a profundidades mayores a los 50 a 70 km, ya que el aumento de la temperatura y la presión hacen que la deformación de las rocas no sea de tipo frágil sino plástica, mediante flujo viscoso (Frohlich, 2006; Zhan, 2020). Sin embargo, como se observa en la **Figura 1**, aunque la cantidad de terremotos a profundidades mayores de 70 km disminuye considerablemente, no desaparece del todo. Esto indica que es posible que ocurra ruptura frágil incluso en zonas del manto superior donde las condiciones favorecen la deformación dúctil (Green & Houston, 1995; Frohlich, 2006; Zhan, 2020).

Para que pueda presentarse una ruptura frágil a esas profundidades, deben concentrarse niveles excepcionalmente altos de esfuerzo, capaces de superar la resistencia del material y permitir la localización de la ruptura dentro de un entorno mayoritariamente dúctil (Rodkin, 2022). A pesar de estas diferencias, las características sísmicas de tales eventos son muy similares a las de los terremotos superficiales: presentan mecanismos focales de doble cupla (*double-couple*) y distribuciones Gutenberg-Richter similares (Frohlich, 1989; Prieto *et al.*, 2012).

En diversos estudios se han planteado diferentes mecanismos para explicar la presencia de los TPI y los TP, pero aún no se ha determinado un modelo único que logre explicar de manera satisfactoria todas las observaciones disponibles (Zhan, 2020; Jia *et al.*, 2024). Uno de los mecanismos más aceptados se relaciona con los procesos metamórficos que experimentan las rocas dentro de la placa en subducción (Abers *et al.*, 2013). En el caso específico de los TPI que son el foco de este trabajo, se ha propuesto que la deshidratación

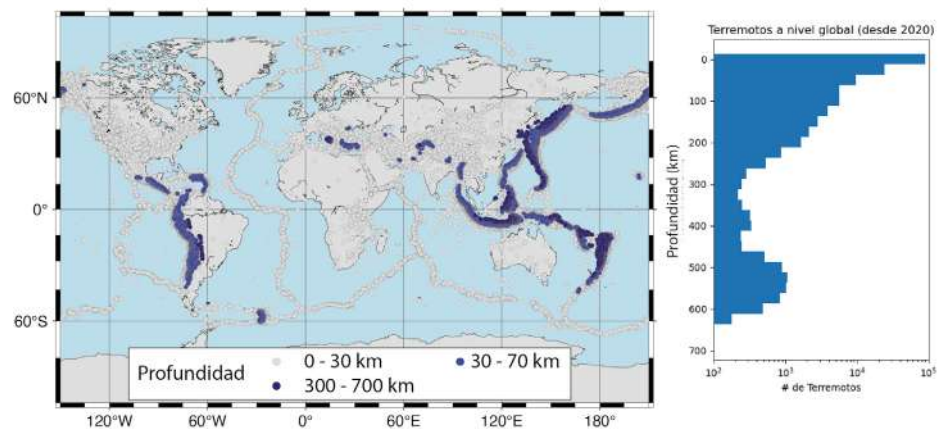


Figura 1. Mapa global de terremotos de $M > 2,5$ según el catálogo del USGS (última revisión, junio 24 de 2025). Los colores corresponden a su profundidad. Panel derecho: histograma de terremotos en función de la profundidad. Nótese que la mayoría de terremotos es superficial, lo que disminuye rápidamente hasta los 300 km de profundidad y aumenta entre los 500 y los 600 km (terremotos profundos).

de minerales en las rocas ultramáficas genera cambios de volumen y redistribuciones de esfuerzo en el medio viscoelástico, lo que puede llevar a la nucleación de terremotos (McGuire *et al.*, 1997; Ferrand *et al.*, 2017; Zhan, 2020). En el caso de los TP, se plantea que los sismos están asociados a transformaciones de fase del mineral olivino, particularmente la zona de transición del manto (Kirby, 1987; Green & Houston, 1995; Schubnel *et al.*, 2013).

Otro mecanismo alternativo propone que a lo largo de zonas de cizalla mecánicamente débiles, como fallas preexistentes, pueden concentrarse esfuerzos lo suficientemente altos como para provocar una ruptura sísmica. En este escenario, la deformación localizada genera un aumento de temperatura, lo que debilita aún más la zona de cizalla, favoreciendo más deformación y mayor calentamiento en un proceso de retroalimentación positiva conocido como fuga de cizallamiento térmico (*thermal shear runaway*) (Ogawa, 1987; Kelemen & Hirth, 2007; John *et al.*, 2009).

Para distinguir estos mecanismos y comprender mejor los procesos responsables de los TPI, es indispensable caracterizar con precisión las fuentes sísmicas. Se plantea aquí que Colombia ocupa una posición geográfica privilegiada para el estudio de los TPI. En este sentido, primero se presentará una visión general de la actividad sísmica intermedia en el noroeste de Suramérica, para después destacar las dos principales regiones de sismicidad intermedia en Colombia. Por último, se analizará en detalle una región de particular interés, conocida como el cúmulo de Cucunubá (Castillo *et al.*, 2024), donde se observa una actividad sísmica intensa y propiedades de fuente que merecen atención especial.

Sismicidad de profundidad intermedia en Colombia

La historia tectónica del noroccidente (NW) de Suramérica es bastante compleja (Vargas & Mann, 2013; Syracuse *et al.*, 2016; Kellogg *et al.*, 2019; Montes *et al.*, 2019) y excede el alcance de este trabajo, pero podemos resaltar la interacción de tres placas tectónicas, la placa Nazca, la placa Suramericana y la placa Caribe. Aún no hay un único modelo para la geometría y la ubicación de las placas tectónicas en profundidad y su historia tectónica (Wagner *et al.*, 2017; Vargas, 2019; Sun *et al.*, 2022; Bishop *et al.*, 2025), seguramente debido a que las tomografías sísmicas no tienen la resolución necesaria.

La **Figura 2** muestra la sismicidad en el NW de Suramérica a partir de la relocalización de más de 80.000 terremotos registrados por el Servicio Geológico Colombiano entre 2018 y 2024. Para la relocalización se utilizó el algoritmo de doble diferencia (Waldhauser & Ellsworth, 2000) según se detalla en el estudio de Wagner *et al.* (en prensa). El mapa muestra la sismicidad de profundidad intermedia (colores verdes) en dos regiones separadas, un segmento sur (segmento Cauca) y un segmento norte (segmento Bucaramanga). La separación de estos dos segmentos tiene un desplazamiento lateral de alrededor de 250 km a una latitud de 5,5° N, que algunos autores llaman *Caldas Tear* y que se interpreta como una ruptura litosférica de la placa Nazca (Vargas & Mann, 2013; Wagner *et al.*, 2017), mientras que otros interpretan el segmento Bucaramanga como la extensión hacia el sur de la placa Caribe (Cornthwaite *et al.*, 2021; Sun *et al.*, 2022).

En el NW de Suramérica no hay, por lo menos en el registro reciente, terremotos de profundidades mayores a los 300 km, aunque sí hay registros en el pasado de terremotos muy profundos en la parte sur, cerca de Perú (Mendigüen & Aki, 1978). En la **Figura 2** también se ve un gran número de terremotos entre los 100 y los 180 km de profundidad, lo que constituye un histograma bimodal distinto al global (**Figura 1**). Este aumento en el número de terremotos puede explicarse por la presencia de un cúmulo de sismicidad enigmático que se conoce como el nido de Bucaramanga (Prieto *et al.*, 2012), el cual representa casi el 40 % de la sismicidad en el NW de Suramérica. Pero, incluso sin tener en cuenta la actividad sísmica del nido de Bucaramanga, se nota un aumento en la sismicidad para profundidades intermedias, entre los 80 y los 150 km, es decir que la sismicidad a profundidades intermedias es significativa.

El gran número de TPI en el territorio, el registro muy completo a lo largo de varios años y la existencia de una red de banda ancha de alta calidad representan una oportunidad para estudiar la física de los terremotos. En este sentido, más adelante se incluyen algunas observaciones interesantes sobre los TPI en Colombia.

Segmento sur: Sismicidad en la cuña del manto

Como se observa en la **Figura 2**, la sismicidad de los TPI en la región de estudio puede dividirse en dos segmentos. En el segmento sur (**Figura 3**), la sismicidad de los TPI se distribuye de manera relativamente continua, aunque presenta una concentración notable en el norte conocida como el cúmulo del Cauca (**Cortés & Angelier, 2005; Vargas & Mann, 2013; Chang et al., 2017**), que agrupa cerca del 80 % de los eventos en este sector.

En la **Figura 3** puede verse la distribución espacial de la sismicidad en planta y en cuatro perfiles verticales. En estos perfiles se identifica claramente la zona de Wadati-Benioff, la cual corresponde a la sismicidad generada dentro de la placa que se está subduciendo, pero también se observan sismos por encima de esta placa, dentro de la cuña del manto superior. Este tipo de terremotos, conocidos como terremotos en la cuña del manto, se han observado en otras zonas de subducción en Izu-Bonin (**Špičák, 2009**), Nueva Zelanda (**Davey & Ristau, 2011**), Grecia (**Halpaap et al., 2019**), Marianas (**White et al., 2019**), y también en Colombia (**Chang et al., 2017, 2019**).

En algunos casos estos sismos en la cuña del manto ocurren de manera esporádica y por cortos periodos (**White et al., 2019**), sin embargo, en el cúmulo del Cauca la sismicidad es persistente. En otras regiones estos eventos se asocian a zonas relativamente frías de la cuña del manto (**Halpaap et al., 2019**), mientras que en Colombia ocurren a profundidades de hasta 120 km, donde los modelos térmicos de subducción (**Syracuse et al., 2010**) predicen temperaturas superiores a los 1000 °C., por lo que el mecanismo que los genera continúa siendo objeto de debate.

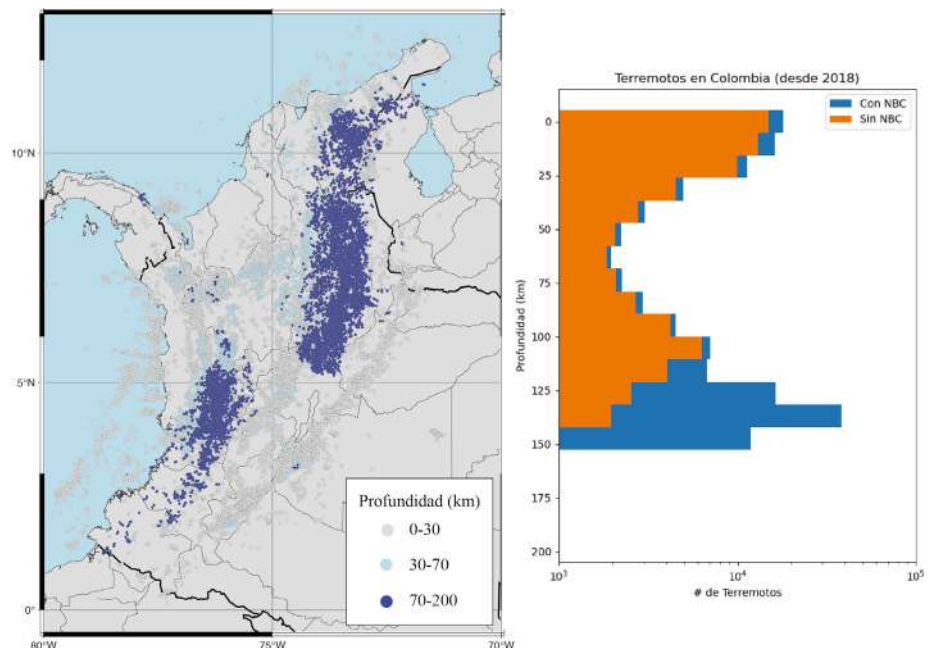


Figura 2. Mapa regional de terremotos de M>1,0 relocados de acuerdo con el catálogo del Servicio Geológico Colombiano (periodo 2018-2024). Los colores corresponden a su profundidad. Panel derecho: histograma de terremotos en función de la profundidad incluyendo y sin incluir el Nido de Bucaramanga (NBC). En este caso, Colombia no presenta (o son muy inusuales) terremotos profundos (>200 km). La mayoría de los terremotos son de profundidad intermedia, y su número es considerable incluso sin contar con los terremotos alrededor del nido de Bucaramanga (sin NBC).

La interpretación de dichos sismos ha variado. **Chang et al.** (2017; 2019), así como **White et al.** (2019), proponen que estos eventos están relacionados con la migración de fluidos a través de la cuña del manto, donde el ascenso rápido de material podría inducir hidrofracturamiento (**Davies**, 1999). Con base en datos de relocalización de terremotos como los presentados en la **Figura 3**, recientemente **Bishop et al.** (2025) han planteado que un remanente de la subducción de la placa Caribe estaría encima de la subducción de la placa Nazca. Esta configuración permitiría que se presentaran sismos a lo largo de ambas placas, como se observa en la **Figura 3D**, donde se observan dos bandas paralelas de sismicidad que sugieren la presencia de dos zonas de subducción. Aunque se requieren imágenes tomográficas que ayuden a determinar la presencia de dos placas, **Bishop et al.**

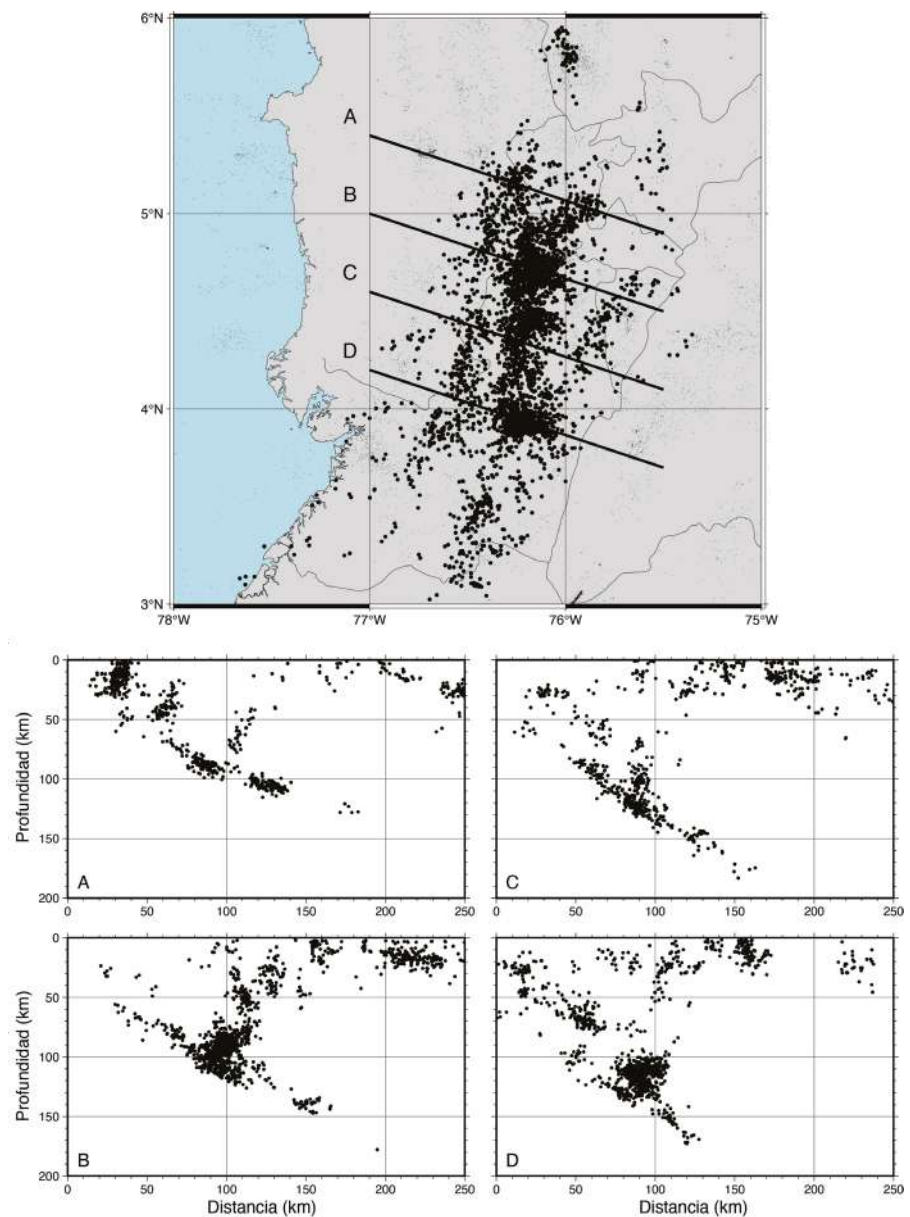


Figura 3. Mapa regional de sismicidad asociada con la subducción en la zona sur. Perfiles de terremotos de $M > 1,0$ relocalizados (paneles A, B, C, D) de acuerdo con el mapa de la izquierda. Nótese cómo la sismicidad muestra la placa subduciéndose y, sin embargo, se notan terremotos por encima de la placa, que en la literatura se conocen como terremotos de cuña del manto.

(2025) argumentan que los procesos de deshidratación asociados a sismos en la placa Nazca (placa inferior) liberan fluidos que generan sismicidad a lo largo de la placa Caribe (placa superior) y en la cuña del manto, la cual puede estar relativamente fría por la presencia de las dos placas. Alternativamente, este patrón podría asociarse a una zona de subducción doble (*double seismic zone*, DBZ) (Flórez & Prieto, 2019), pero la edad de la placa Nazca en esta región supondría una separación entre las dos zonas sísmicas inusualmente grande, lo que apoya la propuesta de dos placas distintas.

Los sismos del cúmulo del Cauca son inusuales, ya que ocurren en un contexto tectónico complejo y plantean una importante pregunta científica cuya respuesta requiere observaciones adicionales más detalladas, que podrían lograrse con despliegues sísmicos densos, como el proyecto MUSICA (Monsalve *et al.*, 2024).

Segmento norte: cúmulos de sismicidad persistentes

El segmento norte de TPI (Figura 2) corresponde a una zona de Wadati-Benioff alejada de la costa, donde se inicia la subducción. En esta región la actividad de arco volcánico no es evidente, aunque hay evidencia de anomalías térmicas (Pardo *et al.*, 2005). En algunos estudios se ha asociado este segmento a la subducción plana de la placa Nazca (Vargas & Mann, 2013; Wagner *et al.*, 2017), en tanto que en estudios de tomografía sísmica se sugiere que la placa Caribe, que subduce más al norte, podría extenderse hacia el sur (Cornthwaite, 2021; Sun *et al.*, 2022). Aunque la red sismológica y el despliegue de redes temporales han mejorado, la delimitación de las placas involucradas sigue sin resolverse. En este estudio se analiza la sismicidad de este segmento sin asumir *a priori* su asignación a una placa específica.

En la Figura 4 se presenta la distribución de los TPI en el segmento Bucaramanga y en cuatro perfiles. En todos los perfiles se observa una clara zona de Wadati-Benioff, pero, a diferencia del segmento sur, no se registra sismicidad en la cuña del manto. El rasgo más destacado es el nido de Bucaramanga (Figura 4, perfil B) (Prieto *et al.*, 2012), un cúmulo sísmico extremadamente denso, con aproximadamente 60.000 terremotos durante el periodo analizado, según el catálogo del SGC. Este nido se encuentra espacialmente separado del resto de la sismicidad regional. Aunque ha sido ampliamente estudiado (Frohlich *et al.*, 1995; Zarifi *et al.*, 2007; Prieto *et al.*, 2013; Poli *et al.*, 2016; Pérez-Forero *et al.*, 2023), aquí nos enfocamos en otros rasgos relevantes de este segmento.

En la Figura 4 se aprecia que la sismicidad relocalizada está distribuida en cúmulos discretos más que en un patrón continuo. Por ejemplo, en el perfil C, la zona de Wadati-Benioff presenta un cambio de ángulo de subducción a ~150 km de profundidad. En el perfil D, aunque la zona de Wadati-Benioff es evidente, los terremotos se agrupan en cúmulos sísmicos densos separados por zonas con poca o ninguna actividad. Esta aglomeración, ausente en el segmento sur, sugiere que los factores que generan los TPI también están espacialmente concentrados, lo que podría deberse a la concentración de esfuerzos en la placa tectónica al cambiar de ángulo de subducción (Vergara *et al.*, enviado para publicación, 2025), o a variaciones composicionales que generan variaciones en los procesos de deshidratación. Uno de los cúmulos (o conjunto de cúmulos) interesante es el que se muestra en la Figura 4, perfil D, conocido como cúmulo de Cucunubá (Castillo *et al.*, 2024).

El cúmulo de Cucunubá

Según la literatura consultada, el cúmulo de Cucunubá (CC) fue nombrado por primera vez por Castillo *et al.* (2024). Aquí se le define como un cúmulo, ya que la definición de nido sísmico requeriría un análisis más cuidadoso (Prieto *et al.*, 2012; Wagner & Okal, 2019). En las Figuras 4 y 5 se observa una zona con un número elevado de TPI a lo largo de la zona de Wadati-Benioff, pero con tres cúmulos de sismicidad separados por regiones sin registro de TPI (Castillo *et al.*, 2024; Aguilar *et al.*, 2025). El conjunto de los tres cúmulos (C1, C2, C3) constituye el cúmulo de Cucunubá, el cual tuvo cerca de 2000 terremotos en el C1, 500 en el C2 y 120 en el C3 durante el periodo de estudio, lo que quiere decir que el cúmulo de Cucunubá fue la segunda región con mayor actividad de TPI permanente después del nido de Bucaramanga (Prieto *et al.*, 2012).

