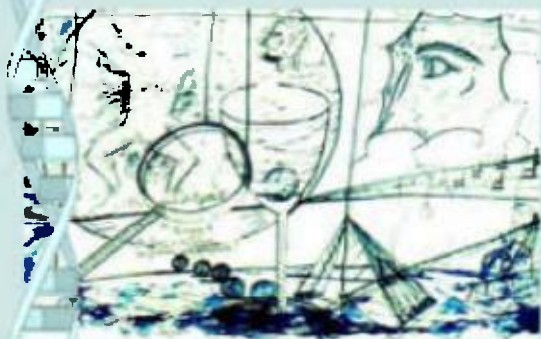




**Biología-Química-Física
Matemáticas-Estadística**

TECNOCIENCIA



Revista de la Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnológicas
Universidad de Panamá



COMPARACIÓN DE LA DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE PECES EN LOS ESTEROS BOCA GRANDE Y RÍO SAN JUAN EN EL PARQUE NACIONAL COIBA, PROVINCIA DE VERAGUAS, REPUBLICA DE PANAMÁ

¹Marcos Núñez, ¹Iritza Torres, ^{1,2}Jorge García y ¹Aramís Averza

¹ Universidad de Panamá, Departamento de Biología Marina y Limnología, Centro de Ciencias del Mar y Limnología, FACINET socram93@yahoo.com; socram93@gmail.com, Tel. (507) 228 -1396, Cel. 6524- 0507

² Universidad de Panamá. Departamento de Zoología, FACINET.

RESUMEN

De junio a diciembre de 2003, se realizaron seis muestreos ictiológicos en los esteros Boca Grande y río San Juan en el Parque Nacional Coiba, Provincia de Veraguas, con el objetivo de comparar la diversidad y abundancia de las especies de peces existentes. Se determinaron los parámetros ambientales que los regulan. Los datos obtenidos indican que estos esteros insulares, constituyen áreas de crianza de juveniles de diferentes especies de peces comerciales. Se capturaron un total de 582 peces, 290 en el estero Boca Grande y 292 en el estero río San Juan. Se reportaron un total de 6 ordenes, correspondientes a 20 familias, incluidas en 30 géneros y 44 especies, distribuidas de la siguiente manera: 18 familias, 24 géneros y 30 especies para el estero Boca Grande y para el estero río San Juan un total de 15 familias, 21 géneros y 29 especies. Quince especies fueron comunes para ambos esteros con un 59% de especies consideradas de interés comercial y un 90% de especies juveniles. En el estero Boca Grande la especie más abundante fue *Atherinella argentea* y en el estero Río San Juan fue *Lile stolifera*.

PALABRAS CLAVES

Peces Marinos, interés comercial, Parque Nacional Coiba, estero Boca Grande, estero río San Juan, diversidad.

ABSTRACT

From June to December 2003, six monthly samples were performed in Boca Grande estuary and San Juan River estuary in Coiba National Park, Province of Veraguas in order to compare diversity and abundance of fish species in these estuaries. Physical

and chemical parameters were measured. This data indicated that these insular estuaries are use as commercial fishes breeding areas. Five hundred and eighty two (582) fishes were captured, two hundred ninety (290) in Boca Grande estuary and two hundred and ninety two (292) in San Juan River estuary. Six (6) orders were reported, corresponding to twenty (20) families, including thirty (30) genera and fourty four (44) species, distributed as follows: 18 families, 24 genera and 30 species in the Boca Grande estuary and 15 families, 21 general and 29 species in San Juan River estuary. Fifteen species were common to both estuaries. Fifty nine percent (59%) of the species were considered of commercial interest and ninety percent (90%) were juveniles. *Atherinella srgentea* was the most abundant in Boca Grande estuary and *Lile stolifera* was the most abundant in San Juan River estuary.

KEYWORDS

Marine Fish, commercial interest, Coiba National Park, Boca Grande Estuary, river San Juan Estuary, diversity.

INTRODUCCIÓN

Los estuarios son ambientes críticos para la supervivencia de muchas especies, ya que miles de aves, mamíferos, peces y otras especies, dependen de los estuarios como hábitats permanentes para su alimentación y reproducción. Estas zonas estuarinas, son áreas naturales de crianza, de un gran número de juveniles de diferentes especies de peces de interés comercial, cuya dinámica poblacional resulta de interés biológico y pesquero (Averza, 1978; D'Croz & Averza, 1979; Chicas, 1985).

El ambiente estuarino, tiende a presentar una gran variedad en lo que a fauna se refiere; diferentes especies de crustáceos, moluscos y peces tienden a aportar el mayor número de individuos a dicha área. Sin embargo debemos acotar que, de los anteriormente mencionados, los peces forman el grupo biológico que tiene la mayor participación en cuanto al intercambio energético dentro de este sistema trófico (Williams & López, 1953).

Debido a su gran poder natatorio y diversos aspectos relacionados con su fisiología, los peces tienden a ocupar el primer lugar, en lo que a la dinámica ecológica del estuario se refiere. Dentro de la composición de la población ictiológica estuarina, podemos encontrar todos o algunos de los siguientes grupos de peces: (Günther, 1956; Day, 1957; Mchugh, 1967; Yáñez - Arancibia, 1975) peces dulceacuícolas,

peces anádromos o catádromos en transitorio, peces verdaderamente estuarinos, los cuales permanecen toda su vida en el estuario, peces marinos que utilizan el estuario como áreas de crianzas o para desovar, peces marinos que efectúan visitas al estuario, generalmente como adultos y para alimentarse y visitantes marinos ocasionales que irregularmente penetran al estuario por diferentes razones y su frecuencia es baja. Toda esta diversidad ictiológica, se encuentra relacionada con las condiciones hidrológicas del sistema, consecuencia de la estación del año, la localidad dentro del estuario y sus gradientes de salinidad (Amescua-Linares, 1977).

Hemos de añadir que el ambiente estuarino, según tiende al almacenamiento de energía, a través de peces juveniles que pasan gran parte de su vida allí; tan importante es el papel del estuario en la vida de las diferentes especies de peces costeros, que se ha encontrado que más del 80 % de los peces litorales utilizan los estuarios y marismas o sus áreas de influencia, en algún momento de su vida (Yáñez-Arancibia & Nugent, 1977; Bussing & López, 1993).

El desarrollo de este estudio nos permitirá comparar y determinar en el Parque Nacional Coiba, las especies de peces existentes en los esteros de Boca Grande y río San Juan y los parámetros ambientales que los regulan con miras a incrementar el conocimiento de la ictiofauna de esta área protegida. Adicionalmente, se pretende determinar si estos esteros insulares, constituyen áreas de crianza de juveniles de diferentes especies de peces comerciales, que sostienen la pesquería de la zona.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área

El Parque Nacional Coiba se localiza en el Sudoeste de la República de Panamá, en la vertiente del Pacífico, en el borde sudoriental del golfo de Chiriquí. Localizado entre las coordenadas geográficas 7° 10' 4" y 7° 53' 27" N y 81° 32' 35" y 81° 56' 15" O, en sus puntos más extremos. Ocupa una superficie de 270.125 ha, (2.701,25 km²), de las cuales 53.528 son territorio insular y el resto, 216.543 ha, es área marina, lo que le convierte en uno de los parques nacionales con mayor superficie marina protegida del mundo. (Castroviejo, 1997).