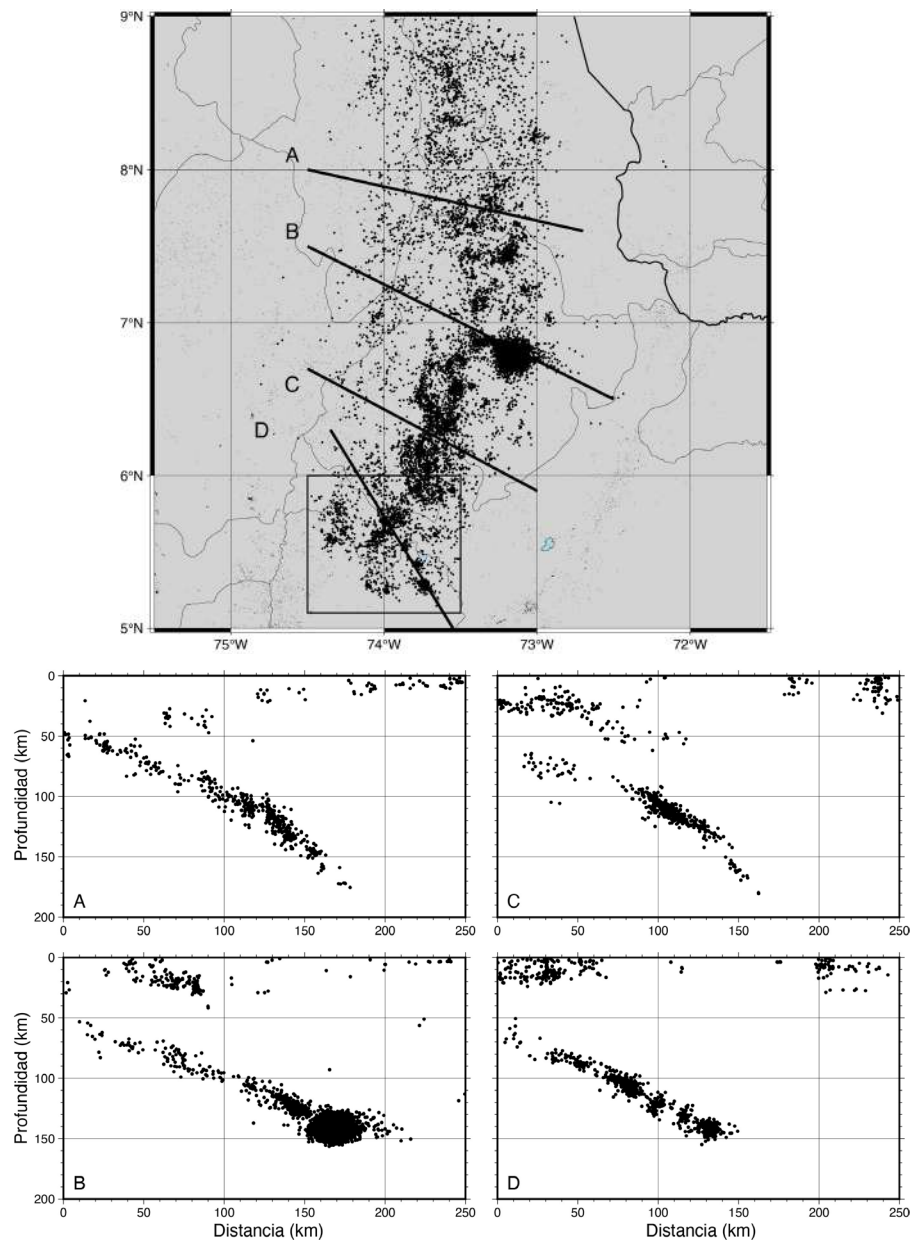


Figura 4. Mapa regional de sismicidad asociada a subducción en la zona norte (similar a la Figura 3). Perfiles de terremotos de $M > 1,0$ relocalizados (paneles A, B, C, D) de acuerdo con el mapa de la izquierda. Nótese la sismicidad de los cúmulos, con un gran número de terremotos separados por zonas sin sismicidad. La zona marcada con el cajón en el mapa de la izquierda muestra el cúmulo de Cucunubá (Castillo *et al.*, 2024).

El segundo aspecto sobresaliente del CC es su ubicación, pues representa el límite sur de la sismicidad en el segmento Bucaramanga (Figura 1), lo que plantea varias preguntas interesantes sobre él: 1) ¿Qué aspectos de la geometría de la placa genera el cúmulo y sus subcúmulos? 2) ¿La ausencia de continuidad en la sismicidad es evidencia de la terminación de una placa tectónica, o simplemente de que la sismicidad no continúa porque las condiciones para generar los TPI están ausentes? 3) ¿Por qué hay tres cúmulos y no un único gran cúmulo como ocurre en el nido de Bucaramanga? Aquí no se intentó resolver dichas preguntas, pero sí mostrar algunas características de la sismicidad en el CC.

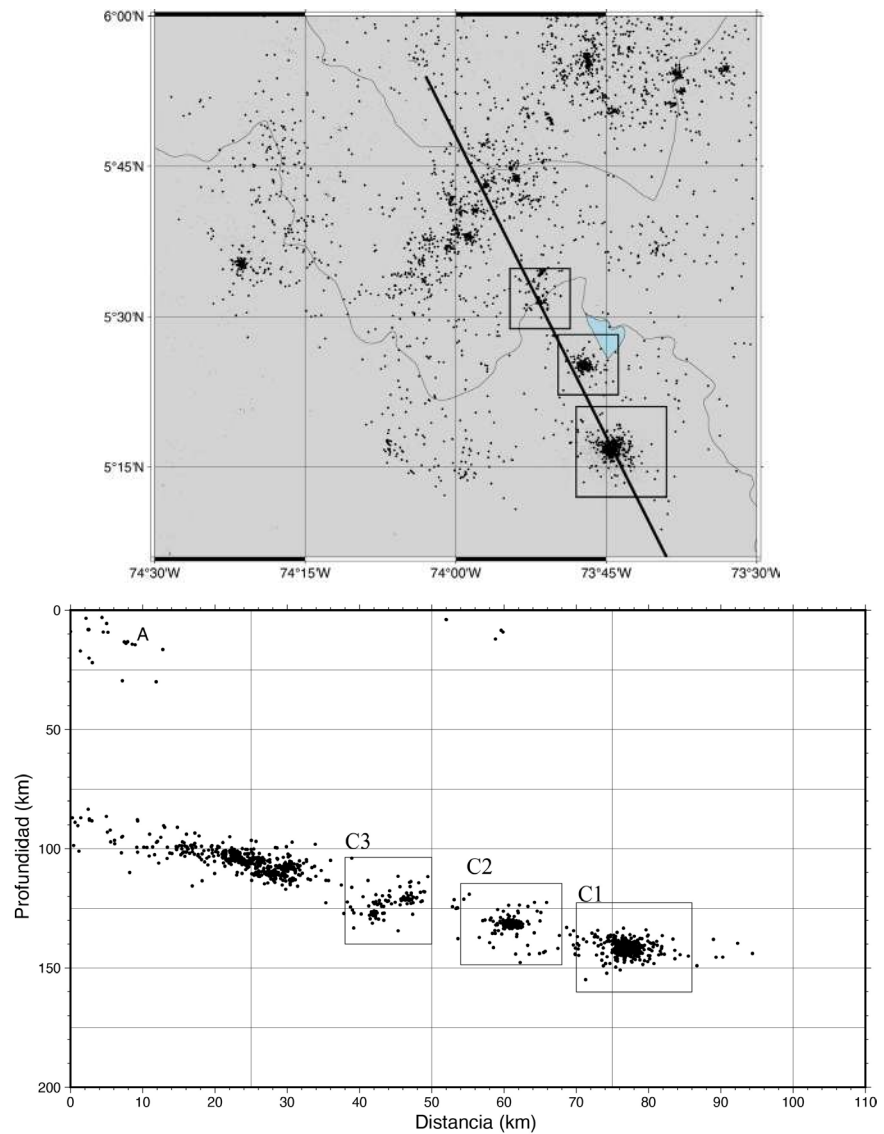


Figura 5. Mapa de sismicidad en la zona del cúmulo de Cucunubá y perfil que muestra la separación de tres cúmulos. El cúmulo 1 es de mayor número de terremotos.

Relación magnitud-frecuencia

La relación entre la magnitud de los terremotos y su frecuencia es una herramienta muy utilizada en sismología (Mogi, 1962; Wiemer & Benoit, 1996; Wiemer & Wyss, 2000). Se la conoce como la ley de Gutenberg-Richter (GR), la cual postula que la sismicidad sigue la distribución $\log_{10} N = a - bM$, donde N es el número de terremotos con magnitud $\geq M$, a representa la productividad y b (o valor- b) el aumento del número de terremotos pequeños con respecto a los grandes en una zona (Shearer *et al.*, 2006). En muchas regiones el valor- b para sismicidad somera es cercano a $b=1,0$, pero puede variar, lo que se ha interpretado como resultado de variaciones en los esfuerzos (Scholz, 1968; Schorlemmer *et al.*, 2005), la profundidad (Mori & Abercrombie, 1997), el mecanismo focal (Brune & Thatcher, 2002) e, incluso, el contenido de fluidos (Flórez & Prieto, 2019).

La Figura 6 muestra la relación de GR para los tres cúmulos del CC. Los valores- b de todos ellos son significativamente mayores a 1,0, lo que de alguna manera sugiere que las condiciones son diferentes a las de los terremotos superficiales. Un valor- b mayor significa

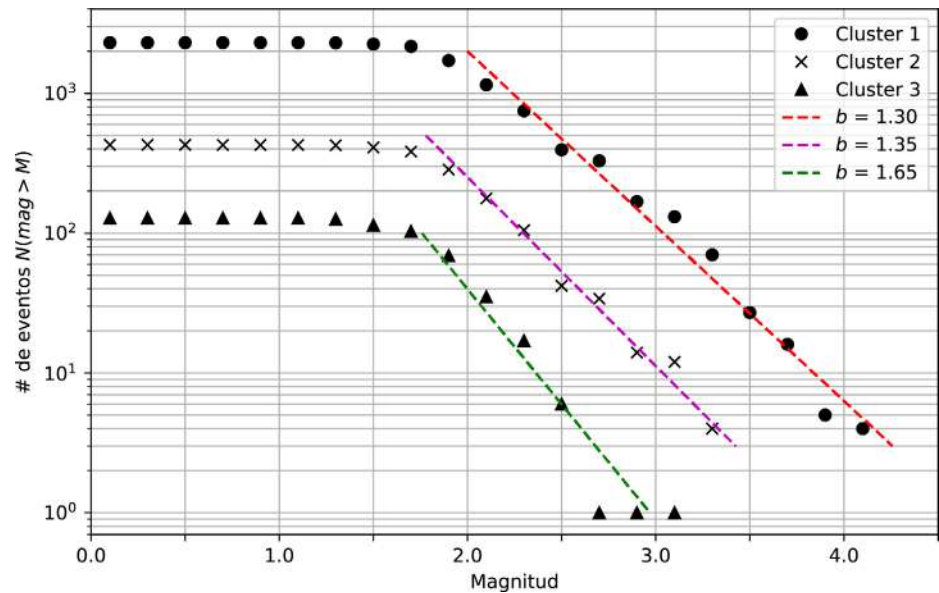


Figura 6. Relación de Gutenberg-Richter para el cúmulo de Cucunubá. El cúmulo se divide en tres agrupaciones (ver en la Figura 5). Esta relación muestra el número de terremotos con magnitud mayor a la magnitud en el eje x. Las líneas de colores corresponden a las pequeñas variaciones entre los tres cúmulos. Se evidencia, asimismo, que el cúmulo 1 registra alrededor de 2000 terremotos, mientras que el cúmulo 3 tiene alrededor de 100.

que hay una mayor productividad de terremotos pequeños que de grandes, lo cual se puede deber a heterogeneidades en la zona o a la presencia de fluidos (Flórez & Prieto, 2019; Kita & Ferrand, 2018). La variación del valor- b entre los cúmulos (1,30, 1,35, 1,65) es menos confiable, ya que el número total de terremotos de los cúmulos menos productivos es muy bajo y hace que la incertidumbre de b sea mayor. De cualquier forma, la figura también muestra que en el CC hay registro de TPI de magnitud mayor a 4,0; al considerar un valor- b de 1,35 y extrapolar la línea roja, se podría esperar un terremoto de $M>5,0$ en un periodo de aproximadamente 20 años.

Terremotos repetitivos y anti-repetitivos

Los terremotos repetitivos son aquellos que generan una ruptura en el mismo segmento de una falla, con un mecanismo focal similar. Se producen en varios ambientes tectónicos y pueden ayudar a entender la tasa de deslizamiento de las fallas, la deformación asísmica e incluso los procesos de nucleación de terremotos (Cesca *et al.*, 2024). Muchas veces estos eventos se detectan usando la similitud de las formas de las ondas de los registros sísmológicos, ya que dos terremotos que ocurren en la misma zona de falla, generan ondas iguales.

Aunque mucho menos frecuentes, varios estudios han detectado formas de onda de dos terremotos muy similares, pero con la polaridad invertida (Prieto *et al.*, 2012), lo que sugiere que los dos ocurren en la misma zona de falla, o muy cerca, y que el mecanismo focal está invertido. En un reciente estudio de Cesca *et al.* (2024) se alude a eventos anti-repetitivos reportados en el nido de Bucaramanga (Prieto *et al.*, 2012), en Kilauea (Rubin *et al.*, 1998), así como en secuencias sísmicas y en enjambres (*swarms*) atribuidos a intrusiones de magma y pulsos de presión de fluidos (Cassidy *et al.*, 2011; Hotovec-Ellis *et al.*, 2018; Cesca *et al.*, 2020).

En el presente estudio se evidencia la presencia de terremotos anti-repetitivos en el CC, algo similar a lo observado en el nido de Bucaramanga (Prieto *et al.*, 2012). En la Figura 7 se muestran ejemplos de eventos repetitivos y anti-repetitivos en varias estaciones para el conjunto de aquellos de $M>3,5$ provenientes del CC y, en particular, del cúmulo 1

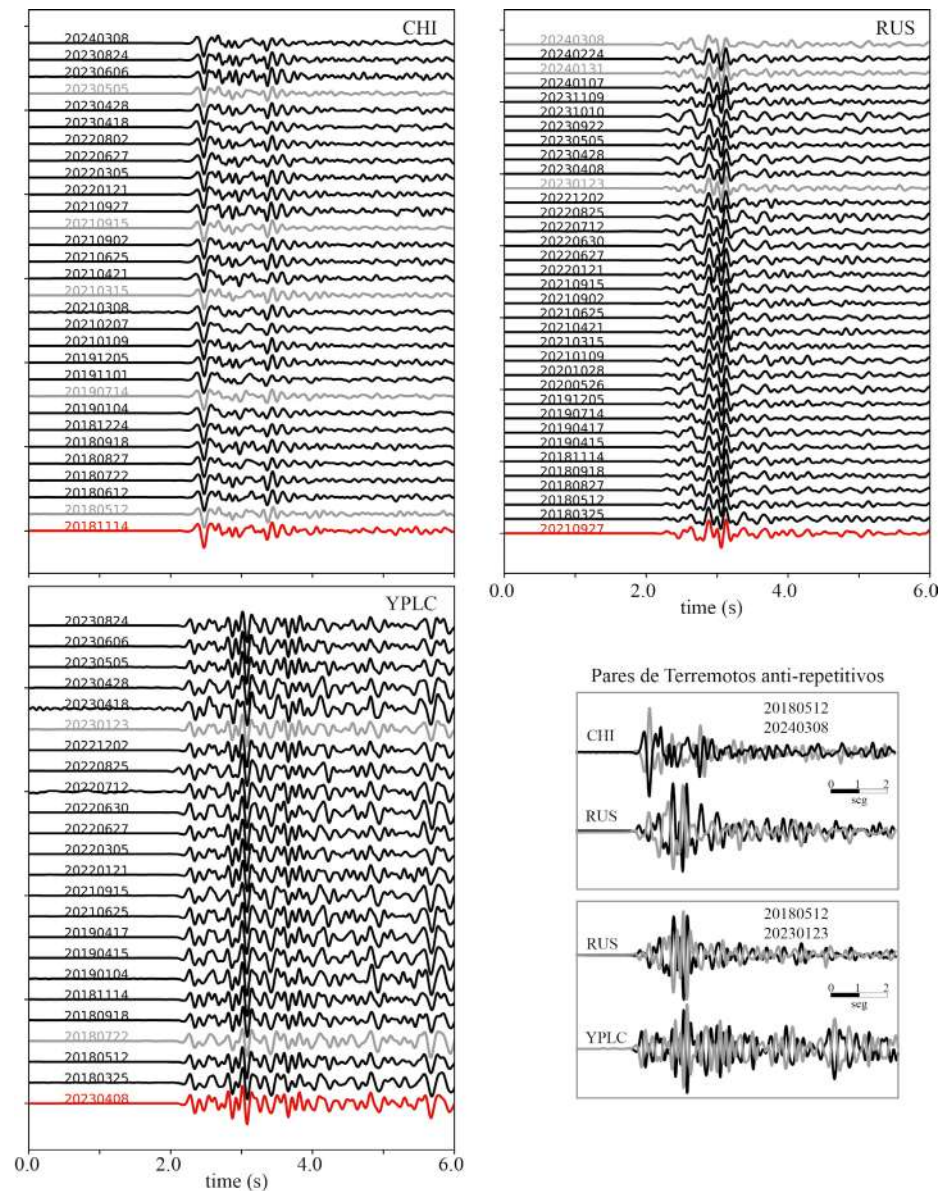


Figura 7. Ejemplos de terremotos repetitivos y anti-repetitivos en el cúmulo de Cucunubá. Los tres paneles mayores muestran ejemplos de registros de la onda P en tres estaciones diferentes donde pueden verse los eventos repetitivos (líneas negras) y los anti-repetitivos (líneas grises), cuya polaridad ha sido invertida. El evento de referencia aparece en color rojo. Se da la fecha de cada evento en cada sismograma. Los eventos repetitivos (o anti-repetitivos) corresponden a aquellos en que la correlación cruzada entre el evento y el evento de referencia es mayor a $>0,9$. Los ejemplos en el panel inferior derecho muestran una comparación de terremotos anti-repetitivos registrados en la misma estación.

(Figura 5). Las formas de onda aparecen en tres colores: la señal roja representa el evento de referencia, las de color negro son eventos con correlación cruzada mayor a $0,9$ (repetitivos) y los grises aquellos con correlación cruzada menor a $-0,9$ (anti-repetitivos). Los grises se multiplicaron por -1 para mostrar la similitud de los eventos anti-repetitivos y repetitivos. En el panel inferior derecho se muestran pares de eventos anti-repetitivos en varias estaciones, lo que evidencia que efectivamente el cambio de polaridad es consistente en varias estaciones a la vez.

La presencia de eventos anti-repetitivos en el CC ha sido reportada por **Aguilar-Suarez et al.** (2025), lo que acá se confirma. Estas observaciones abren varias líneas de estudio futuras: la primera se basa en la evidencia de que los eventos anti-repetitivos en los TPI no son exclusivos del nido de Bucaramanga, lo que significaría que los mecanismos que generan el nido y el CC son parecidos. La segunda se enfocaría en si estos eventos anti-repetitivos son mucho más comunes de lo que se ha pensado, pero no se detectan porque solo se considera la correlación cruzada positiva y no la negativa, dejando pasar eventos anti-repetitivos en algoritmos automáticos (**Cesca et al.**, 2024). La tercera se plantearía la necesidad de hacer un análisis completo y cuidadoso para catalogar los eventos en el CC, tanto los repetitivos como los anti-repetitivos, algo que excede el alcance del presente trabajo. Por último, como lo muestra la **Figura 7**, aunque es claro que hay eventos repetitivos y anti-repetitivos, el número de terremotos repetitivos prevalece y no es claro por qué hay dominancia de un tipo de evento sobre el otro.

Discusión y conclusiones

Debido a su configuración tectónica de interacción entre varias placas, con la subducción de por lo menos dos placas, Colombia reporta un gran número de TPI, especialmente en una de las regiones con mayor productividad de TPI del mundo, el nido de Bucaramanga, e incluso excluyendo dicho nido, el resto del país también muestra una alta actividad sísmica de TPI.

Se presentó aquí un análisis preliminar de los TPI en Colombia, identificando algunas regiones con características particulares, entre ellas, los terremotos en la cuña del manto en el cúmulo del Cauca, el agrupamiento de terremotos en el segmento Bucaramanga, y el cúmulo de Cucunubá, en el cual se registra una aglomeración en tres zonas separadas espacialmente y se evidencian eventos anti-repetitivos, algo que hasta ahora solo se había observado en el nido de Bucaramanga.

Estas observaciones confirman que Colombia es el laboratorio natural ideal para estudiar los TPI y que para avanzar en esta línea, es fundamental analizar los datos sísmológicos existentes como los del SGC o de las redes temporales ya desplegadas, y considerar nuevos estudios con instrumentación enfocada en zonas como los cúmulos del Cauca y Cucunubá.

Agradecimientos

Quiero agradecer al Servicio Geológico Colombiano (SGC), que está a cargo de mantener la red sísmológica nacional y da acceso a toda la información, lo que permitió este y muchos otros trabajos de sísmología tectónica en Colombia y en el NW de Suramérica, así como a mis estudiantes, muchos de ellos partícipes de trabajos relacionados con este documento. La base de datos del catálogo que se referencia en este artículo está disponible en <https://doi.org/10.5281/zenodo.15214420>.

Conflicto de intereses

El autor no declara ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Abers, G. A., Nakajima, J., van Keken, P. E., Kita, S., Hacker, B. R.** (2013). Thermal–petrological controls on the location of earthquakes within subducting plates. *Earth and Planetary Science Letters*, 369, 178-187.
- Aguilar Suarez, A., G. Beroza, G. Monsalve, P. Pedraza, G. Prieto, L. Wagner** (2025). Pervasive Anti-repeating Earthquakes at Intermediate Depth in Colombia. *Fall AGU Meeting 2025*.
- Bishop, B. T., Warren, L. M., Aravena, P., Cho, S., Soto-Cordero, L., Pedraza, P., Prieto, G.A., Dionicio, V.** (2025). The deep lithospheric structure of terrane accretion as revealed through patterns of seismicity associated with the collision of the Panama–Choc. Block and South America beneath Cauca, Colombia. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 130, e2024JB030067

- Brune, J. N. & Thatcher, W.** (2002). Strength and energetics of active fault zones. *International Handbook of Earthquake and Engineering Seismology*, vol. 81A, pp. 569-588. International Association of Seismology and Physics of the Earth's Interior (IASPEI).
- Cassidy, J. F., Balfour, N., Hickson, C., Kao, H., White, R., Caplan-Auerbach, J., Mazzotti, S., Rogers, G.C., Al-Khoubbi, I., Bird, A.L., Esteban, L., Kelman, M., Hutchinson, J., McCormack, D.** (2011). The 2007 Nazko, British Columbia, earthquake sequence: injection of magma deep in the crust beneath the Anahim Volcanic Belt. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 101, 1732-1741.
- Castillo, E., Siervo, D., Prieto, G. A.** (2024). Colombian Seismic Monitoring Using Advanced Machine-Learning Algorithms. *Seismol. Res. Lett.* 95, 2971-2985, doi: 10.1785/0220240036.
- Cesca, S., Letort, J., Razafindrakoto, H. N. T., Heimann, S., Rivalta, E., Isken, M.P., Nikkhoo, M., Passarelli, L., Petersen, G.M., Cotton, F., Dahm, T.** (2020). Drainage of a deep magma reservoir near Mayotte inferred from seismicity and deformation. *Nature Geoscience*, 13, 87-93.
- Cesca, S., Niemi, P., Dahm, T., Ide, S.** (2024). Anti-repeating earthquakes and how to explain them. *Communications Earth & Environment*, 5(1), 158.
- Chang, Y., Warren, L. M., Prieto, G. A.** (2017). Precise locations for intermediate-depth earthquakes in the Cauca cluster, Colombia. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 107(6), 2649-2663.
- Chang, Y., Warren, L. M., Zhu, L., Prieto, G. A.** (2019). Earthquake focal mechanisms and stress field for the intermediate-depth Cauca cluster, Colombia. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 124(1), 822-836.
- Chen, W. P., & Molnar, P.** (1983). Focal depths of intracontinental and intraplate earthquakes and their implications for the thermal and mechanical properties of the lithosphere. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 88(B5), 4183-4214.
- Cornthwaite, J., Bezada, M. J., Miao, W., Schmitz, M., Prieto, G. A., Dionicio, V., Niu, F., Levander, A.** (2021). Caribbean slab segmentation beneath northwest South America revealed by 3-D finite frequency teleseismic P-wave tomography. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 22(4), e2020GC009431.
- Cortés, M., Angelier, J., Colletta, B.** (2005). Paleostress evolution of the northern Andes (Eastern Cordillera of Colombia): Implications on plate kinematics of the South Caribbean region. *Tectonics*, 24(1).
- Davies, J. H.** (1999). The role of hydraulic fractures and intermediate-depth earthquakes in generating subduction-zone magmatism. *Nature*, 398(6723), 142-145.
- Davey, F. J. & Ristau, J.** (2011). Fore-arc mantle wedge seismicity under northeast New Zealand. *Tectonophysics*, 509(3-4), 272-279. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2011.06.017>
- Ferrand, T. P., Hilairt, N., Incel, S., Deldicque, D., Labrousse, L., Gasc, J., Renner, J., Wang, Y., Green HWII, Schubnel, A.** (2017). Dehydration-driven stress transfer triggers intermediate-depth earthquakes. *Nature communications*, 8(1), 15247.
- Flórez, M. A. & Prieto, G. A.** (2019). Controlling factors of seismicity and geometry in double seismic zones. *Geophysical Research Letters*, 46(8), 4174-4181.
- Frohlich, C.** (1989). The nature of deep-focus earthquakes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, Vol. 17, p. 227, 17, 227.
- Frohlich, C.** (2006). *Deep Earthquakes*. Cambridge University Press.
- Frohlich, C., Kadinsky-Cade, K., Davis, S. D.** (1995). A reexamination of the Bucaramanga, Colombia, earthquake nest. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 85(6), 1622-1634.
- Frohlich, C. & Nakamura, Y.** (2009). The physical mechanisms of deep moonquakes and intermediate-depth earthquakes: How similar and how different? *Physics of the Earth and Planetary Interiors*, 173(3-4), 365-374.
- Green, H.W. & Houston, H.** (1995). The mechanics of deep earthquakes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 23, 169-213.
- Halpaap, F., Rondenay, S., Perrin, A., Goes, S., Ottemöller, L., Austrheim, H., Shaw, R., Eeken, T.** (2019). Earthquakes track subduction fluids from slab source to mantle wedge sink. *Science Advances*, 5(4), eaav7369.
- Hotovec-Ellis, A. J., Shelly, D.R., Hill, D.P., Pitt, A.M., Dawson, P.B., Chouet, B.A.** (2018). Deep fluid pathways beneath Mammoth Mountain, California, illuminated by migrating earthquake swarms. *Science Advances*, 4, eaat5258.
- Jia, Z., Fan, W., Mao, W., Shearer, P. M., May, D. A.** (2025). Dual mechanism transition controls rupture development of large deep earthquakes. *AGU Advances*, 6(3), e2025AV001701.