Área de colecta

Las áreas de colecta incluyeron al estero Boca Grande, cuya línea costera es baja, con fondos arenosos, que muestran mayor influencia marina. En su entorno predominan las especies de mangle *Rhizophora sp.* y *Pelliciera sp.*, con una altura aproximada de 3 a 5 metros. El estero del río San Juan muestra características con mucha reafluencia, es el de mayor caudal. En su tramo inferior discurre en numerosos meandros por un relieve casi plano, dominado por *Rhizophora sp.* y *Pelliciera sp.*, con una altura aproximada de 15 a 20 metros sobre sedimento fangoso, que muestran la mayor influencia del agua dulce.

Durante 6 meses, se invirtieron dos días de colecta, un día por estación, para los muestreos siendo la estación #1 el estero Boca Grande localizada en la coordenadas $07^{\circ} 22' 25''$ de latitud Norte y $81^{\circ} 40' 06''$ de longitud Oeste y la estación #2 el estero Río San Juan ubicado en las coordenadas $07^{\circ} 27' 57''$ de latitud Norte y $81^{\circ} 43' 59''$ de longitud Oeste (Fig. 1).



Fig. 1. Sitios de muestreos en los esteros Boca Grande y río San Juan en el Parque Nacional Coiba. (Fuente: Ibáñez, 2001).

Hubo dos días de colecta por mes, un día por estación. Dichas colectas se realizaron mensualmente durante la época lluviosa de junio a diciembre de 2003. Para la captura de los peces en ambas estaciones, se utilizaron diversas artes de pesca entre las cuales están: redes tipo "D" con mango y malla de 0.64 cm, para las zonas cercanas a la orilla cerca de la vegetación inundable; en el área de playa y zonas de poca profundidad se utilizó un chinchorro de 4.57 m x 2.44 m con malla de 0.64 cm y la atarraya de lance de 1.8 m de diámetro y malla de 0.64 cm; y para las zonas profundas un trasmallo de 6.35 cm de ojo de malla y 90.91 m de largo.

En cuanto a la preparación de los peces estos se colocaron en bolsas plásticas de 4.54 kg y se preservaron con formalina al 10 %. Cada bolsa tenía una etiqueta indicando sitio de colecta, la fecha y el colector responsable. Todos fueron colocados en envases de plásticos de 18.93 litros sellados para ser trasladados a los laboratorios de pesquería del Centro de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad de Panamá (CCML), en el Campus Central de la Universidad de Panamá.

En el laboratorio se procedió a su clasificación y la determinación de su longitud y peso, para su identificación se cotejó con ayuda de las claves taxonómicas de Meek & Hildebrand (1923, 1925, 1928), Hildebrand (1938); Fisher *et. al.*, (1995 b y c); Allen & Robertson (1994); Allen & Robertson (1998) y Bussing (1998). El ordenamiento taxonómico se realizó utilizando los lineamientos de Fisher *et al.* (1995 a, b y c), y se actualizó con la información presente en FISHBASE (2004).

Paralelamente a la colecta de peces, se evaluó la presencia de moluscos y crustáceos asociados a los dos ecosistemas en estudio. Estos dos grupos también se colectaron utilizando redes tipo "D" cuando estuvieron cercanos a las orillas o manualmente cuando la ocasión lo permitió. La preservación y traslado se realizó con la misma metodología utilizada para los peces. En cuanto a la identificación de estos grupos se realizó utilizando la bibliografía disponible en el centro de documentación del CCML.

En cada una de las estaciones se midieron los siguientes factores físicos-químicos, la temperatura y O₂ se registraron con el medidor de

temperatura y oxígeno disuelto modelo YSI 57, la turbidez fue medida con un disco Secchi marca Sokkia – Eslon el cuál posee un diámetro de 20 cm, la salinidad fue registrada con un salinómetro marca Atago, con un rango de salinidad de 0 – 10 ‰. Dichas mediciones se realizaron en las dos estaciones y en todos los muestreos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se capturaron un total de 598 peces, 298 en el estero Boca Grande y 284 en el estero Río San Juan, durante el período de estudio. Dentro de los cuales se reportaron un total de seis órdenes, 19 familias, incluidas en 24 géneros y 44 especies distribuidas de la siguiente manera: Para el estero Boca Grande se identificaron un total de 18 familias, 24 géneros y 30 especies representando el 95 % del total de las familias, 96 % del total de los géneros y 71 % del total de las especies capturadas; siendo las más abundantes en orden descendente: *Atherinella argentea* 23.8%, *Anchovia macrolepidota* 13.3%, *Lutjanus colorado* 9.8%, *Lile stolifera* 8.1%, *Oxyzygoneetes dovii* 6.5%. Mientras que las demás especies se capturaron en pequeñas densidades representando el 2.6% (Cuadro 1).

Para el estero río San Juan se reportaron un total de 15 familias, 21 géneros y 29 especies, representando el 63 % del total de las familias, 63 % del total de los géneros y el 55 % del total de las especies; siendo las especies más abundantes en orden descendente: *Lile stolifera* 24.8%, *Mugil curema* 19.5%, *Caranx (caranx) caballus* 18.9%, *Bairdiella ensifera* 6.3%, mientras que las especies restantes se encontraron en pequeñas densidades representando el 2.2 %.

Del total de las 44 especies de peces colectadas en ambos esteros, el 59% de las mismas son de interés comercial según los criterios del MICI (1977 y 1991) y Fisher *et al.*, (1995 a, b). Las capturas realizadas a lo largo del período de muestreo, indican la predominancia de especies de peces juveniles, con respecto a las tallas adultas, con aproximadamente un 90%, lo cual corrobora la importancia de éstos ambientes estuarinos en el desenvolvimiento de las especies que se utilizan en la actividad comercial pesquera, que se desarrolla en las áreas aledañas al Parque Nacional Coiba.

Cuadro 1. Peces Colectados en los Esteros Boca Grande y río San Juan en el Parque Nacional Coiba durante el período de muestreo de julio a diciembre de 2003.