- John, T., Medvedev, S., Rüpke, L. H., Andersen, T. B., Podladchikov, Y. Y., Austrheim, H.** (2009). Generation of intermediate-depth earthquakes by self-localizing thermal runaway. *Nature Geoscience*, 2(2), 137-140.
- Kelemen, P. B. & Hirth, G.** (2007). A periodic shear-heating mechanism for intermediate-depth earthquakes in the mantle. *Nature*, 446(7137), 787-790.
- Kellogg, J. N., Camelio, G. B. F., Mora-Páez, H.** (2019). Cenozoic tectonic evolution of the North Andes with constraints from volcanic ages, seismic reflection, and satellite geodesy. *Andean tectonics* (pp. 69-102). Elsevier.
- Kita, S. & Ferrand, T. P.** (2018). Physical mechanisms of oceanic mantle earthquakes: Comparison of natural and experimental events. *Scientific Reports*, 8(1), 17049. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35290-x>
- Kirby, S. H.** (1987). Localized polymorphic phase transformations in high-pressure faults and applications to the physical mechanism of deep earthquakes. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 92(B13), 13789-13800.
- McGuire, J. J., Wiens, D. A., Shore, P. J., Bevis, M. G.** (1997). The March 9, 1994 (M w 7.6), deep Tonga earthquake: Rupture outside the seismically active slab. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 102(B7), 15163-15182.
- Mendiguren, J. A. & Aki, K.** (1978). Source mechanism of the deep Colombian earthquake of 1970 July 31 from the free oscillation data. *Geophysical Journal International*, 55(3), 539-556.
- Mogi, K.** (1962). Magnitude-frequency relationship for elastic shocks accompanying fractures of various materials and some related problems in earthquakes. *Bulletin of the Earthquake Research Institute Tokyo*, 40, 831-883.
- Monsalve, G., Wagner, L. S., Muñoz, A., Alzate, M. A., Avellaneda-Jiménez, D. S., Carchedi, C., Golden, S.** (2024). Flat Subduction and Overlapping Slabs: Exploring the Lithosphere Beneath Northwesternmost South America using Teleseismic Receiver Functions. *AGU Fall Meeting Abstracts, 2024*, 3326, T11C-3326.
- Montes, C., Rodríguez-Corcho, A.F., Bayona, G., Hoyos, N., Zapata, S., Cardona, A.** 2019. Continental margin response to multiple arc-continent collisions: The northern Andes-Caribbean margin. *Earth-Science Reviews*, 198, 102903. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.102903>
- Mori, J. & Abercrombie, R. E.** (1997). Depth dependence of earthquake frequency-magnitude distributions in California: Implication for rupture initiation. *Journal of Geophysical Research*, 102(B7), 15081-15090.
- Ogawa, M.** (1987). Shear instability in a viscoelastic material as the cause of deep focus earthquakes. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 92(B13), 13801-13810.
- Pardo, N., Cepeda, H., Jaramillo, J.** (2005). The Paipa volcano, eastern cordillera of Colombia, South America: volcanic stratigraphy. *Earth Sciences Research Journal*, 9(1), 3-18.
- Pérez-Forero, D., Koulakov, I., Vargas, C. A., Gerya, T., Al Arifi, N.** (2023). Lithospheric delamination as the driving mechanism of intermediate-depth seismicity in the Bucaramanga Nest, Colombia. *Scientific Reports*, 13(1), 23084
- Poli, P., Prieto, G. A., Yu, C. Q., Flórez, M., Agurto-Detzel, H., Mikesell, T. D., Chen, G., Dionicio, V., Pedraza, P.** (2016). Complex rupture of the M 6.3 2015 March 10 Bucaramanga earthquake: Evidence of strong weakening process. *Geophysical Journal International*, 205(2), 988-994.
- Prieto, G.A., Beroza, G. C., Barrett, S.A., López, G.A., Flórez, M.** (2012). Earthquake nests as natural laboratories for the study of intermediate-depth earthquake mechanics. *Tectonophysics*, 570, 42-56.
- Prieto, G. A., Flórez, M., Barrett, S. A., Beroza, G. C., Pedraza, P., Blanco, J. F., Poveda, E.** (2013). Seismic evidence for thermal runaway during intermediate-depth earthquake rupture. *Geophysical Research Letters*, 40(23), 6064-6068.
- Prieto, G. A., Froment, B., Yu, C., Poli, P., Abercrombie, R.** (2017). Earthquake rupture below the brittle-ductile transition in continental lithospheric mantle. *Science Advances*, 3(3), e1602642.
- Rodkin, M. V.** (2022). The variability of earthquake parameters with the depth: Evidences of difference of mechanisms of generation of the shallow, intermediate-depth, and the deep earthquakes. *Pure and Applied Geophysics*, 179(11), 4197-4206.
- Rubin, A. M., Gillard, D., Got, J. L.** (1998). A reinterpretation of seismicity associated with the January 1983 dike intrusion at Kilauea Volcano, Hawaii. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 103(B5), 10003-10015

- Scholz, C. H.** (1968). The frequency-magnitude relation of microfracturing in rock and its relation to earthquakes. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 58(1), 399-415.
- Schorlemmer, D., Wiemer, S., Wyss, M.** (2005). Variations in earthquake-size distribution across different stress regimes. *Nature*, 437, 539-542. <https://doi.org/10.1038/nature04094>
- Schubnel, A., Brunet, F., Hilairet, N., Gasc, J., Wang, Y., Green, H. W.** (2013). Deep-focus earthquake analogs recorded at high pressure and temperature in the laboratory. *Science*, 341(6152), 1377-1380
- Shearer, P. M., Prieto, G. A., Hauksson, E.** (2006). Comprehensive analysis of earthquake source spectra in southern California. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 111(B6).
- Špičák, A., Vaněk, J., Hanuš, V.** (2009). Seismically active column and volcanic plumbing system beneath the island arc of the Izu-Bonin subduction zone. *Geophysical Journal International*, 179(3), 1301-1312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.2009.04375.x>
- Sun, M., Bezada, M. J., Cornthwaite, J., Prieto, G. A., Niu, F., Levander, A.** (2022). Overlapping slabs: Untangling subduction in NW South America through finite-frequency teleseismic tomography. *Earth and Planetary Science Letters*, 577, 117253.
- Syracuse, E. M., van Keken, P. E., Abers, G. A.** (2010). The global range of subduction zone thermal models. *Physics of the Earth and Planetary Interiors*, 183(1-2), 73-90.
- Syracuse, E. M., Maceira, M., Prieto, G. A., Zhang, H., Ammon, C. J.** (2016). Multiple plates subducting beneath Colombia, as illuminated by seismicity and velocity from the joint inversion of seismic and gravity data. *Earth and Planetary Science Letters*, 444, 139-149.
- Vargas, C. A.** (2019). Subduction geometries in northwestern South America. *The geology of Colombia*, 4. Servicio Geológico de Colombia.
- Vargas, C. A. & Mann, P.** (2013). Tearing and breaking off of subducted slabs as the result of collision of the Panama Arc-Indenter with northwestern South America. *Bulletin of the seismological Society of America*, 103(3), 2025-2046.
- Vergara, C.A., Flórez, M.A., Prieto, G.A.** (2025). Complex slab geometry related to multiple intermediate-depth seismicity clusters in NW South America. [Manuscrito sometido para publicación].
- Wagner, L. S., Jaramillo, J. S., Ramírez-Hoyos, L. F., Monsalve, G., Cardona, A., Becker, T. W.** (2017). Transient slab flattening beneath Colombia. *Geophysical Research Letters*, 44(13), 6616-6623.
- Wagner, L. S. & Okal, E. A.** (2019). The Pucallpa Nest and its constraints on the geometry of the Peruvian Flat Slab. *Tectonophysics*, 762, 97-108.
- Wagner, L. S., Prieto, G.A., Montes, C., Ramos, J.P., Dionicio, V. Pedraza, P.** (2025). Breaking the Caribbean Plate: Subduction initiation beneath the northern margin of Panama. *Geophys. Res. Lett.* [En prensa].
- Waldhauser, F. & Ellsworth, W.L.** (2000). A Double-Difference Earthquake Location Algorithm: Method and Application to the Northern Hayward Fault, California. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 90, 1353-1368. <https://doi.org/10.1785/0120000006>
- White, L. T., Rawlinson, N., Lister, G. S., Waldhauser, F., Hejrani, B., Thompson, D. A., Tannera, D. Macpherson, C.G., Tkalčić, H., Morgan, J. P.** (2019). Earth's deepest earthquake swarms track fluid ascent beneath nascent arc volcanoes. *Earth and Planetary Science Letters*, 521, 25-36.
- Wiemer, S. & Benoit, J. P.** (1996). Mapping the B-value anomaly at 100 km depth in the Alaska and New Zealand Subduction Zones. *Geophysical Research Letters*, 23(13), 1557-1560. <https://doi.org/10.1029/96GL01233>
- Wiemer, S. & Wyss, M.** (2000). Minimum magnitude of completeness in earthquake catalogs: Examples from Alaska, the western United States, and Japan. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 90(4), 859-869.
- Zarifi, Z., Havskov, J., Hanyga, A.** (2007). An insight into the Bucaramanga nest. *Tectonophysics*, 443(1-2), 93-105.
- Zhan, Z.** (2020). Mechanisms and implications of deep earthquakes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 48(1), 147-174.

Artículo original

Elementos precursores asociados con sistemas convectivos de mesoescala: casos de estudio en el noroeste de Suramérica

Precursor factors associated with mesoscale convective systems: cases in Northwestern South America

✉ Juan C. Camacho-Manco^{1,3,*}, ✉ J. Alejandro Martínez^{2,4}, ✉ Paola A. Arias¹

¹ Grupo de Ingeniería y Gestión Ambiental (GIGA), Escuela Ambiental, Facultad de Ingeniería, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

² Escuela Ambiental, Facultad de Ingeniería, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

³ Actualmente en Rutgers, Universidad Estatal de New Jersey, Estados Unidos

⁴ Actualmente en Escuela de Ciencias Aplicadas e Ingeniería, Universidad EAFIT, Medellín, Colombia

Resumen

El noroeste de Suramérica es una región tropical montañosa, delimitada por el mar Caribe y los Andes, con alta vulnerabilidad frente a eventos hidrometeorológicos extremos. En las noches entre junio y agosto es frecuente el desarrollo de sistemas convectivos de mesoescala (SCM) que pueden generar impactos negativos en la región. En este estudio se caracterizaron cuatro eventos de SCM en esta región mediante el uso combinado de datos de estaciones hidrometeorológicas, estimaciones satelitales, reanálisis climático y simulaciones numéricas a escala de convección permitida (CP), utilizando el modelo Weather Research and Forecasting (WRF). Los eventos presentaron núcleos convectivos profundos (>11 km) sobre los piedemontes andinos, que alcanzaron su madurez sobre las planicies del Caribe colombiano. A escala sinóptica se identificaron señales como el paso de ondas del este, zonas de baja presión en la baja troposfera y vientos amazónicos canalizados desde el sur. A mesoescala se evidenciaron patrones de flujos canalizados por los valles del Magdalena y del Cauca (posiblemente vinculados a vientos amazónicos), brisas de mar y tierra extendidas, con características propias de chorros de bajo nivel nocturnos y vientos del noroeste canalizados por la Sierra Nevada de Santa Marta y la cordillera Central. En todos los casos se observó un aumento promedio del 12,6 % en el agua precipitable y una intensificación de la convergencia en la baja troposfera durante las 6 a 8 horas anteriores al desarrollo de los SCM, lo que sugiere que estas escalas temporales pueden ser útiles para la gestión del riesgo. Los resultados destacan el valor del modelo WRF en configuración CP para simular los SCM en entornos tropicales con topografía compleja.

Palabras clave: Sistemas convectivos de mesoescala; Convección; Precipitación; Convergencia; Patrones de circulación.

Abstract

Northwestern South America (NWSA) is a mountainous tropical region bordered by the Caribbean Sea and the Andes, with high vulnerability to extreme hydrometeorological events. Between June and August, mesoscale convective systems (MCSs) frequently occur during nighttime, producing significant impacts across the region. Here, we characterized four MCS events over the NWSA region using a combination of hydrometeorological station data, satellite-based precipitation estimates, climate reanalysis, and convection-permitting (CP) simulations with the Weather Research and Forecasting (WRF) model. These events exhibited deep convective cores (>11 km) that initiated over the Andean foothills and reached maturity over the Colombian Caribbean lowlands. At a synoptic scale, the main features identified included the passage of easterly waves, the presence of low-pressure systems in the lower troposphere, and Amazonian winds channeled from southern Colombia. At mesoscale, common patterns included low-level flow channeled through the Magdalena-Cauca

Citación: Camacho-Manco JC, *et al.* Elementos precursores asociados con sistemas convectivos de mesoescala: casos de estudio en el noroeste de Suramérica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.* 50(195):540-561, abril-junio de 2026. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3294>

Editor: Carlos Alberto Jaramillo Muñoz

***Correspondencia:**

Juan C. Camacho-Manco;
jcarlos.camacho@udea.edu.co

Recibido: 11 de septiembre de 2025

Aceptado: 12 de marzo de 2026

Publicado en línea: 14 de mayo de 2026



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

valleys (possibly linked to Amazonian inflows), extended nocturnal sea–land breezes with low-level jet characteristics, and northwesterly gap winds between the Sierra Nevada de Santa Marta and the Central Andes. In all four cases, a mean increase of up to 12.6% in precipitable water and intensification of low-level wind convergence were observed 6–8 hours before MCS development, suggesting that this time-scale might be relevant to risk management. These results underscore the value of the WRF model in CP configuration for simulating the morphology and dynamics of convective systems in tropical regions with complex terrain.

Keywords: Mesoscale convective systems; Convection; Precipitation; Convergence; Circulation patterns.

Introducción

Las regiones del noroeste de Suramérica presentan alto riesgo de inundaciones y deslizamientos, especialmente cerca de la cordillera de los Andes (Poveda *et al.*, 2020). El norte continental, bordeado por el mar Caribe, comprende ambientes costeros, planicies inundables y sabanas que gradualmente se transforman en sistemas montañosos como la serranía de San Lucas y los Andes. Esta configuración favorece la convergencia de aire húmedo y el desarrollo de convección profunda en el centro y sur de la región (Zuluaga & Houze, 2015; Córdova *et al.*, 2024).

Entre los fenómenos convectivos de mayor impacto se encuentran los sistemas convectivos de mesoescala (SCM), tormentas eléctricas organizadas que pueden abarcar miles de kilómetros cuadrados y persistir durante varias horas (Zipser *et al.*, 2006; Houze, 2018). Dichos sistemas se han asociado con inundaciones y deslizamientos que afectan tanto a poblaciones como a ecosistemas (Sander *et al.*, 2013; Bodine & Rasmussen, 2017).

Aunque los SCM son menos frecuentes que otros sistemas precipitantes (Wang *et al.*, 2019), pueden producir acumulados significativos de precipitación en periodos cortos (Vila *et al.*, 2008; Zipser *et al.*, 2006), contribuyendo incluso con más del 50 % de los totales anuales en regiones tropicales (Houze *et al.*, 2015) y desempeñando un papel clave en el ciclo hidrológico (Bodine & Rasmussen, 2017; Houze, 2018). Además de lluvias intensas, estos sistemas generan condiciones atmosféricas graves. En Estados Unidos, por ejemplo, cerca del 21 % de los tornados se ha asociado a los SCM (Ashley *et al.*, 2019); otro caso ocurrió en la Amazonia, donde un SCM en enero de 2005 provocó la caída de 332 a 500 mil árboles (Negrón-Juárez *et al.*, 2010).

En diversos estudios se han identificado *hotspots* tropicales de SCM (Zipser *et al.*, 2006; Fiolleau & Roca, 2013; Huang *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019; Feng *et al.*, 2025). En el noroeste de Suramérica se destacan dos regiones principales: las costas Pacífica y Caribe de Colombia, en las cuales el fenómeno ocurre de septiembre a noviembre y de junio a agosto, respectivamente (Zuluaga & Houze, 2015; Liu *et al.*, 2020; Robledo *et al.*, 2024). La compleja orografía colombiana amplifica los impactos asociados a estos sistemas, situando al país entre los más vulnerables de Suramérica (Poveda *et al.*, 2020), con deslizamientos provocados por las lluvias intensas en Mocoa en el 2017 (Martínez *et al.*, 2024a) que dejaron 336 fallecidos, y en Salgar en el 2015 (Hoyos *et al.*, 2019), con un saldo de 115 víctimas fatales.

Los SCM del Pacífico colombiano se han estudiado más que los de otras regiones del país. Allí la precipitación relacionada con estos sistemas puede aportar más del 40 % de los acumulados anuales (Jaramillo *et al.*, 2017). Entre los principales detonantes se han descrito el transporte de humedad desde los océanos Atlántico y Pacífico y desde el Amazonas brasileño (Sakamoto *et al.*, 2011), así como los ambientes convectivos generados por la interacción entre las brisas marinas, el chorro de bajo nivel del Chocó, las bajas presiones sobre Panamá y el forzamiento orográfico en los piedemontes de la cordillera Occidental (Mejía *et al.*, 2021). En contraste, han recibido menor atención los SCM del Caribe colombiano, donde contribuyen con cerca del 50 % de los acumulados anuales y se desarrollan asociados con la convergencia de aire húmedo del mar Caribe hacia el continente (Zuluaga & Houze, 2015; Liu *et al.*, 2020).

En años recientes, las simulaciones a escala de convección permitida (CP) se han utilizado para estudiar la estructura y la dinámica de los SCM (Rehbein *et al.*, 2024), siendo el modelo WRF uno de los más empleados (Gutowski *et al.*, 2020; Prein *et al.*, 2024). Por ejemplo, Martínez *et al.* (2024a) simularon el SCM que afectó a Mocoa en el 2017, identificando perturbaciones en la corriente de chorro del Orinoco y la posible propagación de ondas de gravedad desde el Amazonas. Asimismo, Hoyos *et al.* (2019) analizaron el evento de Salgar mediante simulaciones CP con el WRF y detectaron la estructura vertical del sistema y el papel del forzamiento orográfico. En ambos casos se encontraron señales precursoras 4 a 6 horas antes del inicio, resultado también reportado para los SCM amazónicos por Adams *et al.* (2013).

En Colombia se han documentado sesgos del modelo WRF a escala CP para representar los acumulados de precipitación asociados a los SCM (Hernández *et al.*, 2025). No obstante, estas simulaciones permiten analizar la evolución y la estructura de estos sistemas e identificar sus factores detonantes (Mejía *et al.*, 2021; Gómez-Ríos *et al.*, 2023; Martínez *et al.*, 2024b; Rehbein *et al.*, 2024), lo que resalta el valor de los experimentos numéricos, especialmente en regiones con escasez de estaciones hidrometeorológicas y limitaciones en la cobertura de radares meteorológicos, como ocurre en Colombia.

Este estudio se concentró en la caracterización de cuatro eventos de SCM en el Caribe colombiano, ocurridos durante la temporada de junio a agosto (JJA) entre los años 2000 y 2023. El objetivo del estudio fue identificar las condiciones precursoras en la baja troposfera asociadas al desarrollo de los SCM, así como delimitar la ventana temporal en la que tales condiciones se presentan. Con este propósito, se hicieron simulaciones utilizando el modelo Weather Research and Forecasting (WRF) en modo de convección permitida (CP) y, como forzamiento, las condiciones realistas y físicamente consistentes disponibles en el reanálisis ERA5 para las fechas en las que ocurrieron los SCM reales. Nos centramos en la detección de estructuras y patrones en campos de viento y humedad que pudieron ser precursoras de los sistemas organizados de precipitación simulados, con el fin de aportar a la comprensión de componentes de potencial interés para la formación y desarrollo de SCM en una región del Caribe colombiano.

Datos y métodos

Área de estudio

El noroeste de Suramérica es una región costera influenciada por el océano Pacífico y el mar Caribe que se caracteriza por una topografía compleja. En el norte predominan extensas planicies inundables que se extienden más de 300 km tierra adentro, mientras que hacia el sur el relieve se vuelve más abrupto hasta alcanzar la cordillera Central de los Andes (Figura 1a), con picos superiores a 2000 m, como la serranía de San Lucas y el Nudo de Paramillo. Esta configuración geomorfológica favorece la formación de extensos cuerpos de agua, como el sistema de humedales de la Depresión Momposina, que incluye la ciénaga de Ayapel, declarada sitio RAMSAR en 2018 (Puerta *et al.*, 2016), y facilita el tránsito de ríos principales como el Magdalena, el Cauca y el San Jorge.

La región comprende varias subzonas relevantes para este estudio: las costas Caribe y Pacífica, las planicies del Caribe colombiano (tierras bajas), las cordilleras andinas y la Sierra Nevada de Santa Marta, así como el valle de los ríos Magdalena y Cauca, el cual forma parte de la cuenca hidrográfica del río Magdalena (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM, 2022).