Clase	Orden	Familia	Especies	BG	RSJ
			SECUNDARIO		
Actinopterygii	Cyprinodontiformes	Anablepidae	<i>Oxyzygonectes dovii</i>	*	
		Poeciliidae	<i>Poeciliopsis elongata</i>	*	
			PERIFERALES		
	Perciformes	Gobiidae	<i>Ctenogobius sugittula</i>	*	
			<i>Bathygobius andrei</i>	*	
			<i>Bathygobius lineatus</i>		*
			<i>Bathygobius ramosus</i>		*
			<i>Awaous trasandeanus</i>	*	
			<i>Gobioides peru</i>	*	
		Eleotridae	<i>Eleotris sp.</i>	*	
		Centropomidae	<i>Centropomus armatus</i>	*	
			<i>Centropomus unionensis</i>	*	*
			<i>Centropomus nigrescens</i>	*	*
		Gerreidae	<i>Diapterus peruvianus</i>	*	*
			<i>Diapterus aureolus</i>		*
			<i>Eucinostomus argenteus</i>		*
			<i>Eucinostomus gracilis</i>		*
		Carangidae	<i>Caranx Caranx caballus</i>	*	*
			<i>Caranx Caranx caninus</i>	*	*
			<i>Hemicaranx leucurus</i>		*
			<i>Naucrates ductor</i>		*
			<i>Oligoplites altus</i>	*	*
		Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i>	*	
			<i>Lutjanus colorado</i>	*	
			<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	*	
			<i>Lutjanus jordani</i>	*	
			<i>Mugil curema</i>		
		Mugilidae	<i>Mugil Cephalus</i>	*	
		Haemulidae	<i>Haemulon sixfasciatum</i>	*	
			<i>Pomadasys panamensis</i>	*	
			<i>Pomadasys emperus</i>		*
		Sciaenidae	<i>Bairdiella esinifera</i>	*	*
			<i>Bairdiella armata</i>		*
			<i>Sterlifer oscitans</i>		*
	Siluriformes	Ariidae	<i>Arius seemanni</i>	*	*

	Pleuronectiformes	Achiridae	<i>Trinectes fluvialis</i>		*
		Paralichthyidae	<i>Cyclopsetta panamensis</i>	*	*
		Syngnathidae	<i>Pseudophallus starksi</i>		*
	Atheriniformes	Atherinidae	<i>Atherinella argentea</i>	*	*
Actinopterygii	Clupeiformes	Clupeidae	<i>Lile stoliphera</i>	*	*
		Engraulidae	<i>Anchovia macrolepidota</i>	*	
			<i>Anchoa panamensis</i>	*	
			<i>Anchoa eigenmannia</i>		*
	Perciformes	Tetraodontidae	<i>Spheroides annulatus</i>	*	*
		Kyphosidae	<i>Kyphosus analogus</i>	*	

El escenario de áreas estuarinas ilustra la relación existente entre el predominio de la diversidad como respuesta a la heterogeneidad espacial y las perturbaciones ambientales. ya que las especies de peces son los principales almacenadores, transformadores y transportadores de energía en el área costera Yáñez-Arancibia & Nugent, (1977); Yáñez-Arancibia, (1986); Yáñez – Arancibia *et al.*, (1994). Tales relaciones han sido bien documentadas a través de la cuantificación de interacciones entre especies y el efecto de épocas climáticas, la salinidad y la profundidad Yáñez-Arancibia & Pauly, (1994); Martínez *et al.*, (1994).

Al cotejar los resultados obtenidos en cuanto a la abundancia y diversidad de especies capturadas en los esteros Boca Grande y río San Juan mediante el análisis estadístico Mann – Whitney; ambos resultaron ser no significativos ($U = 15$, $P = 0.631$) y ($U = 12$, $P = 0.335$). Se infiere que ambos esteros, en cuanto a la abundancia y diversidad, son similares desde el punto de vista estadístico. La diversidad de peces como población, se encuentra relacionada con las condiciones hidrológicas del sistema, consecuencia de la estación del año, la localidad dentro del estuario y sus gradientes de salinidad Amescua-Linares, (1977). De acuerdo al grado de tolerancia a la salinidad Miller, (1966), la especies reportadas en los esteros Boca Grande y Río San Juan; el 5% fueron especies secundarias y el 95% especies periferales.

En el Cuadro 2 se comparan las especies reportadas en nuestro estudio (6 ordenes, correspondientes a 20 familias, incluidas en 30 géneros y 44 especie) con los obtenidos en ambientes similares por Vega &

Villarreal, (2003), que reportan un total de 156 especies de peces, incluidos en 107 géneros y 58 familias y los de INRENARE-OIMT, (1996), para el área del Golfo Chiriquí, en el cual se realizaron estudios desde la playa La Barqueta hasta Horconcitos (ríos Chico, Chiriquí y Fonseca), reportando un total de 35 especies pertenecientes a 19 familias y para el área del Golfo de Montijo (islas Perdomo, Verde, Leones y Boca Trinidad) con un total de 52 especies pertenecientes a 17 familias. Podemos inferir que los esteros Boca Grande y río San Juan en el área del Parque Nacional Coiba, presenta una riqueza de especies de peces alta, lo que indica la importancia del área de estudio, en función de albergar una alta diversidad de peces de interés comercial, que sirven de sostén a las pesquería de las áreas aledañas.

Mediante el análisis estadístico de regresión, al comparar los parámetros físico-químicos medidos (temperatura, pH, profundidad, oxígeno disuelto y transparencia) con respecto a la abundancia y diversidad de especies capturadas en los esteros Boca Grande y río San Juan, solamente resulto ser significativo la transparencia en cuanto a la abundancia ($r = 0.05$, $P = 0.155$); siendo los otros parámetros no significativos. Esto es debido a que las áreas estuarinas se caracterizan por la diversidad de hábitats que presentan, los cuales son usados por los peces para cumplir con todo o parte de su ciclo de vida, adquiriendo para ello adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que le permiten desarrollarse en estas áreas. Yáñez-Arancibia & Pauly, (1994); Martínez *et al.*, (1994). (Cuadro 3).

Cuadro 2. Comparación de la especies de peces de interés comercial (MICI, 1977 y 1991 y Fisher *et al.* 1995 a, b), capturadas en los esteros Boca Grande y río San Juan versus los reportados en áreas del Golfo de Montijo, Chiriquí y parte noreste de Coiba.

Especies	NOMBRE COMÚN	Estero Boca Grande y río San Juan	Golfo de Chiriquí	Golfo de Montijo	Parte Noreste de Coiba
<i>Centropomus Armatus</i>	Róbalo	*			
<i>Centropomus unionensis</i>	Róbalo	*			
<i>Centropomus nigrescens</i>	Róbalo	*	*		*
<i>Diapterus peruvianus</i>	Mojarra	*	*	*	*
<i>Diapterus aureolus</i>	Mojarra	*	*	*	
<i>Caranx Caranx caballus</i>	Jurel	*		*	*
<i>Caranx Caranx caninus</i>	Jurel	*	*	*	*
<i>Oligoplites altus</i>	Sierrito	*	*	*	*
<i>Hemicaranx leucurus</i>	Cojinúa	*			
<i>Lutjanus argentiventris</i>	Pargo amarillo	*			*
<i>Lutjanus colorado</i>	Pargo Rojo	*	*	*	*
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Pargo Negro	*			*
<i>Lutjanus jordani</i>	Pargo de seda	*	*		
<i>Mugil curema</i>	Lisa	*		*	*
<i>Mugil cephalus</i>	Lisa	*			
<i>Haemulon sixfasciatum</i>	Cabezón	*			*
<i>Pomadasys panamensis</i>	Corocoro	*		*	
<i>Bairdiella armata</i>	Corvina	*	*		
<i>Sterlifer oscitans</i>	Corvina	*		*	
<i>Arius seemanni</i>	Bagre	*	*	*	
<i>Cyclosetta panamensis</i>	Lenguado	*			*
<i>Atherinella argentea</i>	Pejerrey	*			
<i>Anchoa macrolepidota</i>	Anchoa	*			
<i>Anchoa panamensis</i>	Anchoa	*			
<i>Anchoa eigenmannia</i>	Anchoa	*		*	
<i>Lile stolidifera</i>	Sardina	*			

Cuadro 3. Valores Promedios de los factores físico-químicos, por muestreo en los esteros Boca Grande y Río San Juan registrados durante las colectas en el Parque Nacional Coiba, durante los meses de julio a diciembre de 2003.