La temporada lluviosa se extiende de abril a octubre, con precipitaciones predominantemente nocturnas (Figura 1S, <https://www.raccefyfn.co/index.php/raccefyfn/article/view/3294/5335>). Aproximadamente el 21,4 % de la población colombiana habita en esta región, cuya economía depende principalmente del transporte marítimo, el turismo, la agricultura y la ganadería (Aguilera-Díaz *et al.*, 2013). La región es especialmente vulnerable a eventos hidrometeorológicos extremos, sobre todo en el sur, donde las planicies convergen con los piedemontes andinos. Durante La Niña 2010–2011, por ejemplo, los

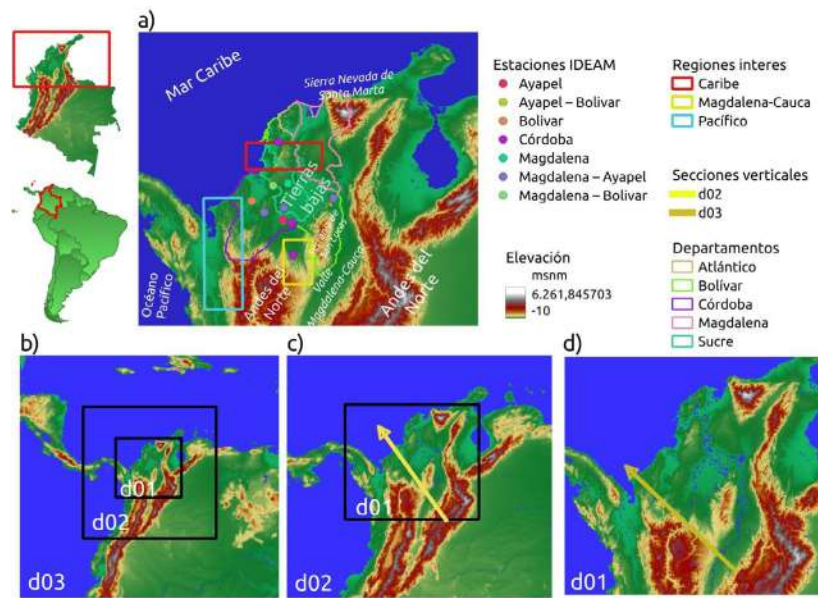


Figura 1. (a) Topografía del área de estudio a 30 metros. Dominios de las simulaciones con WRF: (b) dominio de 1,3 km; (c) dominio de 4 km; (d) dominio de 12 km. Los puntos sobre (a) corresponden a la ubicación de las estaciones del IDEAM utilizadas en cada evento; los rectángulos son áreas de interés en el estudio. Las líneas sobre (c) y (d) son los tramos de los cuales se extrajeron las secciones verticales que se presentan en la **Figura 8**.

acumulados de precipitación duplicaron los valores climatológicos, generando desastres en varios departamentos, particularmente en Bolívar y Magdalena, donde más de 35.000 personas resultaron afectadas. Las lluvias extremas provocaron el colapso de un dique del río Magdalena, aumentando de forma sostenida los niveles de los cuerpos de agua en el sur de la región, con impactos que persistieron durante varios años (Serna-López & Cañón-Barriga, 2019; Herazo *et al.*, 2023).

Conjunto de datos del GPM-Ku de la Universidad de Washington

Utilizando la base de datos de núcleos convectivos de la Universidad de Washington (University of Washington GPM-Ku Dataset) (Wang *et al.*, 2019), se inventariaron los eventos de núcleos convectivos amplios y profundos (área del núcleo > 1.000 km²) cuya maduración hubiera ocurrido sobre el noroeste de Suramérica (Figura 1) durante la temporada de junio, julio y agosto (JJA), entre los años 2000 y 2023. Se reconoce que estos núcleos suelen asociarse con las etapas iniciales o maduras de los SCM (Houze *et al.*, 2015). La base de datos proporciona información sobre la fecha del evento, la localización del centro del núcleo y características morfológicas como el área y la longitud del sistema.

Temperatura de brillo

Se utilizó la temperatura de brillo (TB) para seguir la nubosidad durante el ciclo de vida de los SCM. Para identificarlos, se filtraron los valores de TB < 235 K y se seleccionaron áreas continuas > 10.000 km², correspondientes a núcleos convectivos amplios y profundos (Machado & Laurent, 2004; Vila *et al.*, 2008; Fioleau & Roca, 2013; Zuluaga & Houze, 2015). El análisis se basó en la TB del producto NCEP-MERGIR, cuyo algoritmo integra diferentes estimaciones satelitales (Janowiak *et al.*, 2017). Los datos están disponibles desde 1998, cubren latitudes entre los 60°S y 60°N, y tienen una resolución espacial de 4 km y una frecuencia temporal de 30 minutos. El producto puede consultarse en GESDISC (https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/GPM_MERGIR_1/summary?keywords=NCEP-MERGIR).

Precipitación

Para analizar los patrones de lluvia asociados a las tormentas, se emplearon campos de precipitación del producto GPM-IMERG, con resolución espacial de $0,1^\circ$ (~ 11 km en el trópico) y frecuencia temporal de 30 minutos. Esta base de datos está disponible desde 1998 (Huffman *et al.*, 2019) y puede consultarse en el portal GESDISC (https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/GPM_MERGIR_1/summary). Los datos se complementaron con mediciones horarias de la red de estaciones del IDEAM. Se utilizaron todas las estaciones disponibles para cada evento, lo que implicó combinaciones de 3 y 4 estaciones por cada SCM analizado (**Figura 2**).

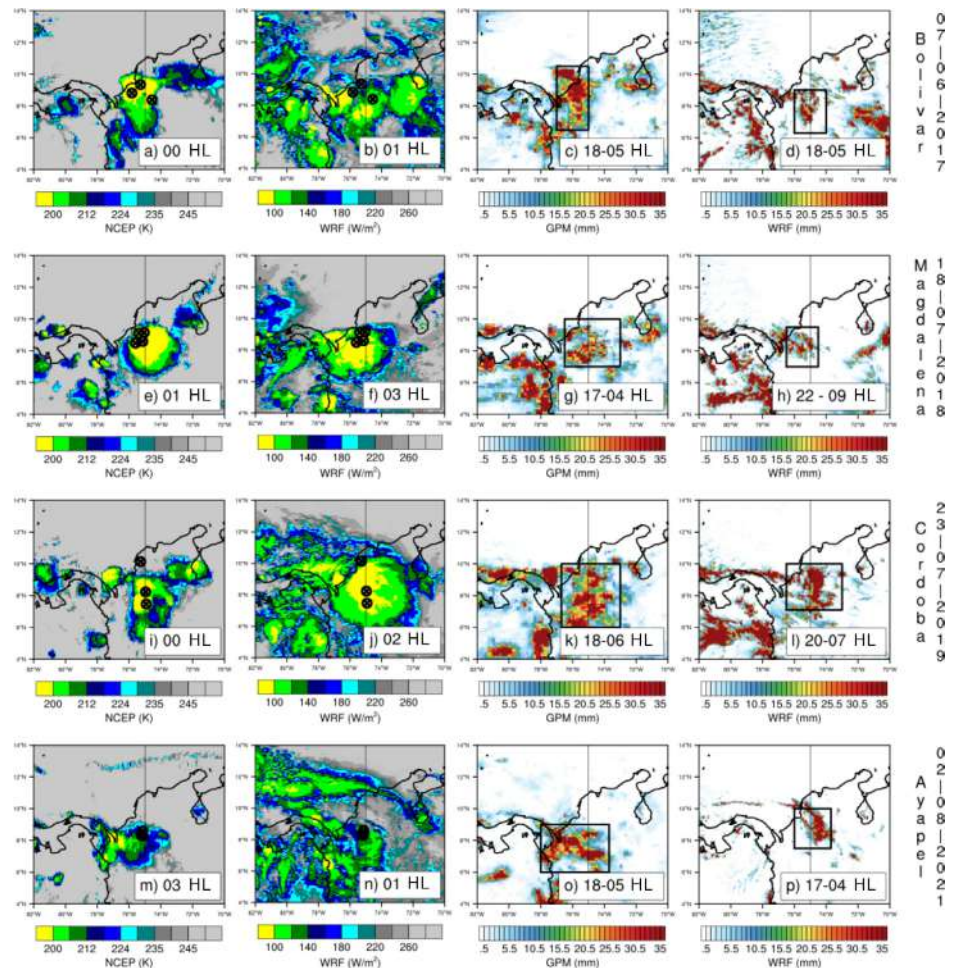


Figura 2. Campos de nubosidad (según la TB del NCEP y la OLR del WRF) y precipitación acumulada durante 12 horas usando la hora de la etapa de maduración de los eventos de SCM como centro de acuerdo a lo reportado por cada base de datos. (a), (e), (i) y (m) corresponden a los campos de TB estimados por el NCEP-MERGIR. (b), (f), (j) y (n) son los campos de OLR simulados por el WRF. (c), (g), (k) y (o) son los campos de precipitación acumulados en 12 horas observados por el GPM-IMERG. (d), (h), (l) y (p) son análogas a las del GPM-IMERG, pero para campos simulados por el WRF. Los marcadores sobre los campos de nubosidad (TB y OLR) representan la ubicación de las estaciones del IDEAM utilizadas, en tanto que los rectángulos en los campos de precipitación son las regiones en las que se estimaron los promedios espaciales graficados en la **Figura 3** cada rectángulo se seleccionó en función de la extensión del área de la precipitación de cada evento. A la derecha de las figuras se muestran las fechas y nombres dados a los eventos: Bolívar, Magdalena, Córdoba, Ayapel. El evento Magdalena se simuló con los dominios d02 y d03, mientras que los demás eventos se simulaban solo con el dominio d02.

Selección de los eventos de SCM

En las fechas establecidas a partir del conjunto de datos del GPM-Ku de la Universidad de Washington, el cual contiene un inventario de diferentes tipos de núcleos convectivos, se determinó cuáles eventos correspondían a SCM con base en la temperatura de brillo, la precipitación y la persistencia temporal. El SCM se caracterizó como un sistema con un área que exhibe una TB < 235 K y tiene más de 10.000 km², derivada ésta de los datos del producto NCEP-MERGIR, en el cual existe una extensión en píxeles comparable a áreas con tasas de precipitación superiores a 1 mm h⁻¹ y una estructura que se mantiene durante al menos 6 horas consecutivas, siguiendo criterios similares a los propuestos por **Houze** (2018) y **Schumacher y Rasmussen** (2020). Como verificación independiente, se incorporaron registros horarios de precipitación de estaciones del IDEAM localizadas a lo largo de la trayectoria de los sistemas, con el fin de corroborar la presencia de acumulados elevados asociados al paso de los SCM.

El análisis de la base de datos de la Universidad de Washington permitió detectar 37 núcleos convectivos anchos y profundos sobre el Caribe colombiano para el periodo de interés. Tras comparar estos eventos con los campos de nubosidad y los registros de precipitación registrados por el NCEP-MERGIR y el IDEAM, se confirmó que 26 de ellos (equivalentes al 70 %) presentaban características asociadas a los SCM. Este porcentaje coincide con los hallazgos de **Wang et al.** (2019), quienes reportaron que aproximadamente el 70 % de los núcleos convectivos anchos y profundos en el centro de Estados Unidos correspondían a SCM.

De los 26 eventos de SCM confirmados, se seleccionaron los tres con mayores acumulados de precipitación según el GPM-IMERG. El cuarto se seleccionó a partir de un evento de precipitación fuerte extrema ocurrido durante el mes de agosto de 2021 en el marco de La Niña que provocó múltiples afectaciones a lo largo del Caribe colombiano (noticias registradas en los medios de comunicación El Herald, Semana y El Tiempo, 2021). Utilizando los registros horarios de precipitación de la red de estaciones del IDEAM, se determinó el evento con el mayor acumulado. La **Tabla 1** resume las fechas y características principales de los cuatro eventos analizados. Cada caso se nombró según la subregión del Caribe colombiano donde se observó el mayor impacto del sistema convectivo.

Datos del reanálisis

Para establecer las condiciones sinópticas durante los eventos de SCM, se analizaron variables relacionadas con el transporte de humedad y la formación de áreas de baja presión en la baja troposfera mediante el reanálisis ERA5 del European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (ECMWF), con una resolución espacial de 0,25° (~28 km en el trópico) y datos horarios desde 1940 hasta el presente cercano (**Hersbach et al.**, 2020), información disponible en el Climate Data Store (<https://cds.climate.copernicus.eu/datasets/reanalysis-era5-pressure-levels?tab=overview>).

Tabla 1. Eventos de SCM seleccionados. La precipitación acumulada proviene de los registros del IDEAM y el área máxima de la temperatura de brillo (TB) según los datos del NCEP-MERGIR, en tanto que la duración se obtuvo de las horas en que se mantuvieron las condiciones de un SCM.

Evento	Fecha	Precipitación acumulada (mm)	Área máxima (km ²)	Duración (horas)
<i>Bolívar</i>	07/06/2017 01:00 hora local (HL)	80 mm	12000	10
<i>Magdalena</i>	18/06/2018 00:00 HL	27 mm	71304	18
<i>Córdoba</i>	23/07/2019 01:00 HL	45 mm	12359	18
<i>Ayapel</i>	02/08/2021 23:00 HL	70 mm	110000	12

Simulaciones CP con WRF

La simulación se hizo con el modelo WRF en su versión 4.1.5 (Skamarock et al., 2019) utilizando inicialmente una configuración de dominios anidados: un dominio externo con tamaño de celda de 12 km, un dominio intermedio de 4 km, y un dominio interno de 1,3 km (Figura 1 b–d). Entre dominios se usó retroalimentación del dominio anidado al dominio padre. En este modelo todos los dominios tienen 50 niveles verticales, con un tope en 20 hPa. La configuración completa se implementó para el evento Magdalena, en el que se observó que las salidas a 4 km y 1,3 km no mostraban diferencias relevantes en la representación de los SCM simulados. Por ejemplo, los campos de radiación de onda larga saliente (*outgoing longwave radiation*, OLR) fueron consistentes en ambos dominios, por lo que los eventos Córdoba, Bolívar y Ayapel se simulaban únicamente con los dos primeros dominios (12 y 4 km) (Figura 1 c–d).

En las simulaciones con resolución ≤ 4 km se desactivó la parametrización de convección de cúmulos, dado que a esta escala se espera que los procesos convectivos de mayor escala se resuelvan de forma explícita conforme a la metodología de simulaciones de convección permitida (Gutowski et al., 2020; Schär et al., 2020). Las parametrizaciones físicas empleadas se muestran en la Tabla 2.

Las simulaciones no incluyeron un procedimiento de asimilación de datos, y no operaron en modo *nowcasting* (predicción a muy corto plazo). Cada una tuvo una duración de 48 horas iniciada 24 horas antes del comienzo de la actividad convectiva principal y una ventana temporal comparable con la empleada en estudios previos (Rajeevan et al., 2010; Rasmussen & Houze, 2016; Bodine & Rasmussen, 2017; Houze et al., 2017). Además, se usaron condiciones iniciales y de frontera (actualizadas cada 60 minutos) del reanálisis ERA5, el cual provee una descripción realista y físicamente consistente del estado de la atmósfera. También se incluyó un ajuste espectral durante las simulaciones hacia los campos de ERA5. Así, los ingredientes sinópticos se derivaron directamente de las condiciones iniciales y de frontera del reanálisis y se usó, además, el ajuste espectral en el dominio externo (d01) para longitudes de onda mayores a 1500 km. Los ingredientes de mesoescala emergen de la solución numérica del modelo bajo condiciones estáticas (es decir, topografía, cobertura del suelo, línea de costa, etc.) y dinámicas (condiciones de frontera, condiciones iniciales, ajuste espectral) de la configuración de las simulaciones (fechas, dominios, etc.). Nuestro estudio se concentró en caracterizar estructuras de mesoescala potencialmente precursoras de los sistemas organizados de precipitación simulados, y la simulación se sometió a un forzamiento atmosférico realista, asociado con las condiciones en las que ocurrieron los SCM observados (Tabla 1) según el reanálisis ERA5. Rajeevan et al. (2010), Rasmussen y Houze (2016), Bodine y Rasmussen (2017), Houze et al. (2017), Bettolli et al. (2021) y Coppola et al. (2020) han empleado metodologías similares.

En los casos estudiados se encontró una diferencia de una a dos horas entre las observaciones y las simulaciones de los SCM. La mayoría de tales diferencias podrían relacionarse con el hecho de que las simulaciones no incluyeron un procedimiento de asimilación de datos y no operaron en modo *nowcasting*, transcurriendo, por lo general, más

Tabla 2. Parametrizaciones empleadas en las simulaciones CP con el modelo WRF

Parametrizaciones	
Microfísica	Morrison
Capa límite planetaria	YSU
Radiación onda larga y corta	RRTMG
Capa superficial (<i>Surface layer</i>)	Monin-Obukhov
Modelo de superficie terrestre	Noah
Convección de cúmulos (d01 únicamente)	New Tiedtke

de 20 horas entre la hora de inicialización y la hora de los eventos. Esto también explicaría, parcialmente, las diferencias entre los detalles finos de la ubicación de los SCM, pero las características de los simulados fueron lo suficientemente representativas de los observados en términos de ubicación, extensión, hora aproximada y duración. En particular, las simulaciones lograron reproducir la formación de SCM en una región tropical de topografía compleja, capturando de forma realista las diferentes etapas del ciclo de vida de las tormentas en los casos de estudio tanto en el tiempo como en el espacio. Al cumplirse estas condiciones, procedimos, entonces, a analizar las condiciones que pudieron ser precursoras de los SCM simulados, con énfasis en las estructuras de mesoescala en la región.

Resultados

Nubosidad y precipitación

La nubosidad reportada por el NCEP-MERGIR mostró áreas de menor extensión (**Figura 2 a, e, i, m**) en comparación con las simuladas por el WRF en todos los eventos (**Figura 2 b, f, j y n**). Además, hubo desfases temporales de 1 a 2 horas entre las etapas del ciclo de vida de los SCM reales y los simulados. Sin embargo, el WRF ubicó coherentemente los núcleos convectivos fríos y profundos correspondientes a los SCM, reproduciendo la iniciación de las tormentas en el piedemonte de la cordillera Central de los Andes y la maduración (momento de mayor extensión de nubosidad y máxima tasa de precipitación) (**Houze et al., 2018**) de los SCM sobre las planicies del Caribe colombiano (**Figura 2 b, f, j y n**), en coherencia con lo observado en los campos del NCEP-MERGIR (**Figura 2 b, f, j y n**). Asimismo, se evidenció un acuerdo en el desplazamiento de los SCM en dirección hacia el noroeste (es decir, desde el continente hacia el mar) entre las observaciones y las simulaciones. Los campos de precipitación acumulada a 12 horas mostraron que las estimaciones satelitales del GPM-IMERG (**Figura 2 c, g, k, o**) presentaron una cobertura espacial más extensa que las simulaciones realizadas con el modelo WRF (**Figura 2 d, h, l, p**). No obstante, el modelo logró ubicar de manera realista las regiones de mayores acumulados de precipitación (**Figura 2c, d, g, h, k, l, o y p**). En general, las simulaciones a escala de CP con el WRF generaron SCM con patrones de TB que indicaban núcleos nubosos más amplios, pero con precipitaciones más concentradas, espacialmente en comparación con las observaciones.

La **Figura 3** muestra la serie de tiempo de los acumulados de precipitación estimados por promedios espaciales con el GPM-IMERG y el WRF, y los medidos por las estaciones del IDEAM. La comparación no corresponde exactamente a las mismas áreas, ya que el foco se puso en comparar las magnitudes de los mayores acumulados de las estructuras de precipitación según los estimados satelitales y las simulaciones. Por otro lado, no se utilizó filtro para que las acumulados comenzaran en 0 mm; por ejemplo, para el evento Bolívar el GPM y el IDEAM reportaron precipitaciones previas al inicio del SCM, es decir, señales antes de la iniciación de los eventos.

Se incluyeron datos de las estaciones *in situ* del IDEAM durante los eventos como referencia, ya que los productos de precipitación en formato de cuadrícula (por ejemplo, los del GPM-IMERG) pueden presentar sesgos asociados a su resolución espacial relativamente gruesa y ello puede conducir a subestimaciones, por ejemplo para representar eventos extremos (**Tan et al., 2016; Pradhan et al., 2022**). No obstante, para el caso de Colombia se ha demostrado que, a pesar de estas limitaciones, el GPM-IMERG ofrece uno de los mejores estimados de precipitación disponibles (**Valencia et al., 2023**).

En todos los casos de estudio, los datos de la precipitación simulada y la satelital subestimaron los acumulados reales registrados por el IDEAM, aunque en los eventos Magdalena y Córdoba, los acumulados simulados por el WRF se acercaron más a los registros de las estaciones (**Figura 3 b y c**). En el caso del evento Magdalena, se destaca que la simulación a 1,3 km (dominio d03) reprodujo un acumulado final de 25 mm, coincidiendo con el registrado por el IDEAM, mientras que a menor resolución (d02, 4 km) se obtuvieron valores menores (**Figura 3 b**). En el caso del evento Córdoba, las tres

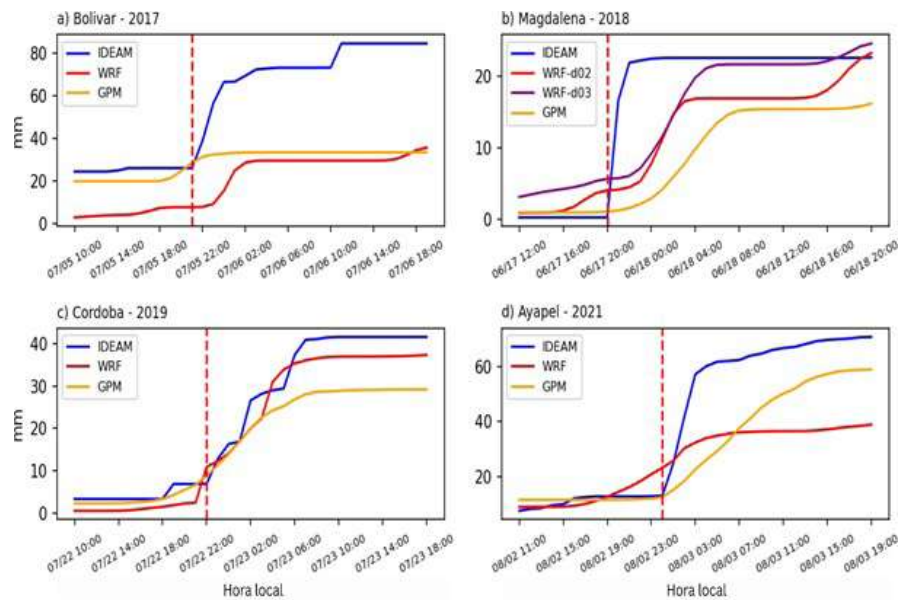


Figura 3. Series de tiempo de la precipitación acumulada medida por el GPM-IMERG (naranja), el IDEAM (azul), y las simulaciones del WRF (rojo) para (a) el evento Bolívar, (b) el evento Magdalena, (c) el evento Córdoba, y (d) el evento Ayapel. Para el evento Magdalena se incluyeron los acumulados del dominio d03 y para el resto de eventos solo el dominio d02. La serie del IDEAM se construyó con base en el promedio de estaciones disponibles en cada evento (Figura 2). Las series del GPM-IMERG y el WRF se calcularon a partir de promedios espaciales sobre los cuadros graficados en los campos de precipitación de la Figura 2, los cuales representan los mayores acumulados de los SCM observados y simulados en cada caso. La línea roja punteada representa el inicio de cada evento. Las señales de precipitación previas a la hora del evento son consecuencia de eventos aislados anteriores a la organización del SCM. En las observaciones (IDEAM y GPM) no se filtraron las señales de lluvias previas a las mostradas, por lo que no empiezan necesariamente desde cero (p. ej., Figura 3 c).

fuentes de información sugieren un inicio del evento de precipitación alrededor de las 22:00 HL (correspondiente a UTC-5) del 22 de julio; sin embargo, los acumulados más realistas correspondieron a los del WRF (Figura 3 c). Por otro lado, en los eventos Bolívar y Ayapel, tanto los estimados satelitales como los acumulados simulados subestimaron la precipitación y presentaron sesgos temporales en comparación con los datos de las estaciones disponibles (Figura 3 a y d).