Estaciones	pH	T	S ‰	Profundidad	O2:	Transparencia
BOCA GRANDE	7.4	23	21	0,4	4.8	2
	8.1	26	29	1,2	4.1	0,9
	8.1	26	25	0,6	4.7	0,25
	8.7	28	25	2,6	4.7	0,014
	9.8	26,5	25	2,1	5.0	0
	9,8	25	26	2	4,6	0,5
	8,4	26	3	2	6	1
RÍO SAN JUAN	8,3	23	2	2	6,9	2
	8,1	22	2	0,8	7	0,24
	9,8	25	0	0,6	5,9	0,6
	8,7	22	0	1,3	6	1,1
	9,6	25	0	0,15	6,2	0,25

CONCLUSIONES

En cuando a la abundancia y diversidad de las especies reportadas en los esteros Boca Grande y río San Juan no existen diferencias significativas entre los esteros.

Las capturas realizadas a lo largo del período de muestreo, indican la predominancia de especies de peces juveniles (90%), respecto a las tallas adultas, lo cual corrobora la importancia de éstos ambientes.

El 59% de las especies reportadas, son de interés comercial, lo que indica la importancia de la conservación de estas zonas estuarinas, para el sostén de la actividad pesquera en el área.

De los parámetros físico-químicos considerados sólo la transparencia tuvo influencia significativa respecto a la abundancia de especies de peces para ambos esteros.

El Parque Nacional Coiba, representa una de nuestras principales áreas protegidas, sobre todo por su estado de conservación y por ser uno de los pocos parques marinos. La determinación de 44 especies de peces asociados a estos dos esteros, nos permite concluir que el área estudiada alberga una alta diversidad específica.

AGRADECIMIENTOS

Queremos Agradecer al personal del Centro de Ciencias del Mar y Limnología (CCML), de la Universidad de Panamá; la Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM), en especial al personal del Parque Nacional de Coiba. Al Capitán López por su apoyo en la última gira y a los custodios Nacional de la Policía asignados durante todo el período de muestreo.

REFERENCIAS

Allen, G.R. & R.D. Robertson. 1994. Fishes of the Tropical Eastern Pacific. Crawford House Press. Smithsonian Tropical Research Institute. (23-300) p.

Allen, G.R. & R.D. Robertson. 1998. Peces del Pacífico Oriental Tropical. Segunda Edición. 327 p.

Amescua-Linares. 1977. Generalidades Ictiológicas del sistema lagunar costero de Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. An. Centro Cienc. Del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. Méxic, (1): 1 – 26.

Averza, A. 1978. Observación sobre la Abundancia y Diversidad en las Poblaciones de Peces Estuarinos en el Caribe de Panamá. Tesis de Licenciatura, Universidad de Panamá, 28 p + anexo.

Bussing, W.A. & M.Y. López. 1993. Peces demersales y pelágico costeros del Pacífico de Centro América Meridional. Escuela de Biología y CIMAR, Universidad de Costa Rica. Revista de Biología Tropical. Editorial Universitaria. Vol. 14(2). 230 p.

Bussing, W. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica, Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 468 p.

Castroviejo, S. (Ed.) 1997. El Parque Nacional de Coiba: El Medio físico. En: Flora y Fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario Preliminar. Ed. Científico: S. Castroviejo. Impreso en España: 11 – 30.

Chicas, B. 1985. Distribución, Diversidad y Dinámica Poblacional de la Ictiofauna Comercial de la Reserva Forestal Térraba-Sierpe, Puntarenas, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, 110 p.

CPPS/PNUMA. 1997. Diversidad biológica costera y marina del Parque Nacional de Coiba, Panamá: Una propuesta al plan de manejo. CPPS/PNUMA/PSE/IE (97) 4.

Day, J. H. 1967. The Biology of Knysna, South Africa, en G.H. Lauff, (Ed.), Estuaries. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washintong, Publ. No. 83: 397 – 407.

D´Croz, L. & A. Averza. 1979. Observaciones sobre la Abundancia y Diversidad de las Poblaciones de Peces Estuarinos en el Caribe de Panamá. Rev. Biol. Trop. 27 (2): 189 -201.

FISHBASE. 2004. Catálogo mundial de peces. <http://www.fishbase.org/Search.cfm>

Fisher, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter, & V.H. Niem. 1995a. Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca, Pacífico Centro-Oriental. Vol. I (Plantas e Invertebrados): 1-646 p.

Fisher, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter, & V.H. Niem. 1995b. Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca, Pacífico Centro-Oriental. Vol. II (Vertebrados parte 1): 647-1200 p.

Fisher, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter, & V.H. Niem. 1995c. Guía FAO para la Identificación de Especies para

los Fines de la Pesca, Pacífico Centro-Oriental. Vol. III (Vertebrados parte 2): 1201-1813 p.

Günter, G. 1956. A Revised List Of Euryhalin Fishes Of North And Middle Hedgpeh, J. W., 1957. Estuaries and Lagoons: II Biological Aspects. In Hedgpeh, J. W. (Ed.). Treatise on Marine Ecology and Paleocology. Geol. Soc. America, Mem. 67(1): 673 – 750.

Hildebrand, S. 1938. A New Catalogue of the Freshwater Fishes of Panamá, Feeld Museum of Natural History, Chicago, 359 p.

Ibañez, A. 2001. Estudio de la composición florística y ecológica del bosque tropical de la isla de Coiba (Panamá). Tesis de Doctorado, Universidad de Salamanca. 214p + anexo.

INRENARE/OIMT. 1996. Proyecto Manejo, Conservación y Desarrollo de los Manglares de Panamá. Componente de Biología. Elaboración y Edición Richard Villalobos Alvarado, Panamá, 66 p + Anexo.

Martínez, V. V., J.A. Martínez, & J. Villalaz. 1994. Los peces y los macroinvertebrados. En: El inventario biológico del canal. I El Estudio Marino. Eds. D'Croz, L., Martínez Z, V. & Arosemena, G. Revista SCIENTIA, Panamá, 8:(2) 127 – 144.

Mchugh, J.L. 1967. Estuarine Newton. In: Lauff, G. H. (Ed.). Estuaries. Am. Ass. Adv. Sci., 83: 581 – 619.

Meek, S.E. & S.F. Hildebrand. 1923, 1925, 1928. The Marine Fishes of Panama. Field. Mus. Nat. Hist. Zool. Ser. Vol. XV (215, 226, 249): 1-1945.

MICI. 1977. Direccion General de Recursos Marinos Estadísticas Pesqueras. Panamá, 69 p.

MICI. 1991. Direccion General de Recursos Marinos Estadísticas Pesqueras. Panamá, 59 p.

Miller, R. 1966. Geographical Distribution of Central American. Freshwater Fishes. Copeia (1966) : 773 – 802.

Vega, A. & N. Villarreal. 2003. Peces Asociados a Arrecifes y Manglares en el Parque Nacional Coiba. Revista Tecnociencia 5(1): 68 – 76.