Condiciones sinópticas asociadas a los eventos de SCM

Para complementar la lista de posibles precursores de los eventos de SCM, se analizaron las condiciones sinópticas y de precipitación con base en la información del reanálisis ERA5 y los estimados de precipitación de GPM, respectivamente (Figuras 2S y 3S, <https://www.raccefyfn.co/index.php/raccefyfn/article/view/3294/5335>).

Las anomalías diarias de altura geopotencial a 850 hPa (Figura 2S, <https://www.raccefyfn.co/index.php/raccefyfn/article/view/3294/5335>) evidenciaron que en los eventos Bolívar (Figura 2Sa, <https://www.raccefyfn.co/index.php/raccefyfn/article/view/3294/5335>), Magdalena (Figura 2Sb, <https://www.raccefyfn.co/index.php/raccefyfn/article/view/3294/5335>) y Ayapel (Figura 2Sd, <https://www.raccefyfn.co/index.php/raccefyfn/article/view/3294/5335>) se observaron gradientes a escala continental, con anomalías de mayor magnitud en Suramérica subtropical, en comparación con el noroeste de Colombia, lo que pudo contribuir a que los vientos de la baja troposfera tuvieran una dirección predominante hacia el norte, un patrón de escala sinóptica relacionado con vientos desde el sur en niveles bajos hacia el noroeste de Colombia. Dicho patrón es más

claro en los casos de los eventos Magdalena (**Figura 2Sa**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>) y Ayapel (**Figura 2Sd**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>). En contraste, durante el evento Córdoba se registró un patrón diferente, ya que las anomalías negativas se concentraron en el sur del continente, lo cual indujo vientos orientados hacia el sur.

En los casos de Magdalena y Ayapel, el gradiente de presión promovió la formación de una circulación sinóptica caracterizada por anomalías de vientos del sur que se desplazaron desde el Amazonas hacia el norte del continente (**Figura 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>). Estos flujos pudieron ingresar por el sur de Colombia y ser canalizados por los valles de Magdalena y Cauca, favoreciendo flujos hacia el Caribe colombiano y contribuyendo al desarrollo de condiciones propicias para la convección profunda. Por el contrario, en los eventos Bolívar y Córdoba, el flujo amazónico presentó una orientación contraria (**Figura 2Sa y c**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>).

Un segundo patrón sinóptico relevante fue el paso de ondas tropicales (OT), que suelen estar asociadas a anomalías positivas de vorticidad relativa y a condiciones de baja presión en niveles bajos sobre el noroeste de Suramérica (**Giraldo-Cardenas et al.**, 2022). Se pudo observar el desplazamiento de estas ondas en sincronía con la precipitación asociada a los SCM (**Figura 3S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>). En tres de los cuatro eventos (Bolívar, Córdoba y Ayapel, **Figuras 3S a, c, d**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>, respectivamente), se observó un solapamiento entre las anomalías positivas de vorticidad y las señales de precipitación, lo que sugiere que el paso de una OT pudo haber contribuido a establecer un ambiente favorable para la convección, especialmente en la baja troposfera. En cambio, este patrón no fue evidente en el evento Magdalena (**Figura 3S b**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>), por lo que su desarrollo pudo haber respondido a forzamientos de distinta naturaleza.

Condiciones de mesoescala asociadas a los eventos de SCM

Las simulaciones CP con el WRF se utilizaron para analizar la circulación de mesoescala asociada a los SCM, buscando verificar los mecanismos no capturados por el ERA5 debido a su menor resolución horizontal.

Vientos canalizados por el Magdalena. La **Figura 4** presenta los campos de viento y la relación de la mezcla de vapor de agua a 850 hPa sobre los valles de Magdalena y Cauca entre la iniciación (Córdoba y Ayapel) y la maduración (Bolívar y Magdalena) de los eventos, es decir, los momentos en que la circulación en dichos valles fuera lo más representativa y clara posible.

En los eventos Magdalena y Ayapel (**Figura 4b, d**) se observó una corriente de vientos fuerte, procedente del sur, que cruzó el valle del Magdalena y alcanzó el sur de Córdoba, lugar donde se iniciaron los SCM. Sin embargo, esta corriente presentaba contenidos de humedad inferiores a los del aire sobre el Caribe colombiano, lo que sugiere que favoreció principalmente la convergencia de masa y no necesariamente el aporte de humedad. Además, la diferencia en densidades entre la corriente seca del sur y el aire más húmedo sobre el mar Caribe pudo haber generado un efecto similar a una corriente de densidad, impulsando el ascenso del aire húmedo. En contraste, durante los eventos Bolívar y Córdoba (**Figura 4a, c**), los vientos canalizados por el valle del Magdalena no lograron alcanzar el sur del Caribe colombiano, posiblemente debido a que su intensidad fue insuficiente para atravesar toda la extensión del valle.

Los vientos desde el sur en los casos Magdalena y Ayapel (**Figura 4b, d**) se asociaron con una circulación de escala sinóptica de vientos desde el sur y centro del continente (pasando por partes de la Amazonía) (**Figura 4 b, d**), que luego fueron canalizados por el valle del Magdalena. Este efecto, el cual incluye el aumento en la velocidad de los vientos por conservación de masa, pudo favorecer la convergencia de masa sobre el sur de la región de Córdoba, lugar donde se desarrollaron los SCM.

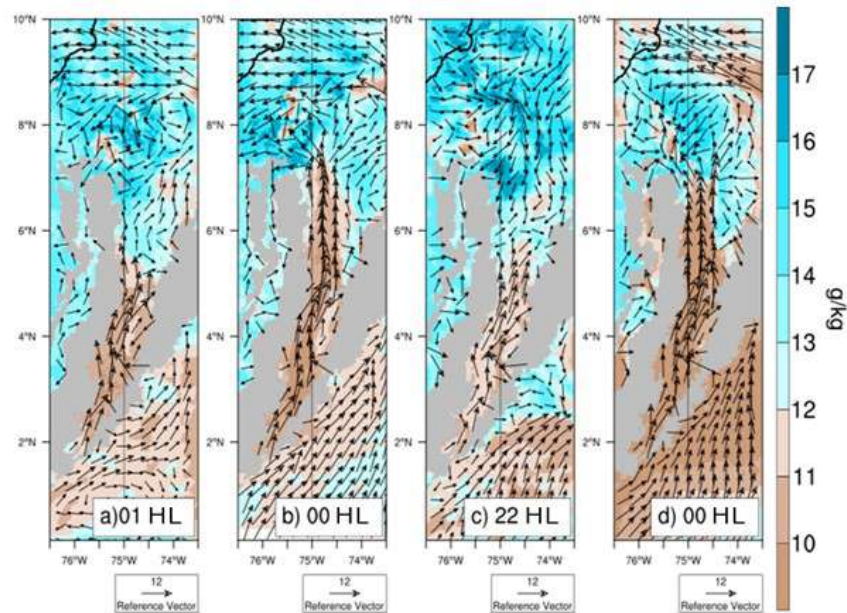


Figura 4. Campos de relación de mezcla de vapor de agua (colores) y vientos a 850 hPa (vectores) simulados por el modelo WRF para los eventos (a) Bolívar, (b) Magdalena, (c) Córdoba y (d) Ayapel.

Vientos de mar a tierra y vientos canalizados por la topografía (o tipo brecha). En diversos estudios se han reportado las características y efectos de las brisas marinas en partes de las costas del Caribe (Pérez *et al.*, 2018) y del Pacífico colombianos (López & Howell, 1967). En estas regiones, los vientos en niveles bajos, asociados con brisas marinas, pueden transportar aire húmedo desde el mar hacia el interior del continente, más allá de la línea de costa (López & Howell, 1967; Warner *et al.*, 2003; Martínez *et al.*, 2024b). Los vientos costeros han sido vinculados al desarrollo de la convección profunda, tanto por el transporte de humedad como por su papel en la generación de zonas de convergencia (Simpson *et al.*, 1977; Miller *et al.*, 2003; Azorín-Molina *et al.*, 2014). En este estudio se analizaron los campos del máximo de energía potencial disponible para la convección (*convective available potential energy*, CAPE) y vientos a 925 hPa a partir de las simulaciones CP con el modelo WRF (Figura 5).

Durante la tarde del evento Magdalena (Figura 5a), se observaron vientos débiles con dirección del continente al mar sobre las costas del norte (Caribe), mientras que en las costas del sur (Pacífico) se registró una corriente concentrada de vientos del mar al continente. A pesar de la diferencia en las direcciones del viento, se evidenciaron valores de CAPE superiores a 3100 J/kg sobre el continente (Figura 5a). Durante la noche (Figura 5b–c) se notó un patrón de vientos de mar a tierra por el Caribe, especialmente cerca de las 22:00 HL, lo que posiblemente contribuyó con el transporte de aire inestable de tierra adentro, con valores de CAPE mayores a 3500 J/kg sobre las tierras bajas del norte. Un comportamiento similar se observó para el evento Bolívar (no se muestra aquí).

En el caso del evento Córdoba (Figuras 5d-f), además de la presencia de vientos desde el Caribe, hubo una incursión de vientos desde el Pacífico (parte inferior izquierda en la Figura 5d), lo que sumado a los vientos más fuertes de mar a tierra y los vientos desde el nororiente produjo una zona de mayor convergencia (Figura 5e, f), con una mayor concentración de valores elevados de CAPE sobre la región, factores que contribuyeron a la formación del SCM de este evento. Un comportamiento similar se observó durante el evento Ayapel (no se muestra aquí). Los vientos nocturnos de mar a tierra sobre las tierras bajas del interior del continente podrían corresponder a una combinación de una brisa de mar a tierra iniciada durante las horas del día, cuyos efectos se extienden más adentro en

el continente durante la noche al combinarse con un máximo nocturno de viento, como se describe en la siguiente subsección. Las circulaciones asociadas con las brisas de mar a tierra, que se extienden más de 100 km tierra adentro, han sido reportadas para otros lugares del mundo (Miller *et al.*, 2003; Azorín-Molina *et al.*, 2014; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2020), y más específicamente en la región de este estudio (Figura 4 y texto asociado en Martínez *et al.*, 2024b).

Además, en la Figura 5 se señalan los vientos del nordeste que atraviesan el corredor topográfico entre los Andes del norte y la Sierra Nevada de Santa Marta (comparar Figura 5 con Figura 1a). Esta configuración favorece vientos canalizados (tipo brecha), ya que el flujo de niveles bajos proveniente del Caribe puede acelerarse al pasar por este estrechamiento. Los vientos intensificados resultantes pudieron contribuir a la convergencia observada sobre las planicies del norte (Figuras 5b, c, e, f), incluida la región de génesis y desarrollo de los SCM.

Máximos nocturnos de viento tierra adentro. Los máximos nocturnos de viento en niveles bajos pueden ocurrir debido al incremento nocturno de estabilidad estática cerca de la superficie, la reducción del mezclado vertical profundo (el cual durante el día reduce el momentum en la parte superior de la capa límite), y la consecuente reducción del efecto de tipo arrastre sobre los vientos de niveles bajos más arriba de la capa superficial (Markowski & Richardson, 2011). En el caso del norte de Suramérica, los máximos nocturnos de niveles bajos se han identificado en el Orinoco asociados con el chorro del Orinoco, por ejemplo (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2020). Además, Martínez *et al.* (2024b) reportaron la presencia de máximos nocturnos de niveles bajos para la misma región que aquí tratamos a partir de información representativa de los meses de junio, julio y agosto a lo largo de varios años (Figura 4 de Martínez *et al.*, 2024b).

Los máximos nocturnos de viento en niveles bajos podrían contribuir a que se extiendan tierra adentro los efectos de los vientos de mar a tierra iniciados con la brisa marina durante la tarde (Viner *et al.*, 2021). En general, las corrientes de chorro de niveles bajos (*low level jets*, LLJs) pueden contribuir en la organización de la convección (Trier *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2024a). Para verificar la presencia de máximos nocturnos

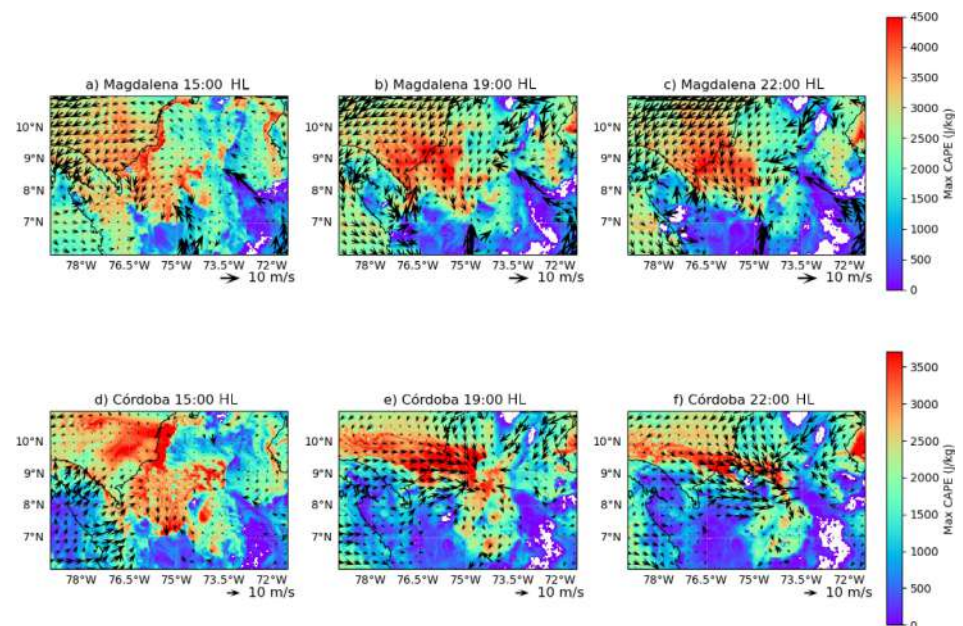


Figura 5. Campo de energía potencial disponible para la convección (CAPE) máxima (colores) y vientos a 925 hPa (vectores) simulados por el modelo WRF para diferentes momentos durante el día de los eventos Magdalena (a-c) y Córdoba (d-f).

de viento en los casos estudiados, se analizaron los perfiles verticales de velocidad y el componente meridional del viento cada 15 minutos. Los análisis mostraron que hubo fortalecimiento de los vientos nocturnos cerca al piedemonte de los Andes en el sur de la región, donde inició la actividad de los SCM. Posteriormente, se estudiaron diferentes segmentos de la estructura vertical y se seleccionaron los perfiles que mejor evidenciaban el fortalecimiento de los vientos dentro de la capa límite planetaria (*planetary boundary layer*, PBL) entre los 0,5 y los 1,5 km de altura. Así, se decidió mostrar los contrastes entre las horas de la tarde (14:00 y 16:00 HL) y las 20:00 HL, evidenciando el posible efecto de chorro nocturno (**Figura 6**).

En el evento Bolívar se observaron vientos nocturnos intensos hacia al sur por debajo de 1 km de altura, registrados a más de 100 km tierra adentro (**Figura 6 a-b**). En el evento Córdoba también se evidenciaron vientos hacia el sur fortalecidos durante la noche (**Figuras 6 e-f**), con el perfil vertical del viento mostrando una “nariz” de vientos máximos durante la noche aproximadamente a 1 km de altura sobre la superficie (20:00 HL) (**Figura 6 f**). En este caso, la evolución del perfil vertical de vientos entre la tarde y la noche se asemeja al de un chorro nocturno (Tijm *et al.*, 1999; Markowski & Richardson, 2011; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2020), en tanto que el máximo nocturno es consistente con los resultados de ciclo medio diurno reportados por Martínez *et al.* (2024b) para la misma región y temporada de estudio.

En el caso del evento Magdalena, se registraron vientos fuertes hacia el norte durante la noche (**Figura 6c, d**), aunque no en la zona de máximos nocturnos vistos en los eventos Bolívar y Córdoba. Al tratarse de señales a 2 km de altura, es posible que estos vientos estuvieran asociados con los vientos del sur canalizados por el valle del Magdalena y que provinieran del centro y sur del continente (**Figuras 4b, 6c y 6d**). La presencia de vientos intensos al sur de la Serranía de San Lucas sugiere que las interacciones entre los vientos del valle y la topografía generaron un ascenso orográfico, lo que pudo desencadenar los procesos convectivos relacionados con el SCM de este evento.

En el caso del evento Ayapel, la simulación también mostró vientos tierra adentro, los cuales se fortalecieron durante la noche, especialmente por debajo de 1 km de altura (**Figuras 6 g, h**). Estas características se asemejan al máximo nocturno de viento

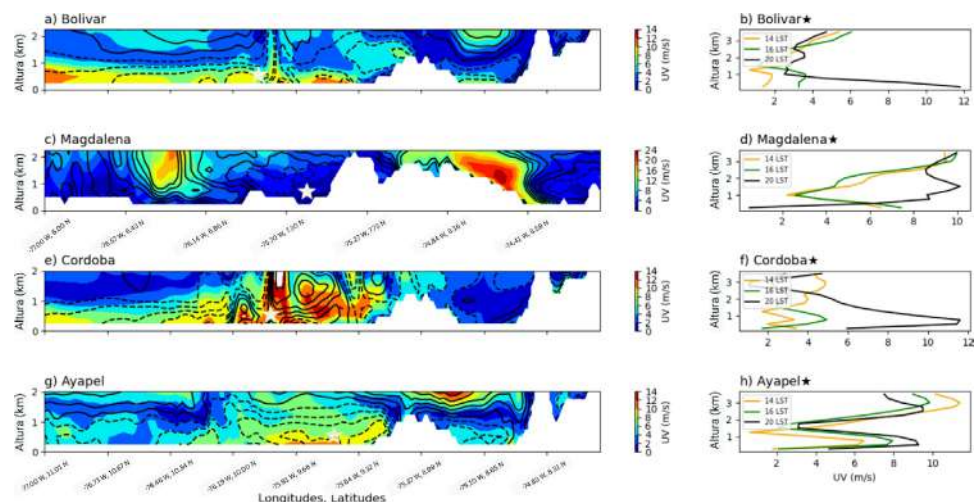


Figura 6. Secciones verticales de velocidad del viento alrededor de las 20:00 HL (contornos) y del viento meridional (las líneas punteadas indican vientos hacia el sur, y las líneas continuas muestran vientos hacia el norte) (**a, c, e, g**), y perfiles verticales de velocidad del viento a las 14:00, 16:00 y 20:00 HL en el día de cada evento (**b, d, f, h**). La estrella marca la región donde se calculó el perfil vertical. (**a y b**) corresponden al evento Bolívar, (**c y d**) al Magdalena, (**e y f**) al Córdoba y (**g y h**) al Ayapel.

descrito anteriormente para los eventos Bolívar y Córdoba. Además, en el evento Ayapel se registró la incursión de vientos desde el sur, provenientes del sur y centro del continente (escala sinóptica) y canalizados por el valle del Magdalena (**Figura 4d**). La combinación de estos dos ingredientes (vientos tierra adentro y vientos del sur) favoreció la convergencia de masas, el transporte de humedad y la formación de una zona de intensa convección asociada al SCM. En particular, la aceleración nocturna tierra adentro favoreció la convección profunda en la región hasta dos horas antes de la iniciación de los SCM.

Incursiones de aire húmedo en niveles bajos. La **Figura 7** muestra la evolución temporal de los flujos horizontales de humedad alrededor del momento de iniciación de dos de los cuatro eventos analizados para así identificar las posibles fuentes de humedad que alimentaron el desarrollo de los SCM, resaltando cómo evolucionó su transporte antes y durante la formación de las tormentas.

En el evento Córdoba se registraron valores positivos del flujo zonal de humedad a 850 hPa en la región del Pacífico (ver definición en la última fila de la **Figura 7**), lo que sugiere transporte de humedad desde el oeste, incluido el Pacífico oriental, desde las 22:00 HL del día 22 (22-22 en la **Figura 7a**), aproximadamente cuatro horas antes de la iniciación del SCM sobre la región de interés (**Figura 7a**). En contraste, el flujo zonal a 925 hPa se orientó en sentido opuesto (con valores negativos), lo que redujo el aporte de humedad en este nivel. Durante la maduración del SCM, alrededor de las 02:00 HL (23-02 en la **Figura 7a**), los vientos a 925 y 850 hPa adquirieron una dirección predominante hacia el Caribe (valores positivos del viento zonal), favoreciendo el transporte de humedad hacia el sistema (**Figura 7a**).

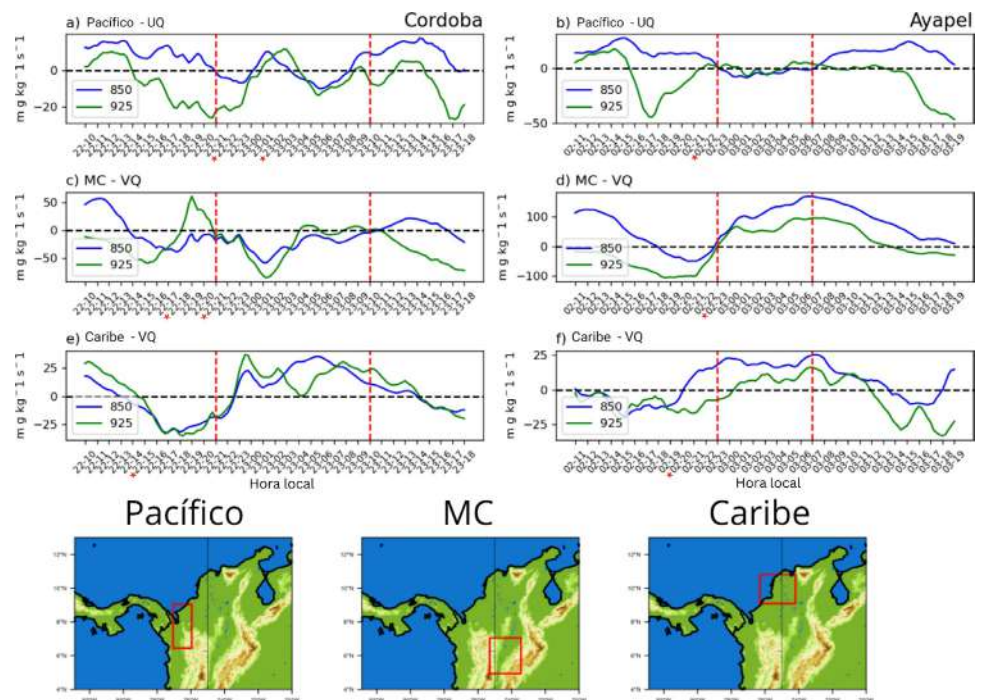


Figura 7. Series de tiempo de las componentes zonal y meridional de flujo horizontal de vapor de agua (QU y QV) a 925 (verde) y 850 hPa (azul) en la simulación del evento Córdoba (**a, c y e**), y el evento Ayapel (**b, d y f**), según promedios sobre las diferentes regiones de interés: Pacífico (flujo zonal), Magdalena-Cauca (MC) (flujo meridional) y Caribe (flujo meridional). Las líneas rojas punteadas indican el inicio y la finalización de cada evento. Las estrellas señalan momentos importantes en los flujos de la tasa de mezcla de vapor de agua.