Yañez – Arancibia, L. A. 1975. Ecología de la Zona costera. Análisis de siete tópicos. AGT, México. 189 p.

Yañez – Arancibia, L. A. & R. S., NUGENT. 1977. El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. Méxic, (4): 107 – 114.

Yañez-Arancibia, A. 1986. Ecología de la zona costera. Análisis de siete tópicos. AGT, México. 189p.

Yañez – Arancibia, L. A. & D., PAULY. 1994. Costal lagoons as fish habitats, p.363 – 376. In: B. Kerfve (Ed.). Costal lagoons processes. Elsevier, Amsterdam, 557p.

Recibido octubre de 2007, aceptado mayo de 2009.



DIVERSIDAD DE MOLUSCOS (BIVALVOS Y GASTERÓPODOS), QUE SIRVEN COMO FUENTE DE ALIMENTO EN ISLA COLÓN, PROVINCIA DE BOCAS DEL TORO, PANAMÁ

Dario E. Córdoba G.¹, Miguel C. Avilés E.², Ingrid Valdés³ y Mahudy Díaz⁴

¹Técnico, ²Director, ³Captadora de datos, Museo de Malacología de la Universidad de Panamá (MUMAUP), ⁴Estudiante de Biología, Departamento de Zoología, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Campus Universitario, Universidad de Panamá, El Cangrejo, Ciudad de Panamá, Panamá. Tel. (507) 523-6247, E-mail: mumaup@ancon.up.ac.pa y dcg213@cableonda.net.

RESUMEN

Los moluscos (bivalvos y gasterópodos), son uno de los recursos marinos más importantes en la dieta de los seres humanos por su bajo contenido de grasas y alto contenido de proteínas de fácil digestión. En este trabajo se estudio la distribución de los moluscos empleados como alimento en varias playas de isla Colón. Los ambientes marinos explorados fueron las praderas de *Thalassia*, manglares, rocas, sustrato duro, fango, fango-arena, arena, arena-fango y las aguas (poco profundas y salobres). Los especímenes de playa Istmito fueron los más abundantes (283 individuos), mientras que las muestras de playa Paunch y Boca del Drago fueron las más diversas, con 10 especies respectivamente. El 75.5% de los individuos de bivalvos se localizó en la arena, 11.4% en fango y 8.9% en sustrato duro. Se encontraron diez especies empleadas para alimentación. Un 84.1% de individuos de gasterópodos se encontró en sustrato duro: 7.2% en praderas de *Thalassia* y 6.5% en roca. Nueve de las especies recolectadas son empleadas para alimentación. La almejita de arena, *Donax denticulatus* Linnaeus 1758, fue la especie más registrada, con 270 individuos; de los cuales el 79.26% se localizo en la arena de playa Istmito. El estudio revela la importancia de la conservación de las áreas de asentamientos de moluscos que sirven para alimentación de los habitantes del sector y como fuente de ingreso a los pescadores artesanales.

PALABRAS CLAVES

Playa, arena, rocas, isla, alimento, bivalvos, gasterópodos.

ABSTRACT

Mollusks (bivalves and gastropods) are one of the most important marine resources in the diet of human beings due to their low fat content and high content of digestible protein. In this paper the distribution of mollusks used as food in several beaches of Colon Island was studied. The marine environments collected were *Thalassia* grasslands, mangroves, rocks, hard substrate, mud, muddy-sand, sand, mud and sandy-water (shallow and brackish). Specimens from Istmito beach, were the most abundant (283 samples), while the most diversity was obtained from Paunch beach and Boca del Drago, with 10 species from each respectively. 75.5% of Pelecypods were found on the sand, 11.4% on mire and 8.9% on the hard substrate. There was ten species used for food. A 84.1% of individuals of gastropods found on hard substrate, 7.2% in *Thalassia* and 6.5% in rock. Nine of the species collected are used for food. The little sand clam, *Donax denticulatus* Linnaeus 1758, was the most numerous species, with 270 individuals, of which 79.26% were found in Istmito beach. The study highlights the importance of conservation of mollusk settlement areas that serve to feed the inhabitants of the sector and source of income for artisanal fishermen.

KEYWORDS

Beach, sand, rocks, island food, bivalves, gastropods.

INTRODUCCIÓN

La mayor parte de la biodiversidad marina es residente de los ecosistemas costeros ubicados en la franja litoral entre los 0 m y 30 m de profundidad, lo que implica realizar constantes investigaciones para actualizar el conocimiento de los procesos que regulan los patrones de diversidad y abundancias de los componentes biológicos, y sus interacciones espaciales y temporales.

La mayoría de los estudios sobre distribución y abundancia de moluscos se han centrado a especies específicas como *Strombus gigas* Linnaeus 1758, por su demanda, valor económico (Pérez & Aldana, 2000) y su inclusión en el CITES de 1992. Según Glynn (1972) es evidente que en Panamá, como en la mayoría de otras regiones de bajas latitudes, se está en la necesidad de un minucioso inventario biológico, lo cual implicaría describir la parte ecológica de los diferentes ecosistemas que ocupan estas poblaciones de moluscos.

Estos ecosistemas son muy diversos y según Díaz (1991) algunas comunidades de organismos en el Caribe se establecen sobre acantilados rocosos (rocas sedimentarias o metamórficas) y sobre sustratos duros secundarios (como plataformas calcáreas emergidas) principalmente. En playas de arena la zonación no es tan visible como en el litoral rocoso, lo cual es consecuencia de un ambiente mucho más dinámico, de poblaciones fluctuantes, y en general de su invisibilidad. Las playas arenosas son muy importantes porque mantienen la línea de costa de forma dinámica, es la zona de transición (ecotono) entre los sistemas terrestres y los marinos, y son sumamente importantes en lo que respecta al turismo y la recreación. El sustrato móvil y el régimen de olas, mareas y corrientes, junto con las variaciones climáticas, determinan que los organismos que allí viven, estén adaptados a grandes cambios y tengan generalmente hábitos cavadores; ello les permite enterrarse en el sustrato y soportar así los períodos de bajamar. Otros tienen además, un comportamiento migratorio hacia arriba y hacia abajo de la playa.

Para Prieto *et al.*, 2003, las praderas de fanerógamas marinas constituyen ecosistemas con gran diversidad de organismos debido a la alta producción de materia orgánica que generan y a la variedad de sustratos que brindan refugio, alimento y espacios para muchas asociaciones faunística donde destacan los moluscos. En el continente americano la *Thalassia testudinum* se distribuye desde el Golfo de México hasta el norte de Sudamérica y en el Caribe es la fanerógama más abundante.