En la región Magdalena-Cauca (MC), al sur de la ubicación de los SCM (ver definición en **Figura 7**, última fila), la aparición de flujos meridionales negativos sugiere que no hubo transporte de masas húmedas desde el sur en niveles bajos hacia la región del SCM durante la mayoría del tiempo entre las 21:00 H del día 22 y las 09:00 H del día 23 (**Figura 7c**). La única excepción ocurrió entre las 18:00 y 21:00 H del día 22 (22-18 y 21-21 en la **Figura 7c**), cuando se observó un flujo desde el sur hacia el Caribe (es decir, flujo de humedad meridional positivo) a 925 hPa. Sin embargo, durante el resto del periodo analizado, la dirección de los vientos en la baja troposfera en la región MC fue hacia el interior del valle (es decir, hacia el sur), limitando el flujo de humedad hacia el SCM (es decir, hacia el norte) (**Figura 7c**).

Por otro lado, los vientos en la baja troposfera sobre el Caribe, al norte del SCM (ver región Caribe en la **Figura 7**), mostraron una dirección persistente hacia el continente, es decir, con flujo meridional negativo desde aproximadamente siete horas antes de la iniciación del evento (**Figura 7e**). Este patrón pudo haber favorecido el transporte de humedad sobre el continente, proporcionando un componente clave para el desarrollo del SCM Córdoba. En el evento Bolívar se observaron patrones similares.

Durante el evento Ayapel los vientos provenientes de la región del Pacífico (al oeste del SCM) presentaron valores positivos, sugiriendo un flujo hacia el este aproximadamente 12 horas antes de la iniciación del SCM, que cambió de dirección (signo) tras el inicio del evento alrededor de las 23:00 HL del día 2 (02-22 en la **Figura 7b**). Este comportamiento sugiere un aporte de humedad desde el Pacífico hacia la región donde se desarrolló el sistema antes de la iniciación del SCM. En la región MC (es decir, desde el sur), el flujo predominante se orientó hacia el norte (valores positivos), o sea en dirección a la zona de iniciación del evento, intensificándose después del inicio del SCM (**Figura 7d**). Como se observó en la **Figura 4d**, estas masas de aire son relativamente más secas en comparación con las provenientes del Caribe; sin embargo, su ingreso pudo haber favorecido la convergencia de masa, impulsando la convección. Un patrón de vientos similar se detectó en la simulación del evento Magdalena. En la baja troposfera sobre la costa Caribe (es decir, desde el norte, con valores negativos), los vientos durante el evento Ayapel mostraron una estructura comparable a la de los eventos Córdoba y Bolívar, con una componente predominante desde el norte (hacia el continente) antes de la iniciación del sistema y un cambio de dirección posterior a su momento de maduración.

Escalas de tiempo de convergencia en niveles bajos y agua precipitable. La **Figura 8** muestra las series de tiempo de agua precipitable y la divergencia del viento en la baja troposfera durante el periodo de actividad de los SCM. En todos los casos se observó un aumento progresivo del agua precipitable 6 a 7 horas antes de la iniciación de los sistemas, alcanzando un máximo durante la génesis. Posteriormente, tras el inicio de la precipitación, los valores disminuyeron gradualmente, indicando el consumo de humedad atmosférica asociado al desarrollo convectivo (**Figura 8**).

Los valores de divergencia del viento antes de la iniciación de los eventos fueron mayormente negativos, evidenciando convergencia en la baja troposfera aproximadamente entre 4 y 7 horas antes del inicio de la convección profunda. Tras la formación de los SCM, esta señal cambió gradualmente a valores positivos, posiblemente asociados con flujos de salida de la tormenta, como las corrientes descendentes o los flujos inducidos por la precipitación.

Aunque la convergencia previa a la génesis fue consistente en todos los casos, los patrones de viento que la generaron variaron entre eventos. En Córdoba y Bolívar, la convergencia se asoció principalmente con flujos provenientes de las costas Caribe y Pacífica, junto con vientos tipo brecha desde el noreste (**Figura 5**). En el evento Magdalena, en cambio, esta fue impulsada por vientos del sur canalizados por el valle del Magdalena. El evento Ayapel presentó una combinación de estos mecanismos (flujos desde el Pacífico y el Caribe, máximo nocturno de viento, vientos de brecha del noreste y vientos canalizados desde el sur). Estos resultados sugieren que es posible que múltiples fuentes de humedad y forzamientos de mesoescala se combinen para generar condiciones favorables al desarrollo de la convección profunda organizada.

Estructura vertical y movimiento de las tormentas. Las simulaciones permitieron analizar la anatomía de las tormentas mediante perfiles verticales de reflectividad y viento (**Figura 9**). En todos los casos se observaron columnas anchas de reflectividad superiores a 30 dBZ, típicas de núcleos convectivos anchos y profundos (**Houze et al., 2015; Zuluaga & Houze, 2015**). Los SCM iniciaron su actividad cerca del piedemonte de la Serranía de San Lucas (~75,2°W, 8,82°N), donde las celdas convectivas (CC) alcanzaron alturas mayores a 10 km (**Figura 9**).

A medida que las CC se organizaron y alcanzaron extensiones horizontales de decenas de kilómetros, comenzaron a desplazarse hacia las planicies del noroeste. En estas zonas, la ausencia de obstáculos favoreció su desarrollo horizontal y vertical hasta alcanzar la etapa de maduración (contornos rojos en la **Figura 9**). Durante esta fase se distinguieron

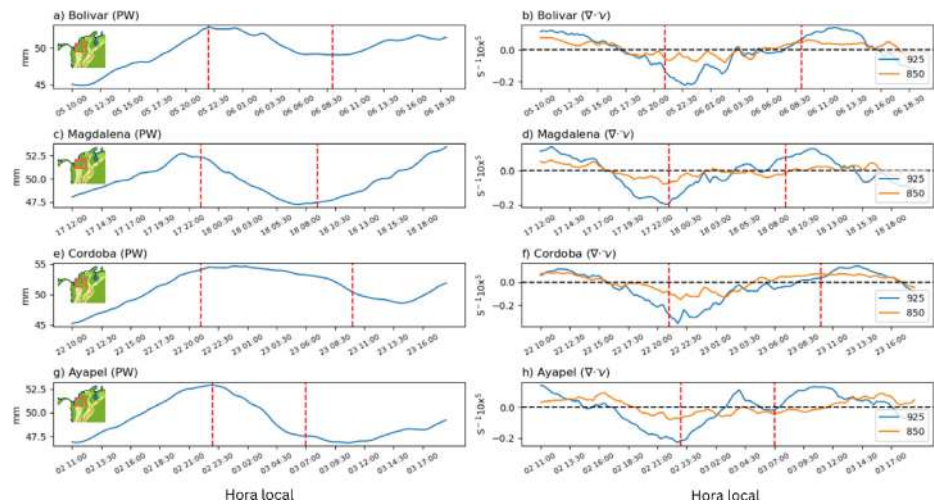


Figura 8. Series de tiempo de agua precipitable (izquierda) y divergencia de vientos (derecha) a 925 (azul) y 850 hPa (rojo) en los eventos simulados Bolívar (**a y b**), Magdalena (**c y d**), Córdoba (**e y f**), y Ayapel (**g y h**). Las líneas verticales punteadas en rojo indican el inicio y finalización del evento. La línea horizontal negra punteada indica el cambio de signo en la divergencia. Los mapas dentro de los paneles representan la región en la que se calculó el promedio espacial.

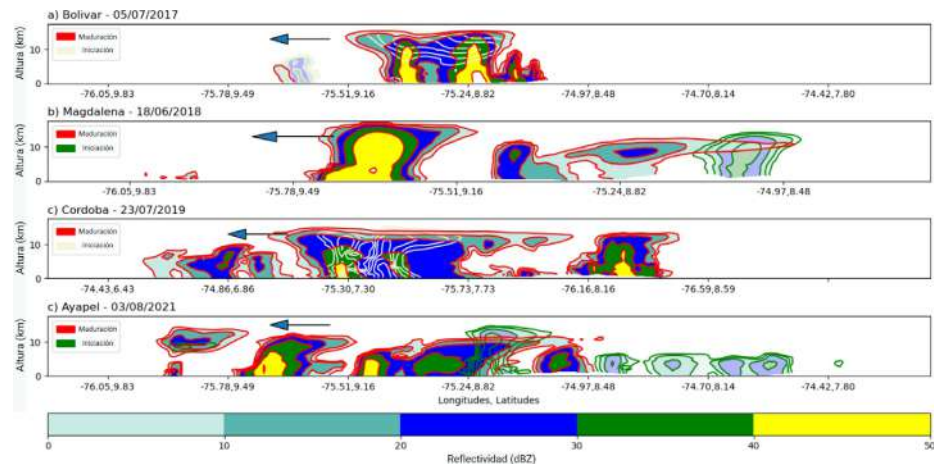


Figura 9. Secciones verticales de reflectividad para la etapa de maduración (contornos rojos) y la etapa de iniciación (contornos blancos y verdes) en las simulaciones de los eventos (**a**) Bolívar, (**b**) Magdalena, (**c**) Córdoba y (**d**) Ayapel. Las flechas representan el movimiento de los SCM. Los perfiles verticales corresponden a las líneas señaladas en la **Figura 1**.

claramente la región convectiva, con reflectividades > 40 dBZ (amarillo en la **Figura 9**), y las regiones estratiformes asociadas, cercanas a 30 dBZ (verde en la **Figura 9**). La CC de mayor desarrollo horizontal correspondió al evento Córdoba, en concordancia con los campos del NCEP-MERGIR (**Figuras 2i y 9c**), mientras que el sistema de menor extensión fue el del evento Bolívar (**Figuras 2a y 9c**).

La duración de los eventos fluctuó entre 8 y 13 horas. Los sistemas Bolívar y Córdoba mostraron desplazamientos poco notorios durante las fases de iniciación y maduración (**Figuras 9a y 9c**), aunque en la etapa de decaimiento alcanzaron la costa. El evento Bolívar recorrió aproximadamente 107 km en 12 horas ($\sim 8,33 \text{ km h}^{-1}$), mientras que el de Córdoba se desplazó cerca de 214,54 km en 13 horas ($\sim 16,46 \text{ km h}^{-1}$). No obstante, dado que durante las fases iniciales no se evidenció un desplazamiento claro (**Figuras 9a y 9c**), es probable que la velocidad del sistema haya variado a lo largo de su ciclo de vida.

En contraste, los eventos Magdalena y Ayapel mostraron desplazamientos más evidentes. El sistema Magdalena recorrió aproximadamente 155 km entre su génesis y su disipación en 8 horas ($\sim 19,25 \text{ km h}^{-1}$), mientras que el Ayapel se desplazó cerca de 195 km en 10 horas ($\sim 19,55 \text{ km h}^{-1}$).

Discusión

La interacción entre la topografía montañosa y el ingreso de aire cálido, húmedo e inestable desde el océano parece haber desempeñado un papel clave en la activación de la convección asociada a los SCM. Las simulaciones CP con el modelo WRF mostraron que las CC alcanzaron alturas superiores a los 11 km, y una vez organizadas en los SCM, evolucionaron hasta su etapa de madurez sobre las tierras bajas (particularmente en los departamentos de Córdoba, Bolívar y Sucre). En todos los casos se observó un desplazamiento sostenido hacia el noroeste, es decir, en dirección al mar Caribe, donde los sistemas eventualmente se disiparon. Este comportamiento es consistente con lo reportado en estudios previos sobre sistemas convectivos en la región (**Zuluaga & Houze, 2015; Liu *et al.*, 2020; Hernández-Deckers, 2022; Robledo *et al.*, 2024**).

Los patrones de mesoescala simulados por el WRF sugieren varios componentes, además de los sinópticos mencionados anteriormente, que favorecieron el desarrollo de los SCM (**Figura 10**). El primero corresponde a vientos de mar a tierra que facilitaron el transporte de aire cálido, húmedo e inestable del mar Caribe hacia el interior del continente, con aumentos en la velocidad entre 2 y 6 horas antes del inicio del SCM (**Figura 5, Figura 10a**). Además, en algunas noches la disminución del efecto de fricción de la capa límite planetaria pudo favorecer un fortalecimiento de los vientos entre los 0,5 y 1,5 km de altura (**Figura 6**), de forma similar a un chorro nocturno. De este modo, la advección asociada a la brisa marina se pudo extender tierra adentro más de 100 km durante parte de la noche (**Figura 5**), alcanzando su mayor intensidad unas dos horas antes de la iniciación de los SCM. Este tipo de incursión tierra adentro y la aparición de máximos nocturnos de viento ha sido reportada en otros estudios (**Tijm *et al.*, 1999; Azorin-Molina *et al.*, 2014; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2020**), incluyendo la región de interés de este estudio (**Martínez *et al.*, 2024b**). Este fortalecimiento favoreció la formación de líneas de convergencia cerca de la Serranía de San Lucas, zona donde comenzaron los eventos. Además, estructuras como los LLJ y los máximos nocturnos de viento pueden contribuir a la convección organizada vía los efectos en la cortante y por transporte elevado de aire húmedo e inestable (**Trier *et al.*, 2006**). Así, una vez iniciadas las tormentas, la convección organizada pudo haber promovido que este patrón persistiera en el tiempo como un mecanismo de transporte de aire húmedo o inestable hacia los SCM. Este tipo de configuración nocturna se ha documentado como un mecanismo eficiente para la acumulación de humedad y la promoción de convección profunda en otras regiones del mundo (**Buckley & Kurzeja, 1997; Tijm *et al.*, 1999; Azorín-Molina *et al.*, 2014; Viner *et al.*, 2021**).

Un segundo componente de interés corresponde a la canalización de vientos a lo largo del valle del Magdalena (**Figura 10b**), lo cual puede contribuir con la formación de zonas de convergencia debido al aumento de velocidad debido a la topografía circundante. En los

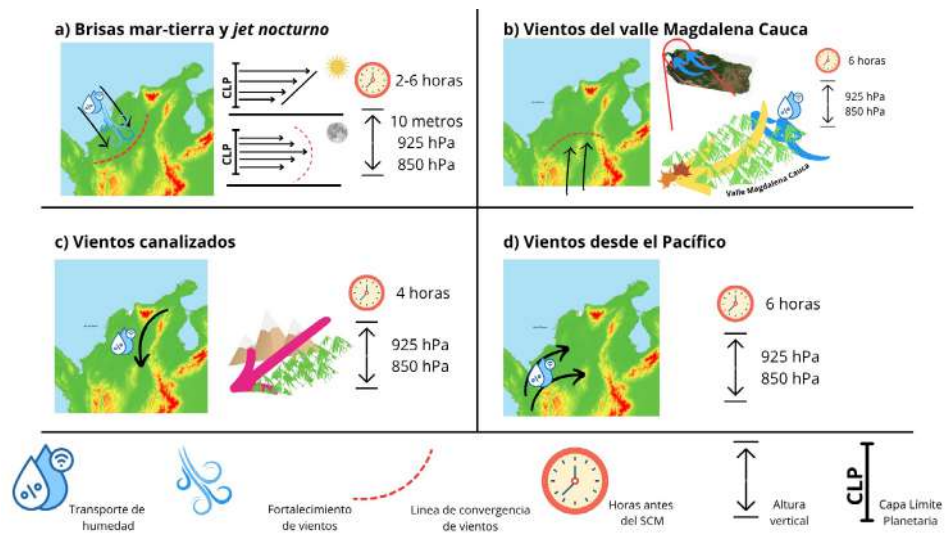


Figura 10. Ilustración que resume los mecanismos de mesoescala asociados al desarrollo de los SCM sobre el noroeste de Suramérica identificados en este estudio: **(a)** patrón de la brisa de mar a tierra y penetración tierra adentro, junto con máximo nocturno de viento; **(b)** circulación de vientos canalizados por los valles del Magdalena y Cauca (o vientos tipo brecha), **(c)** vientos canalizados desde el noreste y **(d)** vientos desde el Pacífico. Se incluyen mapas de la región de interés y esquemas representativos de cada tipo de circulación, así como elementos gráficos para ilustrar los procesos, variables y escalas de tiempo asociadas a cada tipo de componente.

eventos Magdalena y Ayapel se destacó la entrada de vientos en niveles bajos (850 hPa) notables hasta 6 horas antes del SCM (**Figura 2S**, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/3294/5335>) provenientes del Amazonas. Es posible que este flujo ingresara por el sur de Colombia (**Figura 4**), transportando aire relativamente más seco, aunque contribuyendo a la formación de zonas de convergencia. Esta situación muestra otro posible rol de los vientos desde la Amazonía, complementario a su ya reconocido papel en el transporte de humedad hacia el norte de Suramérica desde el punto de vista climatológico (**Espinoza et al.**, 2020). El aire del sur puede ser algo más seco, debido tanto a su origen continental (en contraste con las masas marítimas del Caribe cercano), como a la posible pérdida de humedad luego de ascender por la parte sur de los Andes antes de su descenso hacia el valle del Magdalena y al calentamiento adiabático en su recorrido hacia el norte.

El tercer tipo de componente de mesoescala corresponde a los vientos del noreste (**Figura 5**) canalizados entre la Sierra Nevada de Santa Marta y la cordillera Oriental (**Figura 1**). Debido a la topografía circundante y las velocidades resultantes (**Figura 10c**), estos vientos de tipo brecha pudieron transportar aire cálido, húmedo e inestable desde el Caribe al norte de Venezuela (similar al flujo de mar a tierra desde el noroeste) hacia la región de interés en las planicies del norte; tales vientos fueron notables aproximadamente 4 horas antes del SCM simulado. Asimismo, se muestra el rol de los vientos de niveles bajos desde el Pacífico (**Figura 7**), los cuales pueden contribuir a la acumulación de aire húmedo e inestable desde 6 horas antes del SCM (**Figura 10d**). Este resultado es consistente con los hallazgos de **Gómez-Ríos et al.** (2023, 2025), quienes señalaron la contribución de este tipo de circulación a la precipitación sobre partes de los Andes y el valle del Magdalena.

Conclusiones

Las condiciones sinópticas y de mesoescala asociadas a los SCM analizados mostraron una notable diversidad en sus patrones de circulación. No obstante, se identificaron estructuras dinámicas específicas para la región, como las brisas marinas y su extensión tierra adentro,

los máximos nocturnos de viento, los vientos canalizados por el Magdalena, y los vientos tipo brecha. También se identificaron ventanas de tiempo consistentes entre la evolución de estos patrones y el inicio de los eventos: entre 1 y 2 días para los forzamientos sinópticos y entre 4 y 8 horas para los componentes precursores de mesoescala. Estas ventanas temporales representan un factor importante en la comprensión de los patrones precursores del desarrollo de sistemas convectivos organizados como los SCM en regiones tropicales con topografía compleja.

Los acumulados de precipitación derivados de los SCM tienen implicaciones relevantes en el balance hidrológico regional y en la gestión del riesgo sobre el norte de Suramérica. Por ejemplo, el evento Ayapel generó cerca de 70 mm de lluvia durante su ciclo de vida, provocando los desastres de agosto del 2021 (publicados en *El Herald*, *Semana* y *El Tiempo* en 2021). Además, las crecientes súbitas relacionadas con lluvias fuertes pueden alterar las dinámicas hidrológicas de la región en el mediano y largo plazo (Herazo *et al.*, 2023; Serna-López & Cañon-Barriga, 2019), teniendo en cuenta que este tipo de sistemas son persistentes en las tardes-noches de JJA (Zuluaga & Houze, 2015; Liu *et al.*, 2020).

En regiones tropicales con topografía compleja y limitada cobertura de estaciones meteorológicas, el uso combinado de datos satelitales, reanálisis y simulaciones numéricas constituye una alternativa robusta para el monitoreo y análisis atmosférico. Este estudio muestra que las simulaciones en escala CP con el modelo WRF permiten reproducir características claves de los sistemas convectivos de mesoescala en el norte de Colombia y determinar los componentes atmosféricos más relevantes para su formación y desarrollo. En un contexto de limitaciones en la disponibilidad de datos y tecnologías avanzadas de monitoreo y pronóstico, los estudios de caso con modelos dinámicos en escala CP representan una oportunidad para mejorar la comprensión del riesgo hidrometeorológico local, particularmente el asociado a las lluvias fuertes y el exceso de agua en el norte de Colombia.

Información suplementaria

Ver información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3294/5335>

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación a través del programa SOS Cuenca, contrato No. 80740-490-2020, ejecutado por el Grupo GIGA de la Universidad de Antioquia.

Los datos sobre núcleos convectivos en este estudio provinieron de la base de datos del GPM-Ku de la Universidad de Washington (<http://gpm.atmos.washington.edu>).

Contribución de los autores

JCCM: metodología, investigación, análisis, escritura. **JAM:** conceptualización, metodología, investigación, escritura y revisión. **PAA:** conceptualización, metodología, investigación, escritura y revisión.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún tipo de conflicto de intereses.

Referencias

- Adams, D. K., Gutman, S. I., Holub, K. L., Pereira, D. S. (2013). GNSS observations of deep convective time scales in the Amazon. *Geophysical Research Letters*, 40(11), 2818-2823. <https://doi.org/10.1002/grl.50573>
- Ashley, W. S., Haberlie, A. M., Strohm, J. (2019). A Climatology of Quasi-Linear Convective Systems and Their Hazards in the United States. *Weather and Forecasting*, 34(6), 1605-1631. <https://doi.org/10.1175/WAF-D-19-0014.1>

- Azorín-Molina, C., Tijm, S., Ebert, E. E., Vicente-Serrano, S.-M., Estrela, M.-J.** (2014). High Resolution HIRLAM Simulations of the Role of Low-Level Sea-Breeze Convergence in Initiating Deep Moist Convection in the Eastern Iberian Peninsula. *Boundary-Layer Meteorology*, 154(1). <https://doi.org/10.1007/s10546-014-9961-z>
- Bodine, D. J. & Rasmussen, K. L.** (2017). Evolution of Mesoscale Convective System Organizational Structure and Convective Line Propagation. *Monthly Weather Review*, 145(9), 3419-3440. <https://doi.org/10.1175/MWR-D-16-0406.1>
- Córdova, M., Orellana-Alvear, J., Bendix, J., Rollenbeck, R., Céleri, R.** (2024). Large-scale dynamics of extreme precipitation in the tropical Andes: Combining weather radar observations and reanalysis data. *Meteorology and Atmospheric Physics*, 136(4), 27. <https://doi.org/10.1007/s00703-024-01022-2>
- Feng, Z., Prein, A. F., Kukulies, J., Fiolleau, T., Jones, W. K., Maybee, B., Moon, Z. L., Núñez Ocasio, K. M., Dong, W., Molina, M. J., Albright, M. G., Rajagopal, M., Robledo, V., Song, J., Song, F., Leung, L. R., Varble, A. C., Klein, C., Roca, R., ... Mejía, J. F.** (2025). Mesoscale Convective Systems Tracking Method Intercomparison (MCSMIP): Application to DYAMOND Global km-Scale Simulations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 130(8), e2024JD042204. <https://doi.org/10.1029/2024JD042204>
- Fiolleau, T. & Roca, R.** (2013). An Algorithm for the Detection and Tracking of Tropical Mesoscale Convective Systems Using Infrared Images From Geostationary Satellite. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 51(7), 4302-4315. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2012.2227762>
- Giraldo-Cárdenas, S., Arias, P. A., Vieira, S. C., Zuluaga, M. D.** (2022). Easterly waves and precipitation over northern South America and the Caribbean. *International Journal of Climatology*, 42(3), 1483-1499. <https://doi.org/10.1002/joc.7315>
- Gomez-Rios, S., Zuluaga, M. D., Hoyos, C. D.** (2023). Orographic Controls over Convection in an Inter-Andean Valley in Northern South America. *Monthly Weather Review*, 151(1), 145-162. <https://doi.org/10.1175/MWR-D-21-0231.1>
- Gutowski, W. J., Ullrich, P. A., Hall, A., Leung, L. R., O'Brien, T. A., Patricola, C. M., Arritt, R. W., Bukovsky, M. S., Calvin, K. V., Feng, Z., Jones, A. D., Kooperman, G. J., Monier, E., Pritchard, M. S., Pryor, S. C., Qian, Y., Rhoades, A. M., Roberts, A. F., Urban, N., Zarzycki, C.** (2020). The Ongoing Need for High-Resolution Regional Climate Models. *Bulletin of the American Meteorological Society*, E664-4681. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-19-0113.1>
- Hernández, K. S., Henao, J. J., Gómez-Ríos, S., Robledo, V., Rendón, A. M., Mejía, J. F.** (2025). Spatio-Temporal Representation of Mesoscale Convective Systems in Convection-Permitting Simulations Over Northwestern South America: Insights Into Rainfall Overestimation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 130(7), e2024JD042289. <https://doi.org/10.1029/2024JD042289>
- Hernández-Deckers, D.** (2022). Features of atmospheric deep convection in northwestern South America obtained from infrared satellite data. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 148(742), 338-350. <https://doi.org/10.1002/qj.4208>
- Hersbach, H., Bell, B., Berrisford, P., Hirahara, S., Horányi, A., Muñoz-Sabater, J., Nicolas, J., Peubey, C., Radu, R., Schepers, D., Simmons, A., Soci, C., Abdalla, S., Abellan, X., Balsamo, G., Bechtold, P., Biavati, G., Bidlot, J., Bonavita, M., ... Thépaut, J.** (2020). The ERA5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 146(730), 1999-2049. <https://doi.org/10.1002/qj.3803>
- Houze, R. A.** (2018). 100 Years of Research on Mesoscale Convective Systems. *Meteorological Monographs*, 59, 17.1-17.54. <https://doi.org/10.1175/AMSMONOGRAPHS-D-18-0001.1>
- Houze, R. A., Rasmussen, K. L., Zuluaga, M. D., Brodzik, S. R.** (2015). The variable nature of convection in the tropics and subtropics: A legacy of 16 years of the Tropical Rainfall Measuring Mission satellite: CONVECTIVE VARIABILITY SEEN BY TRMM. *Reviews of Geophysics*, 53(3), 994-1021. <https://doi.org/10.1002/2015RG000488>
- Hoyos, C. D., Ceballos, L. I., Pérez-Carrasquilla, J. S., Sepúlveda, J., López-Zapata, S. M., Zuluaga, M. D., Velásquez, N., Herrera-Mejía, L., Hernández, O., Guzmán-Echavarría, G., Zapata, M.** (2019). Meteorological conditions leading to the 2015 Salgar flash flood: Lessons for vulnerable regions in tropical complex terrain. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 19(11), 2635-2665. <https://doi.org/10.5194/nhess-19-2635-2019>
- Huang, X., Hu, C., Huang, X., Chu, Y., Tseng, Y., Zhang, G. J., Lin, Y.** (2018). A long-term tropical mesoscale convective systems dataset based on a novel objective automatic tracking algorithm. *Climate Dynamics*, 51(7-8), 3145-3159. <https://doi.org/10.1007/s00382-018-4071-0>

- Huffman, G. J., Stocker, E. F., Bolvin, D. T., Nelkin, E. J., Tan, J.** (2019). *GES DISC Dataset: GPM IMERG Final Precipitation L3 Half Hourly 0.1 degree x 0.1 degree V06 (GPM_3IMERGHH 06)*. GPM IMERG Final Precipitation L3 Half Hourly 0.1 degree x 0.1 degree V06 (GPM_3IMERGHH). https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/GPM_3IMERGHH_06/summary
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM.** (2022). *Zonificación Hidrográfica Colombia* [Mapa]. Cartografía Básica IGAC.
- Janowiak, J., Joyce, B., Xie, P.** (2017). *GES DISC Dataset: NCEP/CPC L3 Half Hourly 4km Global (60S - 60N) Merged IR V1 (GPM_MERGIR 1)*. NCEP/CPC L3 Half Hourly 4km Global (60S - 60N) Merged IR V1 (GPM_MERGIR). https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/GPM_MERGIR_1/summary
- Jaramillo, L., Poveda, G., Mejía, J. F.** (2017). Mesoscale convective systems and other precipitation features over the tropical Americas and surrounding seas as seen by TRMM: MESOSCALE CONVECTIVE SYSTEMS IN TROPICAL AMERICAS. *International Journal of Climatology*, 37, 380-397. <https://doi.org/10.1002/joc.5009>
- Liu, N., Liu, C., Chen, B., Zipser, E.** (2020). What Are the Favorable Large-Scale Environments for the Highest-Flash-Rate Thunderstorms on Earth? *Journal of the Atmospheric Sciences*, 77(5), 1583-1612. <https://doi.org/10.1175/JAS-D-19-0235.1>
- Machado, L. A. T. & Laurent, H.** (2004). The Convective System Area Expansion over Amazonia and Its Relationships with Convective System Life Duration and High-Level Wind Divergence. *Monthly Weather Review*, 132(3), 714-725. [https://doi.org/10.1175/1520-0493\(2004\)132%3C0714:TCSAEO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(2004)132%3C0714:TCSAEO%3E2.0.CO;2)
- Martínez, J. A., Arias, P. A., Domínguez, F., Prein, A.** (2024). Mesoscale structures in the Orinoco basin during an extreme precipitation event in the tropical Andes. *Frontiers in Earth Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/feart.2023.1307549>
- Martínez, J. A., Rendón, M. L., Buritica-Ruiz, L. F., Giraldo-Cárdenas, S., Arias, P. A.** (2024). Pronóstico de la precipitación en los Andes tropicales: Lecciones de las simulaciones de convección permitida. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 48(186), 145-168. <https://doi.org/10.18257/raccefnyn.1965>
- Mejía, J. F., Yepes, J., Henao, J. J., Poveda, G., Zuluaga, M. D., Raymond, D. J., Fuchs-Stone, Ž.** (2021). Towards a Mechanistic Understanding of Precipitation Over the Far Eastern Tropical Pacific and Western Colombia, One of the Rainiest Spots on Earth. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 126(5). <https://doi.org/10.1029/2020JD033415>
- Miller, S. T. K., Keim, B. D., Talbot, R. W., Mao, H.** (2003). Sea breeze: Structure, forecasting, and impacts: SEA BREEZE. *Reviews of Geophysics*, 41(3), 8755-1209. <https://doi.org/10.1029/2003RG000124>
- Negrón-Juárez, R. I., Chambers, J. Q., Guimaraes, G., Zeng, H., Raupp, C. F. M., Marra, D. M., Ribeiro, G. H. P. M., Saatchi, S. S., Nelson, B. W., Higuchi, N.** (2010). Widespread Amazon forest tree mortality from a single cross-basin squall line event. *Geophysical Research Letters*, 37(16), 0094-8276. <https://doi.org/10.1029/2010GL043733>
- Poveda, G., Espinoza, J. C., Zuluaga, M. D., Solman, S. A., Garreaud, R., & van Oevelen, P. J.** (2020). High Impact Weather Events in the Andes. *Frontiers in Earth Science*, 8, 162. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00162>
- Pradhan, R. K., Markonis, Y., Vargas Godoy, M. R., Villalba-Pradas, A., Andreadis, K. M., Nikolopoulos, E. I., Papalexiou, S. M., Rahim, A., Tapiador, F. J., Hanel, M.** (2022). Review of GPM IMERG performance: A global perspective. *Remote Sensing of Environment*, 268, 112754. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2021.112754>
- Prein, A. F., Feng, Z., Fiolleau, T., Moon, Z. L., Núñez Ocasio, K. M., Kukulies, J., Roca, R., Varble, A. C., Rehbein, A., Liu, C., Ikeda, K., Mu, Y., Rasmussen, R. M.** (2024). Km-Scale Simulations of Mesoscale Convective Systems Over South America—A Feature Tracker Intercomparison. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 129(8), e2023JD040254. <https://doi.org/10.1029/2023JD040254>
- Puerta, Y. T., Aguirre, N. J., Vélez, F. J.** (2016). Sistema cenagoso de Ayapel como posible sitio Ramsar en Colombia. *Gestión y Ambiente*, 19(1), 110-122.
- Rehbein, A., Prein, A. F., Ambrizzi, T., Ikeda, K., Liu, C., Rasmussen, R. M.** (2024). 20 Years of MCSs simulations over South America using a convection-permitting model. *Climate Dynamics*, 63(1), 38. <https://doi.org/10.1007/s00382-024-07529-z>
- Robledo, V., Henao, J. J., Mejía, J. F., Ramírez-Cardona, Á., Hernández, K. S., Gómez-Ríos, S., Rendón, Á. M.** (2024). Climatological Tracking and Lifecycle Characteristics of Mesoscale Convective Systems in Northwestern South America. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 129(19), e2024JD041159. <https://doi.org/10.1029/2024JD041159>

- Sakamoto, M. S., Ambrizzi, T., Poveda, G.** (2011). Moisture Sources and Life Cycle of Convective Systems over Western Colombia. *Advances in Meteorology*, 2011, 1-11. <https://doi.org/10.1155/2011/890759>
- Sander, J., Eichner, J. F., Faust, E., Steuer, M.** (2013). Rising Variability in Thunderstorm-Related U.S. Losses as a Reflection of Changes in Large-Scale Thunderstorm Forcing. *Weather, Climate, and Society*, 5(4), 317-331. <https://doi.org/10.1175/WCAS-D-12-00023.1>
- Schär, C., Fuhrer, O., Arteaga, A., Ban, N., Charpiilloz, C., Di Girolamo, S., Hentgen, L., Hoefler, T., Lapillonne, X., Leutwyler, D., Osterried, K., Panosetti, D., Rüdüsühli, S., Schlemmer, L., Schulthess, T. C., Sprenger, M., Ubbiali, S., Wernli, H.** (2020). Kilometer-Scale Climate Models: Prospects and Challenges. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 101(5), E567-E587. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-18-0167.1>
- Skamarock, W. C., Klemp, J. B., Dudhia, J., Gill, D. O., Liu, Z., Berner, J., Wang, W., Powers, J. G., Duda, M. G., Barker, D. M., Huang, X.-Y.** (2021). *A Description of the Advanced Research WRF Model Version 4. Version 4.3*. National Center for Atmospheric Research (NCAR).
- Tan, J., Petersen, W. A., Tokay, A.** (2016). A Novel Approach to Identify Sources of Errors in IMERG for GPM Ground Validation. *Journal of Hydrometeorology*, 17(9), 2477-2491. <https://doi.org/10.1175/JHM-D-16-0079.1>
- Valencia, S., Marín, D. E., Gómez, D., Hoyos, N., Salazar, J. E., Villegas, J. C.** (2023). Spatio-temporal assessment of Gridded precipitation products across topographic and climatic gradients in Colombia. *Atmospheric Research*, 285, 106643. <https://doi.org/10.1016/j.atmosres.2023.106643>
- Vila, D. A., Machado, L. A. T., Laurent, H., Velasco, I.** (2008). Forecast and Tracking the Evolution of Cloud Clusters (ForTraCC) Using Satellite Infrared Imagery: Methodology and Validation. *Weather and Forecasting*, 23(2), 233-245. <https://doi.org/10.1175/2007WAF2006121.1>
- Wang, J., HOUZE, Jr., Robert, A., Fan, J., Brodzik, Stacy, R., Feng, Z., Hardin, J. C.** (2019). The Detection of Mesoscale Convective Systems by the GPM Ku-Band Spaceborne Radar. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II*, 97(6), 1059-1073. <https://doi.org/10.2151/jmsj.2019-058>
- Zipser, E. J., Cecil, D. J., Liu, C., Nesbitt, S. W., Yorty, D. P.** (2006). Where are the most intense thunderstorms on earth? *Bulletin of the American Meteorological Society*, 87(8), 1057-1070. <https://doi.org/10.1175/BAMS-87-8-1057>
- Zuluaga, M. D. & Houze, R. A.** (2015). Extreme Convection of the Near-Equatorial Americas, Africa, and Adjoining Oceans as seen by TRMM. *Monthly Weather Review*, 143(1), 298-316. <https://doi.org/10.1175/MWR-D-14-00109.1>

A nuestros lectores y autores

Enfoque y alcance

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales es una publicación periódica trimestral, multidisciplinaria, que tiene como objetivo dar a conocer artículos inéditos de investigación de alta calidad.

La Revista publica artículos científicos en las áreas de ciencias biomédicas, ciencias del comportamiento (filosofía, psicología, antropología, sociología), ciencias físicas, ciencias naturales (biología, microbiología, botánica, zoología, ecología) ciencias químicas, ciencias de la tierra (geología, medio ambiente) y matemáticas.

Está reseñada en varios índices nacionales e internacionales tales como Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (*International Center for Scientific Research*), *Current Mathematical Publications*, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, Online Computer Library Center – OCLC, *Zentralblatt für Mathematik*, *Zoological Record*. Nacionalmente se encuentra reseñada en la base de datos Publindex de Colciencias.

El primer número se publicó en diciembre de 1936, año de creación oficial de la Academia, bajo la dirección del doctor Jorge Álvarez Lleras y hasta el momento se han editado 41 volúmenes.

Proceso de evaluación por pares

Se recibirán solo los manuscritos que cumplan con todos los requisitos que se mencionan en las indicaciones a los autores. Los manuscritos serán evaluados en primera instancia por el editor y los editores asociados de la disciplina correspondiente.

Cada manuscrito será enviado a dos especialistas en el tema, quienes evaluarán y enviarán sus recomendaciones. Este proceso de revisión tendrá una duración aproximada de 90 días.

Los pares académicos pueden adoptar alguna de las siguientes tres opciones: a) aceptación sin modificaciones; b) aceptación con correcciones; c) no aceptación. En caso de desacuerdo de los pares, el original será enviado a un tercer evaluador.

En cualquiera de los casos, el autor será informado y deberá realizar las modificaciones correspondientes en el manuscrito y enviarlo dentro de las cuatro semanas siguientes. Además, deberá enviar un documento en el que responderá, una a una, todas las observaciones señaladas por los evaluadores.

Cuando el autor demore más de 30 días en responder a las sugerencias de los evaluadores, se entenderá que los autores han retirado el manuscrito en su forma actual y, si se remitiera de nuevo, el Comité Editorial de la Revista lo considerará como un nuevo trabajo.

Los trabajos que sean aceptados se considerarán como propiedad de la **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales** y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Ética de la publicación

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (RACCEFYN), acoge la normatividad internacional definida por el *Committee on Publication Ethics* (COPE). Algunas normas se pueden consultar en:

COPE guidelines on good publication practice: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct: <https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

Ver documento pdf (anexo)

Política de acceso abierto

La página web de la Revista (www.raccefyn.co) permite el acceso libre y abierto a los artículos con el fin de contribuir a la visibilidad, el acceso y la difusión de la producción científica.

Directrices para autores

Tipología de los artículos publicados en la Revista

Artículos originales o artículos de investigación científica y tecnológica: documento que presenta, de manera detallada, los resultados originales de proyectos de investigación. La estructura generalmente utilizada contiene los siguientes apartes importantes: introducción, metodología, resultados, discusión, conclusiones y referencias.

Artículos cortos: documentos breves que presenta resultados originales preliminares o parciales de una investigación científica o tecnológica y, que, por lo general, requieren de una pronta difusión.

Artículos de posesión o artículos de revisión de tema: documentos resultantes de una investigación donde se analizan crítica y sistemáticamente, a la par que se integran los resultados de investigaciones publicadas o no publicadas, centradas en un campo de la ciencia o la tecnología, con el fin de dar cuenta de sus avances y sus tendencias de desarrollo. Presentar un artículo de revisión constituye un requisito para que un Académico pueda posesionarse como miembro correspondiente o de número.

Cartas al editor: posiciones críticas, analíticas o interpretativas sobre los documentos publicados en la revista que, a juicio del Comité Editorial, constituyen un aporte importante a la discusión del tema por parte de la comunidad científica de referencia.

Comentarios bibliográficos: son escritos críticos breves sobre libros recientes publicados en las disciplinas de interés de la Revista.

Corrección de los autores

Fe de erratas

Indicaciones a los autores

Los autores deben tener en cuenta las siguientes indicaciones:

1. Los trabajos presentados deberán ser originales y de alto nivel, escritos en inglés o español, y que traten sobre aspectos relacionadas con las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Todos los trabajos aceptados quedarán como propiedad permanente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de manera que la misma podrá publicarlos en formato físico y electrónico, incluyendo la internet. (Ver transferencia derechos de autor).
2. El autor de la correspondencia aceptará mediante comunicación escrita firmada que el manuscrito es un trabajo original, que no ha sido publicado por ningún medio, ni está siendo evaluado para aparecer en otra publicación impresa o electrónica y que, además, ha sido aceptado por todos los autores para su publicación en la Revista. Igualmente, que los derechos de autor no han sido cedidos a nadie con anterioridad. (Ver formatos declaración originalidad, conflicto de intereses y sesión de derechos de autor en la página web de la Revista: <http://www.raccefyn.co>).
3. La participación de los autores en el trabajo deberá ser suficiente como para aceptar públicamente la responsabilidad por los aportes de cada cual. El orden de los autores en la publicación deberá ser una decisión compartida de los coautores, quienes deberán ser capaces de explicar el orden en el que aparecen sus nombres. Finalmente, el manuscrito debe contener un párrafo en el que se detallará la contribución de cada uno de los autores.
4. De acuerdo con el ICMJE, todos los colaboradores que no cumplan con los criterios de autoría o hayan realizado contribuciones menores deberán aparecer en la sección de *Agradecimientos*, pero no serán citados como autores. Las ayudas económicas y materiales deberán aparecer en los *Agradecimientos*.
5. La terminología debe regirse por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. La terminología física, química o bioquímica, deberá seguir las normas del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de la Química Pura y Aplicada (IUPAC). Deberán usarse las abreviaturas internacionales convencionales y las unidades del Sistema Internacional (SI). Los nombres científicos deberán ser escritos en la forma recomendada por el *Internacional Code of Botanical Nomenclature* y por el *International Committee on Systematics of Prokaryotes* o ICSP.

Envío y presentación del manuscrito

Los artículos deberán ser enviados a través de <http://www.raccefyn.co>

El manuscrito incluirá además de la página correspondiente al título, el resumen, las referencias, las tablas y sus títulos, las leyendas de las figuras, todos los cuales deberán estar escritos en procesador de palabras Word a doble espacio, usando la fuente Arial de tamaño 12, sin justificar el texto. No debe olvidarse el usar la numeración en todo el manuscrito. Extensión máxima de 30 páginas, entre 5.000 a 8.000 palabras.

Los manuscritos deben incluir la siguiente información:

1. Una hoja de presentación, página en Word con los nombres y apellidos (si desea poner el segundo apellido, debe ir separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grado académico), filiaciones y correos electrónicos. Agregar aquí un párrafo en el que los autores declaren su aporte personal al manuscrito bajo consideración.
2. Título completo del manuscrito en español e inglés (máximo 30 palabras, 165 caracteres)
3. Título corto (máximo 10 palabras, 50 caracteres)
4. Resumen en español e inglés que no supere 250 palabras.
5. Palabras clave en español y en inglés que no superen en número a seis, separadas por punto y coma.
6. Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico, dirección electrónica y código ORCID. *Open Researcher and Contributor ID* (Identificación del Investigador y del colaborador abierto)
7. Direcciones electrónicas de todos los coautores y códigos ORCID *Open Researcher and Contributor ID*.
8. Texto, referencias y tablas en un mismo archivo en conjunto con las leyendas de las figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales y con una resolución mayor a 300 dpi (*dots per inch*).
9. El número máximo de tablas y figuras es de 7. Para enviar información adicional se puede emplear la sección de *Información suplementaria* debidamente referenciada en el texto: tabla 1S, 2S, etc.; figura 1S, 2S, etc.

Estructura del manuscrito

Introducción: se debe mostrar el marco teórico en el cual se inscribe el tema de la investigación, propósito del artículo y justificación del estudio indicando, además, la delimitación de la pregunta problema.

Materiales y métodos: se describirán los sujetos de observación o experimentación, aparatos o dispositivos y metodologías empleadas en el estudio. La descripción de la metodología debe tener referencias de los métodos usados.

Análisis estadístico: señalar los métodos estadísticos utilizados y la manera de analizar los datos.

Resultados: deben presentarse en secuencia lógica, con las tablas y las figuras acompañadas de una explicación y análisis de las mismas.

Discusión: debe hacerse énfasis en los aspectos nuevos e importantes del estudio, contrastando los resultados con la información pertinente disponible en literatura actualizada y relacionar las conclusiones con los objetivos propuestos. Se deben incluir las implicaciones y limitaciones de los hallazgos y comparar las observaciones relevantes con las de otros estudios.

Los resultados y la discusión pueden presentarse también en forma combinada, en cuyo caso la sección se denominará *Resultados y Discusión*.

Conclusiones: deberán responder al objetivo de la investigación reportada e incluir el planteamiento de objetivos futuros a seguir en la línea de investigación.

Referencias: todas las referencias bibliográficas se insertarán en el texto y deberán llevar siempre entre paréntesis el apellido del primer autor y el año de publicación. Si el apellido del autor o autores forma parte de la estructura formal de la frase, sólo se pondrá entre paréntesis la fecha; por ejemplo: Pérez y Ribas (1996). Si no forma parte de la estructura formal del texto, por ejemplo: ... como indica Barbudo (2003). Si son solo dos autores se pondrán los dos apellidos, si son más de dos sólo se pondrá el apellido del primero añadiendo “*et al.*”

La Revista ACCEFYN utiliza las normas del Manual APA, estas emplean un sistema de citación de autor-fecha.

Lista de referencias. Se organizan alfabéticamente y se citan de la siguiente manera:

Artículo de revista

Apellido, A. A., Apellido, B. B., Apellido, C. C. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen:** pp-pp.

Ejemplo

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7:** 33-40.