En este artículo se informa sobre los ecosistemas en donde se encuentran moluscos (bivalvos y gasterópodos) empleados como alimento en isla Colón, provincia de Bocas del Toro, Panamá. Se escogió esta isla, porque es el punto central de llegada de los visitantes en Bocas, sus playas son accesibles y su ambiente ha cambiado mucho, producto de la gran cantidad de turistas que la visitan, y es posible que su actividad pesquera se haya visto afectada.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área

Isla Colón esta situada en la provincia de Bocas del Toro, archipiélago de Bocas del Toro (al Norte de la bahía Almirante, a 1.4 km. aprox. de la costa de punta Antón), distrito de Bocas del Toro, ubicada entre los 9° 19' 54" y 9° 26' 36" L.N. y 82° 14' 12" y 82° 20' 30" L.O. (Fig. 1). La superficie es de 56 km², su perímetro costero es de 50 km. Posee muchos accidentes litorales: al Norte la punta norte y la bahía Tarpón; al Este las puntas Rocosas, bahía Larga, Puss Head y la bahía Sandfly; al Sur la punta Mangle y en el litoral Occidental las puntas Concha, Rancho, Lima, la ensenada Grande y la caleta Groond. A sus alrededores hay manglares, los cuales según Cintrón & Schaeffer-Novelli (1983), frecuentemente se encuentran adyacentes a ecosistemas marinos como las praderas de hierba submarina (*Thalassia*) o los arrecifes de coral, ecosistemas que suelen estar energéticamente entrelazados por las exportaciones de materia orgánica del manglar hacia el mar o por las especies típicas de los arrecifes y las aguas costaneras. Sus playas son arenosas (arena calcárea) predominando en muchas playas, como en Istmito, loma del IDAAN y Big Creek; en otras se observa arena con parte rocosa, y algunas veces arrecifes de coral muerto y vivo (playa Paunch, Bluff y Boca del Drago), como en otras islas del caribe, el flujo de mareas es de unos 30.5 cm, la salinidad del agua es mas o menos constante, su temperatura se mantiene entre 28 °C a 30 °C casi todo el año y sus aguas son transparentes, permitiendo que la luz penetre profundamente (Avilés, 1998). Sus ecosistemas, son ideales para el buceo y se facilitan las actividades pesqueras, recreativas y turísticas. Pertenece a la región malacológica de la provincia Caribeña, sus aguas tropicales constituyen la segunda región mundial en cuanto a variedades de especies encontradas.

Recolección de especímenes

La recolección de las muestras se realizó a pie, por espacio de cinco días, en el mes de julio del 2007, empezando el día 25 hasta el 29, realizando recorridos por todas las costas de las playas Istmito, loma del IDAAN, Big Creek, Paunch, Bluff y Boca del Drago, desde la orilla, hasta cierto un metro de profundidad del agua, en praderas de *Thalassia*, manglares, rocas, sustrato duro, fango, fango-arena, arena, arena-fango y en aguas (poco profundas, profundas y salobres). Las colectas se realizaron manualmente, algunas veces se empleó cincel y martillo, para los ejemplares pegados en las rocas.



Fig. 1. Ubicación de la Isla Colón en la provincia de Bocas del Toro.

Por la facilidad del acceso al área, algunos especímenes se localizaron en la orilla de la playa. Para la remoción de los cuerpos de las conchas se empleó agua hervida, en punto de ebullición y los opérculos de los individuos que los presentaron se anexaron a las conchas correspondientes. Todos los ejemplares colectados, fueron registrados e incorporados a la Colección Nacional de Referencia del Museo de Malacología de la Universidad de Panamá y su identificación se logró gracias a la obra de Abbott (1974) y el apoyo del Profesor Miguel Avilés del Museo de Malacología de la Universidad de Panamá. A los sitios de colecta y a sus ecosistemas se les determinó la biodiversidad con la prueba de Shannon Weaver.

RESULTADOS

Se recolectaron cerca de 543 individuos, en seis playas y una bahía, distribuidos en cinco órdenes, 12 familias, 13 géneros y nueve especies, de los cuales tres órdenes, siete familias, ocho géneros, diez especies y 404 individuos eran bivalvos; dos órdenes, cinco familias, cinco géneros, nueve especies y 139 individuos pertenecían a los Gasterópodos. Playa Istmito con 283 fue el lugar en donde se recolectaron más individuos, le siguieron Boca del Drago y playa Paunch con 81 y 66, respectivamente. También estas dos playas fueron los sitios más diversos en cuanto a cantidad de especies con un total de 10 cada una, los demás sitios estuvieron por debajo de cinco.

En playa Istmito no se recolectó gasterópodos y en la bahía Almirante tampoco se capturó bivalvos (Cuadro 1). La arena fue el biotopo con más registros de individuos, con un total de 308, le siguió el sustrato duro con 152, los demás estuvieron por debajo de 46 (Cuadro 2). El 75.5% de los individuos de bivalvos se localizó en la arena, 11.4% en fango y 8.9% en sustrato duro. Un 84.1% de individuos de gasterópodos se encontró en sustrato duro; 7.2% en praderas de *Thalassia* y 6.5% en roca. La almejita de arena, *Donax denticulatus* Linnaeus, 1758 (Fig. 2), con 270 individuos fue la especie más registrada, el 79.26 % se localizaron en la arena de playa Istmito, le siguieron la *Nerita fulgurans* Gmelin, 1791 (Fig. 3) y la *Nerita versicolor* Gmelin, 1791 con 64 y 50 individuos respectivamente, las demás especies estuvieron por debajo de 46. Según el índice de biodiversidad de Shannon Weaver los sitios más diversos fueron playa Paunch y Boca del Drago; y en los biotopos, la arena fue la más diversa, seguida del sustrato duro del litoral rocoso.



Fig. 2. *Donax denticulatus* Linnaeus, 1758; colectadas en el biotopo arena.

Cuadro 1. Moluscos utilizados para alimentación, recolectados en las diferentes playas de isla Colón.

Categoría Taxonomica	LUGAR							Total
	BA	BD	PI	BC	LI	PP	BB	
CLASE BIVALVIA								
ORDEN PTERIIDA								
Familia Isgonomiidae								
<i>Isgomonon radiatus</i> (Antón, 1839)						2		2
<i>I. alatus</i> (Gmelin, 1791)						28	6	34
ORDEN OSTREIDA								
Familia Ostreidae								
<i>Crassostrea richtiphora</i> Gmelin, 1828		1		3	3			7
ORDEN VENERIDA								
Familia Lucinidae								
<i>Codakia orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)						1	3	4
Familia Cardidae								
<i>Trachycardium marginatum</i> (Linnaeus, 1758)		2						2
Familia Tellinidae								
<i>Arcopagia fausta</i> (Pallasey, 1799)						4		4
Familia Donacidae								
<i>Donax denticulatus</i> Linnaeus, 1758		18	214	23	15			270
<i>D. striatus</i> Linnaeus, 1767			26	5	2			33
Familia Veneridae								
<i>Chione cancellata</i> (Linnaeus, 1758)		3	43					46
<i>Dryaia macrodon</i> Born, 1779		1				1		2
CLASE GASTROPODA								
ORDEN VETIGASTROPODA								
Familia Trochidae								
<i>Cittarium pica</i> (Linnaeus, 1758)	1	4				5		10
Familia Neritidae								
<i>Nerita versicolor</i> Gmelin, 1791		44		1		3	2	50
<i>N. nasselliana</i> Gmelin, 1791						1	1	2
<i>N. fulgurans</i> Gmelin, 1791		4		10	5	20	25	64
ORDEN CAENOGASTROPODA								
Familia Strombidae								
<i>Strombus pugilis</i> Linnaeus, 1758	5	1						6
<i>S. rufinus</i> Gmelin, 1791		3				1		4
Familia Cassidae								
<i>Cassia madagascariensis</i> Lamarck, 1758	1							1
<i>C. tuberculosa</i> (Linnaeus, 1758)	1							1
Familia Ranellidae								
<i>Choronia variegata</i> (Lamarck, 1758)	1							1
Total	9	81	283	43	25	66	37	543

Leyenda: BA = bahía Almirante, BD = Boca del Drago, PI = playa Istmito, BC = Big Creek, LI = Loma del IDAAN, PP = playa Paunch, BB = Bluff beach.