Libro

Apellido, A. A. (Año). Título. Ciudad, País: Editorial

Ejemplo

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). Fisiología Vegetal. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Capítulo de libro

Apellido, A. A., Apellido, B. B. (Año). Título del capítulo o la entrada. En A. A. Apellido. (Ed.), Título del libro (pp. xx-xx). Ciudad, País: Editorial.

Ejemplo

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. La enseñanza: Su teoría y su práctica (148-165). Madrid, España: Akal.

Revista en línea

Apellido, A. A. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen** (número): pp-pp. Disponible en: <http://www...>

Ejemplo

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Disponible en: <http://www.jstor.org/pss/2388013>.

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

Citas páginas web

Anotar la fecha de la consulta

Ejemplo

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en <http://www.algaebase.org>., accedida entre enero y junio de 2015.

Tablas y figuras: las tablas y cuadros se denominarán tablas y llevarán numeración arábiga de acuerdo con el orden de aparición. El título correspondiente se coloca en la parte superior de la tabla y las notas en la inferior. Los símbolos para unidades deben aparecer en el encabezamiento de las columnas. Si es necesario exponer alguna información, utilizar las letras minúsculas del alfabeto según orden de aparición en la respectiva tabla: a, b, c, d, e, etc.

Las fotografías, gráficos, dibujos y esquemas se denominan todos como Figuras, las cuales se enumeran según el orden de aparición y sus leyendas se describen en hoja separada. Si se trata de micro-fotografías debe indicarse el aumento utilizado. Las personas, o sus nombres, no deben ser identificables en las fotografías pero se requiere permiso escrito para su publicación.

Cuando las tablas y figuras hayan sido tomadas de revistas o libros, sean impresos o electrónicos, se debe especificar la fuente y adjuntar autorización de la respectiva publicación para su reproducción.

Agradecimientos: podrán ser expresados a personas o entidades que hayan ayudado en la realización del trabajo. Se mencionarán las personas y el tipo de ayuda aportada, así como las entidades, instituciones o fundaciones que hayan financiado o suministrado materiales. En caso de proyectos de investigación financiados será suficiente con mencionar el código de registro y la entidad, institución o fundación que lo apoyó económicamente.

Consideraciones

Los trabajos aceptados son propiedad de la Revista ACCEFYN y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Corrección de estilo y publicación del manuscrito

Una vez aceptados los artículos, éstos se enviarán a corrección orto-tipográfica. Se usará la herramienta de control de cambios de Word, en la cual quedará el registro de cada una de las sugerencias llevadas a cabo y los comentarios o dudas para que el autor o los autores aprueben y contesten apropiadamente.

La versión corregida deberá ser enviada nuevamente para su aprobación definitiva en un plazo mínimo de 48 horas. El manuscrito deberá ir con una carta al editor, informando cuales correcciones fueron procesadas. El editor le informará al autor la fecha aproximada y el número del volumen en el que el trabajo será publicado.

Rectificaciones y correcciones de errores

Las rectificaciones sobre la información suministrada por parte de los autores, se harán en el número inmediatamente posterior al anuncio de las mismas y serán responsabilidad de los mismos autores. La Revista se encargará de publicar una nota aclaratoria a manera de erratas. En el caso que sean necesarias mejoras y corrección de errores orto-tipográficos, de manejo visual de la información o de imprecisiones involuntarias, el o los autores podrán comunicarse al correo de la Revista para que puedan efectuarse en las versiones electrónicas de la Revista.

Falsificación de artículos

Si en el proceso editorial se encuentra falsificación, omisión de datos, duplicidad del artículo o plagio, se devolverá el original al autor con la debida notificación a su institución patrocinadora, centro de investigación o universidad.

Conflicto de intereses

Si los autores o coautores, editores o revisores (evaluadores) tienen algún conflicto de intereses que pueda de alguna manera influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y publicación, tal conflicto debe ser declarado.

Los conflictos de interés más evidentes son los llamados conflictos financieros, resultado de relaciones entre empleador-empleado, financiaciones y patentes, así como también honorarios, consultorías, investigación pagada por compañías que dependen de los resultados investigativos, entre otros.

También existen los conflictos personales resultado de amistades o animadversiones, competencias académicas y pasiones en el campo intelectual o moral (por ej. parientes en una compañía que se beneficiaría de los resultados que se van a publicar, el uso de los resultados publicados para promoción inmediata basada en el artículo publicado, creencias religiosas que estén en conflicto directo con la investigación que se va a publicar, entre otros).

Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

- a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También pueden publicarse el título del trabajo, resumen, tablas y figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, también dando el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN.
- b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.
- c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.
- d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.
- e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.

Aviso de derechos de autor

Los autores certifican que son los creadores originales del trabajo y declaran que:

- a) Los datos y las referencias a materiales ya publicados están debidamente identificados con su respectivo crédito e incluidos en las notas bibliográficas y en las citas que se destacan como tal y,

en los casos que así lo requieran, se cuenta con las debidas autorizaciones de quienes poseen los derechos patrimoniales.

- b) Todos los materiales que se presentan están totalmente libres de derecho de autor y, por lo tanto, el autor de la correspondencia se hace responsable de cualquier litigio o reclamación relacionada con derechos de propiedad intelectual, exonerando de responsabilidad a la **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.
- c) El trabajo es inédito y no será enviado a otras revistas mientras se espera la decisión de los editores de tal revista. El primer autor declara que no existe un posible conflicto de intereses en este manuscrito.
- d) En caso de ser publicado, los autores del artículo transfieren todos los derechos de autor a la Revista ACCEFYN, sin cuyo permiso expreso no podrá reproducirse ninguno de los materiales publicados en la misma.
- e) A través de este documento, y si el trabajo es aceptado para su publicación, la Revista ACCEFYN asume los derechos para editar y publicar los artículos en índices nacionales, e internacionales o bases de datos con fines académicos y científicos no comerciales en medios impresos, electrónicos, Internet en texto completo o cualquier otro medio conocido o por conocer con respeto de los derechos de autoría.

Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

- a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También se pueden publicar el título del trabajo, el resumen, las tablas y las figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, dando también el crédito a la revista de ACCEFYN.
- b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.
- c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y de los coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.
- d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.
- e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.

Declaración de privacidad

Los nombres y las direcciones de correo electrónico incluidos en esta revista se usarán exclusivamente para los fines establecidos en ella y no se proporcionarán a terceros ni serán usados con otros fines.

Lista de comprobación para la preparación de envíos

Como parte del proceso de envíos, los autores están obligados a comprobar que su envío cumpla todos los elementos que se muestran a continuación. Se devolverán a los autores aquellos envíos que no cumplan estas directrices.

1. Carta de sometimiento del artículo, donde informa que todos los autores han leído, aprueban y declaran que:

- Están de acuerdo con el manuscrito remitido, en su contenido, organización y presentación.
- El trabajo es original, el cual no ha sido publicado previamente y, de igual forma, no se someterá a otra revista hasta conocer la respuesta del Comité Editorial.
- En caso de ser aceptado el manuscrito, se autoriza su publicación bajo las normas establecidas por la revista.

- El documento no cuenta con texto o figuras que tengan reserva de derechos y si los tuviere se cuenta con la autorización escrita para su reproducción.
- El documento no contiene citas o transcripciones de obras que carezcan de referencias bibliográficas debidamente citadas.
- Se incluye un párrafo donde los autores declaran cuál fue el aporte de cada uno de ellos al documento.
- Esta carta firmada debe ser adjuntada en el paso 4 del presente proceso de envío en formato PDF.

2. Presentación

- Una página en Word con los nombres y apellidos (nombre completo, apellido y segundo apellido separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grados académicos), filiaciones y correos electrónicos.
- Título completo del manuscrito en español e inglés y título corto.
- Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico y dirección electrónica.
- Direcciones electrónicas de todos los coautores.
- Texto, referencias y tablas en un mismo archivo junto con las leyendas de las figuras. Figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales.

3. Estructura del artículo. Se incluyen

- El resumen en español e inglés (Abstract).
- Las palabras clave (máximo 6) en español e inglés (Keywords).
- Introducción.
- Materiales y métodos.
- Resultados y Discusión para comunicaciones cortas.
- Discusión.
- Agradecimientos a colaboradores y/o instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.
- Referencias.
- Declaración de conflicto de interés.

4 Información adicional: figuras

- Se incluyen como archivo independiente, cada figura en página aparte.
- Se incluyen las leyendas correspondientes al final del original. Estas figuras deberán ser cargadas en el paso 4 del presente proceso de envío en formato JPG o TIF.

5. Información adicional: tablas

- Se incluyen al final del original, elaborados en el modelo más sencillo de tablas del programa Word.
- Se ordenan secuencialmente.
- Se incluye el título correspondiente.

6. Referencias

- Se han seguido las normas de la revista de ACCEFYN en las instrucciones a los autores.

7. Abreviaturas:

- Se introducen entre paréntesis la primera vez que se usan.

8. Nomenclatura:

- Los nombres de género y especie están en letra cursiva.
- Los nombres de microorganismos, plantas y animales se escriben completos la primera vez que se citan, en el título y en el resumen.

9. Ética

- Todos los autores conocen y aprueban la presentación del manuscrito, su contenido, la autoría y el orden de la autoría.
- El manuscrito ha sido postulado solo a la Revista ACCEFYN y no se encuentra postulado ni ha sido publicado en otra revista.
- Si el artículo incluye la investigación en humanos o con animales se han seguido las directrices de la Declaración de Helsinki y el uso de primates no humanos en la investigación.
- Se incluye los agradecimientos a las instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.

10. Revisores

Se suministran indicaciones sobre tres o cuatro posibles revisores con sus nombres completos, formación académica y direcciones de correos electrónicos.

To our readers and authors

Focus and Scope

The Journal of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences (ACCEFYN) is a multidisciplinary quarterly journal that publishes high quality original research articles.

The journal publishes scientific articles in the disciplines of Biomedical Sciences, Behavioral Sciences (philosophy, psychology, anthropology, and sociology), Natural Sciences (Biology, Botany, Microbiology, Zoology, Ecology), Physical Sciences, Chemical Sciences, Earth Sciences (Geology, Environmental Sciences) and Mathematics. It is included in several national and international directories and indexing services like Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (International Center for Scientific Research), Current Mathematical Publications, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, On-line Computer Library Center – OCLC, Zentralblatt für Mathematik, Zoological Record, RLG. Within the Colombian citation system, the journal is register in Publindex (The Journal index Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación, Colciencias).

The journal's website (www.racefyn.co) allows free and open access to full-text articles with the purpose of contributing to the visibility, access and dissemination of Colombian scientific production.

The first issue was published in December 1936, year of the official creation of the National Academy, led by Jorge Álvarez Lleras. The journal has been edited 41 volumes since then.

Peer Review Process

Manuscripts that meet the author guidelines are welcomed. Manuscripts will be assessed by the editor in chief and associate editors' expert in the topic of the manuscript.

If the editors see fit, the manuscript will be sent to, at least, two peers knowledgeable in the topic of the manuscript. It is estimated the peer reviewing process will take around 90 days.

The reviewers can decide to a) accept the article without any modification, b) accept it if some recommendations are addressed, or c) reject the manuscript. If peers exhibit contradicting assessments, an extra reviewer will be approached to settle disparities and reach a final decision.

The corresponding author will be notified of the results of the peer review process. The author should return an amended version, along with a documenting reporting the response to the reviewers, four weeks after receiving the results of the reviewers.

If the author does not send these documents past the suggested time, the journal will assume the manuscript has been withdrawn. If the author send these documents past the suggested time, the journal takes the manuscript as a new submission and the reviewing process starts anew.

Accepted manuscripts are considered property of the journal. Thus, the journal is free to reproduce an entire manuscript or parts of it.

The journal is not responsible of the contents of the published manuscripts and related legal implications.

Publication Ethics and Publication Malpractice Statement

The journal abides by the *Committee on Publication Ethics* (COPE) standards. These guidelines can be consulted in the following links:

COPE guidelines on good publication practice: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct: <https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

See document pdf (annex)

Open access policy

The journal enables open access to published articles via its website (www.racefyn.co) to contribute to the dissemination, accessibility, and visibility of scientific work.

Author Guidelines

Research articles. A manuscript documenting the results of at least one experiment/study by following the following structure: introductions, methodology, results, discussion, conclusions, and references. Extra material can be reported as an appendix.

Brief articles. Manuscripts reporting the results of novel experiments/study in a succinct manner and that require prompt diffusion.

Inaugural articles or Review articles. Manuscripts reporting literature reviews on a topic. It is one requirement for the Academics to be admitted to the Academy

Letters to the editor. Manuscripts proposing critical comments, novel analysis or re-interpretations of published work.

Book reviews. Short manuscripts reporting a review of a book recently published within an area of interest to the journal.

Authors correction

Errata

Information for Authors

Authors should bear in mind the following

1. Submitted manuscripts must be original and of outstanding quality. They can be written in Spanish or English in an area related to the **Exact, Physical or Natural Sciences**. All works accepted will remain permanent property of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences so that such work can be published in hard copy or in electronic format, including web posting. (See transference of authors' rights).
2. The corresponding author will be required to state that the work is original, has not been published elsewhere, is not under review elsewhere and that co-authors agree as to the version submitted. Equally important, the corresponding author will be asked to state whether copyrights have been passed on to other parties. (See form for declaration of originality, conflicts of interest, and authors' rights).
3. It is assumed all listed authors have contributed substantially to the manuscript. Their order in the manuscript should be reached by agreement. Finally, each author's contribution should be explicitly stated. Collaborators whose contribution was not substantial (see above) should be mentioned in the 'acknowledgments' section (see <http://www.icmje.org/> for a reference). Financial supports and grants should also be mentioned in this section.
4. The terminology used in the manuscript should follow that used in specific areas (we therefore recommend authors to consult specialised references in this regards as to their own fields of research). Scientific names should follow recommendations such as those stated, for example, by the International Code of Botanical Nomenclature and the International Committee on Systematics of Prokaryotes.

Submission and Presentation of manuscript

The manuscripts should be submitted using the website of the Academy: <http://www.acefyn.co>

The manuscript, including the title page, the abstract, tables with titles, graphics with descriptive legends, must be prepared in Microsoft WORD processor in double space. Use Arial font size 12 without justification. Do not forget to number the entire manuscript. Maximum extension 30 pages, 5,000 to 8,000 words.

The manuscripts must contain the following information:

1. A page in Microsoft Word with the names and surnames (complete name, first and second family name separated by a hyphen) of all the authors (without positions, and without academic degrees), academic affiliations and email addresses.
2. Complete manuscript title in Spanish and English.
3. Short Title
4. Abstract in Spanish and English using 250 or less words
5. Key words in Spanish and English not containing more than 6 words.
6. Name of the author responsible for all correspondence, including his complete address, telephone number and email address.
7. Electronic addresses of all the co-authors.
8. Text, bibliographical references, and tables in the same file together with the legends for all the figures.
9. Figures must be in jpg or TIF format.

Manuscript Structure

Introduction: there must be a clear description of the theoretical framework of the theme of the investigation, purpose of the article and justification of the study, indicating the limitation of the problem question.

Materials and methods: a description of the object of observation or experimentation, instruments or devices and the methodology employed in the study.

Statistical analysis: indicate the statistical methods used and the data analysis employed.

Results: these must be presented in a logical sequence, with the accompanying tables and figures with their respective explanations and analysis.

Discussion: emphasis must be given to those aspects of the study which are new and important, contrasting the results with the relevant information available in the recent literature and relate the conclusions with the proposed objectives. Mention must be made of the implications and limitations of the results found and a comparison of the relevant observations with that of other studies. The results and the discussion may also be presented in a combined form.

Conclusions: an up to date survey of the investigation. Mention can be made here of future objectives of the same line of investigation.

References: these citations must be verifiable. When a citation is made, indicate in the text the author, the year and page in the following way: last name of the first author and year of publication Pérez (1996). If there are only two authors use both last names Perez and Ribas (1996). If there are more than two authors use only the first last name followed by *et al.*

Reference list: alphabetically and following the examples

Journal article

Last name, A. A., Last name, B. B., Last name, C. C. (Year). Title. Journal name, **volume:** pp-pp.

Example

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7:** 33-40.

Book

Last name, A. A. (year). Title, City, Country: Publisher

Example

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). *Fisiología Vegetal*. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Book chapter

Last name, A. A., Last name, B. B. (Year). Chapter title. In A. A. Last name. (Ed.), Book title (pp. xx-xx). City, Country: Publisher.

Example

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. *La enseñanza: Su teoría y su práctica* (148-165). Madrid, España: Akal.

Journal on line

Last name, A. A. (Year). Article title. Journal, **volume** (issue): pp-pp. Available in <http://www...or DOI>

Examples

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Available in: <http://www.jstor.org/pss/2388013>

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

References web pages

Date of the access

Example

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available in <http://www.algaebase.org>., accessed in June 2015.

Tables and graphics: The tables and frames are called tables and carry an Arabic numeration in accordance with the order in which they appear. The corresponding title is placed on the upper part of the table and notes are placed in the lower part. Symbols for unit measures must appear in the column

headings. If it is necessary to display some information, use lower case letters from the alphabet according to the appearance of the table: a, b, c, d, e, etc.

Photographs, graphics, pictures, or sketches are named figures, are enumerated in order of appearance, and their legends must be written in a separate page. With respect to microfiches, indicate the size of the augmentation used. People or their names should not be identifiable in photographs, unless written permission for their publication has been obtained.

When tables and figures have been taken from magazines or books, published in hard copy or electronically, specify the source and include the authorization for its reproduction from the respective publication.

Acknowledgments: These can be expressed to persons or entities who have aided in the realization of the work. Mention is made of persons and their type of aid provided, as well as to entities or institutions which have provided financial and material assistance. In case of investigative projects with financial support it suffices to mention the registry code and the entity, institution or foundation which provided the economic support.

Considerations

They will be published in the following issue to the announcement of the correction. They are responsibility of the authors. Errata are responsibility of the Journal.

Fabrication of evidence, data omission, duplicity of data or plagiarism will be penalized. The authors and their institutions, research center or university and sponsors will be notified.

Once the article has been accepted, it will undergo a style and format revision which will bring it to its definitive version. The authors will receive the galley proofs in PDF format for the correction of errors before its printing. The corrected version must be returned for final approval within a period of 48 hours. The manuscript must be accompanied with a letter to the editor informing him of the corrections that were carried out. The editor will inform the author of the date and volume number in which the publication will appear.

If the authors or co-authors, the editors or reviewers (evaluators) have some conflict of interest which may in any way influence the transparency and objectivity of the peer review process and publication, it must be so declared.

The most obvious conflicts of interest are those referred to as financial conflicts, which result between, employer-employee, investments, and patents, as well as honoraria, consulting, paid investigation by companies which depend on the investigative results, etc.

There also exist personal conflicts arising from friendships, animosity, academic competencies and passions in the moral or intellectual field (for example relatives in a company which will benefit from the results to be published, the use of the results for immediate promotion based on the published article, religious beliefs which are in direct conflict with the investigation that will be published, etc.).

Copyright Notice

Declaration of originality and transfer author's rights

The authors declare:

The published data and reference materials have been duly identified with their respective credits and have been included in the bibliographic notes and citations that have been so identified and that should it be required, I have all releases and permissions from any copyrighted material.

All material presented is free from any copyright and that I accept full legal responsibility for any legal claims relating to copyrighted intellectual property, fully exonerating from responsibility the **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

This work is unpublished and will not be sent to any other journal while waiting for the editorial decision of this journal. I declare that there is no conflict of interest in this manuscript.

In case of publication of this article, all author's rights are transferred to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, and so cannot be reproduced in any form without the express permission of it.

By means of this document, if the article is accepted for publication by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, the Revista assumes the right to edit and publish the articles in national and international indices or data bases for academic and scientific use in paper, electronic, CD-ROM, internet form either of the complete text or any other known form known or to be known and non-commercial, respecting the rights of the authors.

Transfer of author rights

In case the article is approved for publication, the main author in representation of himself and his co-authors or the main author and his co-authors must cede the author rights of the corresponding article to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, except in the following cases:

The authors and co-authors will retain the right to revise, adapt, prepare derived works, oral presentations, and distribution to some colleagues of reprints of their own published work, if the corresponding credit is given to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**. It is also permissible to publish the title of the work, summary, tables, and figures of the work in the corresponding web sites of the authors or their employers, also giving credit to the Revista.

If the work has been realized under contract, the author's employer has the right to revise, adapt, prepare derivative works, reproduce, or distribute in hard copy the published work, in a secure manner and for the exclusive use of his employees.

If the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** were approached for permission by a third party for using, printing, or publishing specifically articles already published, the Revista must obtain the express permission of the author and co-authors of the work or of the employer except for use in classrooms, libraries, or reprinted in a collective work. The **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** reserves the possible use in its front cover of figures submitted with the manuscripts.

No other right, other than the author's right, can be claimed by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

Privacy Statement

The names and e-mail addresses appearing in the journal will be used solely for the purposes explicitly therein expressed and by no means will they be supplied to third parties.

Submission Preparation Checklist

As part of the submission process, authors are required to check off their submission's compliance with all of the following items, and submissions may be returned to authors that do not adhere to these guidelines.

1. Letter of submission, where it is stated that all authors have read and approved that:

- The submitted manuscript conforms in content, organization and presentation with established norms.
- The original article has not been previously published in any form nor has it been submitted to another journal nor will it be until an answer is received from the Editorial Committee.
- In the case the manuscript is accepted, it is then authorized to be published under the journal's norms.
- The document may not be published without authorization of all copyrighted texts and figures.
- The document is fully cited in a list of references.

2. Appearance

- The first page written in Word with names and surnames (complete name, first and second surnames separated by a hyphen) of all authors (without job titles or academic titles), affiliations and e-mail address.
- Complete title of the manuscript in Spanish and English. Short title.
- Name of person responsible for correspondence with their complete address, telephone number and electronic address.
- E-mail of all coauthors.
- Text, references and tables in the same file together with legends of the figures. Figures in jpg or TIF format.

3. Structure of the article

The following sections are to be included:

- An abstract should be included in both Spanish and English.
- Key words (no more than 6) should be included in both Spanish and English.
- Introduction.
- Materials and methods.

- Results and Discussion for short communications.
- Discussion.
- Acknowledgments to collaborators and institutions and organizations which financed the research.
- Declaration of conflict of interest.

4. Additional information: Figures

- Each figure is included in a separate page in jpg or TIF format
- Corresponding legends are included in a separate page
- Figures should be charged in JPG o TIF format

5. Additional information: Tables

- Tables are included on a separate page and are presented in a simple manner as a Word table
- Tables are ordered sequentially

6. References

Citations must follow the journal ACCEFYN's norms found in the authors' instructions

7. Abbreviations

The first use is introduced in parentheses

8. Nomenclature

- The generic and specific names are written in italics
- Names of micro-organisms, plants and animals are written out completely the first time that they are cited in the title and in the abstract.

9. Ethics and malpractice considerations

- All authors must know and approve of the form, content, authors, and the order of the authors
- An article that has been submitted to the journal ACCEFYN has not be submitted or published in any other journal.
- If the article includes research on human or animals have all authors read and followed the guiding principles of the Declaration of Helsinki and the use of non-human primates in the research?

10. Reviewers

List 3 or 4 possible reviewers with their complete names, academic background and e-mails.