Cuadro 2. Totales de individuos por especie de moluscos colectados en los diferentes biotopos.

Especie	BIOTOPOS							
	Arena	Arena - Fango	Fango	Fango - Arena	Roca	Sustrato duro	Manglar	Thalasia
<i>Isognomon radiatus</i>						2		
<i>I. alatus</i>						34		
<i>Crassostrea rhizophorae</i>							7	
<i>Codakia orbicularis</i>				4				
<i>Trachycardium muricatum</i>		2						
<i>Arcopecten fausta</i>				4				
<i>Donax denticulatus</i>	270							
<i>D. striatus</i>	33							
<i>Chione cancellata</i>			46					
<i>Tivela mactroides</i>	2							
<i>Cuscutum pica</i>					10			
<i>Nerita versicolor</i>						50		
<i>N. tessellata</i> Gmelin,						2		
<i>N. fulgurans</i>						64		
<i>Strombus pugilis</i>								6
<i>S. raninus</i>								4
<i>Cassia madagascariensis</i>	1							
<i>C. tuberculosa</i>	1							
<i>Charonia variegata</i>	1							
Total	308	2	46	8	10	152	7	10

Cuadro 3. Índice de biodiversidad de Shannon Weaver calculados para los diferentes sitios de colecta y por biotopo.

	Bahía Almirante	Boca del Drago	Playa Istmito	Big Creek	Loma del IDAAN	Playa Paunch	Bluff beach	
<i>Índice Shannon-Weaver</i>	0.167892791	0.504354*	0.287712	0.378973	0.286963	0.537911*	0.293968	
	Arena	Arena-Fango	Fango	Fango-Arena	Roca	Sustrato duro	Manglar	Thalasia
<i>Índice Shannon-Weaver</i>	0.99192*	0.849485	0.963853	0.887114	0.900000	0.985646*	0.879272	0.900000

*Más diversos



Fig. 3. *Nerita fulgurans* Gmelin, 1791; colectadas en el biotopo rocoso.

DISCUSIÓN

Las playas y los biotopos con mejores cualidades proporcionan la mayor cantidad de individuos por su capacidad de sobrevivir en estos ambientes. Esto se refleja en los datos de los cuadros 1 y 2, cuando vemos que playa Istmito y el biotopo arena, poseen la mayor cantidad de individuos. Esto es debido a que esta playa está conformada de arena blanca de grano fino en toda su extensión, sus aguas son pristinas y los animales que viven en este tipo de sustrato están muchas veces expuestos al oleaje continuo. Es por eso que requieren de movimientos rápidos para enterrarse, que solo se facilitan cuando poseen dos valvas como la almejita de arena del caribe, *D. denticulatus*. Según Wade (1967) y Ansell *et al.* (1980), hay factores como la granulometría, el grado de exposición a las olas y el contenido orgánico de la arena, que favorecen la distribución de estas especies en la zona intermareal arenosa. Asimismo los estudios de Dexter (1983) señalan que los moluscos dominan a menudo las costas intermedias expuestas. También, en las playas disipativas, muy expuestas, de grano fino, usualmente se pueden desarrollar vastas poblaciones de bivalvos, lo cual parece estar sucediendo en playa Istmito. En contraste el litoral rocoso presenta poca homogeneidad y una amplia diversidad de factores incidentes, tales como físico-químicos (exposición del oleaje, temperatura, desecación, salinidad, oxígeno, luz

y superficie de fijación), biológicos (competencia, depredación y reclutamiento) y la interacción de las mareas. La variación espacial y temporal de estos factores determinan las características, distribución y comportamiento de las poblaciones existentes (Garrity & Levings, 1981).

CONCLUSIÓN

Los especímenes que predominaron en un lugar o biotopo, lo hicieron de acuerdo a la conformación y las cualidades de estos sitios, porque les permiten desarrollarse con mejor ventaja que otros y por sus adaptaciones para vivir en estas áreas. Se determinó que existen sectores en la isla con poblaciones de moluscos de determinadas especies, bien distribuidas y que pueden servir como fuente de alimento, aunque no sean muy diversas.

AGRADECIMIENTOS

Muchas gracias al personal de la Autoridad de Nacional del Ambiente por su colaboración en la obtención del permiso de colecta, a los pobladores de isla Colón por toda su cooperación mientras estuvimos allí, al Profesor Arnold Russell por la traducción en inglés del resumen, al Magister Alonso Santos y al Profesor Iván Luna (q.e.p.d.), por los análisis estadísticos (Índice de biodiversidad de Shannon Weaver).

REFERENCIAS

Abbott, R. 1974. American seashells: the marine mollusks of the Atlantic and Pacific coasts of North America. 2^{da} ed. Van Nostrand Reilhold Company, New York, 663 p.

Ansell, A., L. Frenkiel & M. Mouëza. 1980. Seasonal changes in tissue weight and biochemical composition for the bivalve *Donax trunculus* L. on the Algerian coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 45: 105-116.

Avilés, M. 1998. *Gasterópodos del mar Caribe de la República de Panamá*. Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Escuela de Biología, Departamento de Zoología, Panamá. 101p.

Cintrón, G. & Y. Schaeffer-Novelli. 1983. *Introducción a la ecología del manglar*. Publicado por la Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe-ROSTLAC, Montevideo, Uruguay. 109p

Dexter, D. 1983. *Community structure of intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia*. In: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan, A. & T. Erasmus (Eds.). W. Junk, The Hague. 451-472.

Díaz, J. 1991. *Ecosistemas litorales del Caribe colombiano*. En: CORPES Costa Atlántica. Perfil Ambiental del Caribe colombiano. 147-152.

Garrity, S. & H. Levings. 1981. A predator-prey interaction between two physically and biologically constrained tropical rocky shore gastropods: direct and community effects. *Ecol. Monogr.* 51: 267-286.

Garrity, S. & H. Levings. 1981. A predator-prey interaction between two physically and biologically constrained tropical rocky shore gastropods: direct and community effects. *Ecol. Monogr.* 51: 267-286.

Glynn, P. 1972. Observation on the ecology of the Caribbean and Pacific coasts of Panama. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, N° 2, 13-30.

Pérez, P. & D. Aranda. 2000. Distribución, abundancia, densidad y morfometría de *Strombus gigas* (Mesogastropoda: Strombidae) en el arrecife Alacranes, Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop.*, 48(1): 51-57.

Prieto, A., S. Sant, E. Méndez & C. Lodeiros. 2003. Diversidad y abundancia de moluscos en las praderas de *Thalassia testudinum* de la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 51(2): 413-426.

Wade, B. 1967. Studies on the biology of the West Indian beach clam *D. denticulatus* Linne 1. Ecology. *Bull. Mar. Sci.*, 17: 149-174.

Recibido marzo de 2009, aceptado junio de 2009.



GENETIC POLYMORPHISMS AND ACTIVITIES OF PARAOXONASE IN THE PANAMANIAN POPULATION

Ana E. Tejada E¹, Tomás A. Díez¹, Gonzalo Carrasco², Carlos Ramos³

¹Departamento de Bioquímica y Nutrición, Facultad de Medicina, Universidad de Panamá.

²Departamento de Estadística y Centro de Investigación y Consultoría Estadística.

³Departamento de Genética, Universidad de Panamá. Email: laito52@ yahoo.com

ABSTRACT

Human paraoxonase (PON1) is an enzyme associated to high-density lipoprotein (HDL) particles that protects against oxidative damage to both low-density lipoprotein (LDL) and HDL. The enzyme is also involved in the hydrolysis of highly toxic metabolite from organophosphate pesticides. In the present study, the distribution of the PON1 polymorphisms at position -108 in the promoter region and at positions 55 and 192 in the coding region, in the Panamanian population (n = 187) was determined. The genotype of each individual was determined by PCR-RFLP. The genotype frequencies at position 55 were: LL 0.631, LM = 0.331, and MM = 0.037; frequencies at position 192 were: QQ = 0.331, QR = 0.497, and RR = 0.171; and the frequencies at position -108 were: CC = 0.428, CT = 0.428, and TT = 0.117. The highest allele frequencies were: Q = 0.581, L = 0.796 and C = 0.655. However, the Amerindian Panamanian group, Gnöbé Bugle, presented a low frequency for the -108CC genotype (0.125), which might be associated to a higher risk to organophosphate pesticides poisoning. Arylesterase and diazoxonase activities of PON1 were determined in samples of the Caucasian and Black Panamanian population. The most frequent haplotype in the whole population was -108CC/55LL/192QR; this haplotype was the second most frequent in Black Panamanians and the most frequent in Caucasian Panamanians. The arylesterase activities for this haplotype were 116.16 U/mL and 146.30 U/mL in Black and Caucasian Panamanians, respectively. Diazoxonase activities were 10.09 U/mL and 11.25 U/mL in the same groups, respectively. Relationships between the arylesterase activity of PON1 and these polymorphisms are discussed.

KEYWORDS

PON1 polymorphisms, genotype, arylesterase activity, diazoxonase activity.

RESUMEN

La Paraoxonasa (PON1) humana es una enzima asociada a las lipoproteínas de alta densidad (HDL) que protege contra el daño oxidativo tanto a las lipoproteínas de baja densidad (LDL) como a las HDL. La enzima está involucrada en la hidrólisis de metabolitos altamente tóxicos de pesticidas organofosforados. En el presente estudio, se determinó la distribución de los polimorfismos de PON1 en la posición -108 de la región promotora y en las posiciones 55 y 192 de la región codificadora en la población Panameña (n=187). El genotipo de cada individuo fue determinado mediante PCR-RFLP. Las frecuencias genotípicas encontradas en la posición 55 fueron: LL = 0.631, LM = 0.331, y MM = 0.037; en la posición 192: QQ = 0.331, QR = 0.497, y RR = 0.171; y en la posición -108: CC = 0.428, CT = 0.428, y TT = 0.117. Las frecuencias alélicas más altas fueron: Q = 0.581, L = 0.796 y C = 0.655. Sin embargo, El grupo indígena Panameño, Gnöbé Bugle, presentó una frecuencia baja para el genotipo -108CC (0.125), lo que podría estar asociado a un mayor riesgo al envenenamiento por pesticidas organofosforados. Las actividades enzimáticas de PON1 arylesterasa y diazoxonasa fueron determinadas en muestras de la población panameña de blancos y negros. El haplotipo más frecuente en la población total fue -108CC/55LL/192QR; éste haplotipo fue el segundo más frecuente en la población Negra Panameña y el más frecuente en la población Blanca Panameña. La actividad arylesterasa para este haplotipo fue de 116.16 U/mL y 146.30 U/mL en Negros y Blancos Panameños, respectivamente. La actividad diazoxonasa fue de 10.09 U/mL y 11.25 U/mL en los grupos antes mencionados. Relaciones entre la actividad arylesterasa y los polimorfismos de PON1 son discutidos en este artículo.

PALABRAS CLAVES

Polimorfismos PON1, genotipo, actividad arylesterasa, actividad diazoxonasa.

INTRODUCTION

Human paraoxonase (PON1) is an enzyme associated to HDL particles which is capable of reducing the oxidation of LDL and HDL components, in addition to hydrolyze highly toxic metabolites derived from organophosphate pesticides (Brophy *et al.*, 2000). Several studies have found that PON1 acts as a protector agent against the development of the atherogenic plaque due to its capacity of hydrolyzing oxidized lipids present in the arterial wall, avoiding the oxidation of LDL particles (Durrington *et al.*, 2001). It is well known that the accumulation of oxidized LDL particles is one of the factors involved in heart diseases as a consequence of development of

atherosclerosis. The enzyme is a 355 amino acid residues protein encoded by the PON1 gene which is located on chromosome 7q21.3-22.1 (Furlong *et al.*, 2006). In humans, the enzymatic activity of PON1 can vary from one individual to another. This fact is due to the presence of a considerable amount of polymorphisms in the PON1 gene in the coding region, as well as in the regulatory region (Furlong *et al.*, 2005). Apparently, these polymorphisms explain the differences observed in serum PON1 activity and serum concentration of this enzyme. In the coding region, polymorphisms at positions 55 and 192 are the most common found in individuals and they affect the efficiency of hydrolysis of pesticide metabolites. Polymorphism at position 192 generates two isoforms, Q and R, depending on the presence of a glutamine or arginine residue, respectively. The product of the R allele is more efficient than the Q one in hydrolyzing paraoxon; however, the opposite is true for the hydrolysis of soman and sarin (Furlong *et al.*, 2006). Polymorphism at position 55 also generates two isoforms, L and M (leucine or methionine at that position) which is partly responsible for the differential serum levels observed in human PON1. Individuals possessing the M allele present lower levels of this enzyme in blood.

Polymorphisms in the regulatory region at position -108 affect the expression level of PON1 gene. Two alleles are associated to this position, either occurring a C or a T nucleotide. The presence of the allele C produces a two fold higher level of serum PON1 (Costa *et al.*, 2003; Furlong *et al.*, 2005). Apparently, the -108 polymorphism lies within a binding site for Sp1, a ubiquitous transcription factor common in TATA-less genes such as PON1.

Variations in the allelic frequencies for every polymorphism of PON1 in different populations were previously reported (Castaño *et al.*, 2006; Rojas *et al.*, 2005; Brophy *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2006). However, there are very few studies about the distribution of these polymorphisms in South- and Central-American populations despite the fact that the use of organophosphate pesticides is a common practice in the region.

Taking into account the problems with organophosphate pesticides intoxication besides that the heart diseases are one of the most frequent

causes of death in Panama, we considered important to determine the distribution of PON1 polymorphisms at positions -108, 55 and 192 in a sample of the Panamanian population.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

The population sample consisted of 187 unrelated individuals (adult men and women) from four different racial groups: 50 Caucasian-Panamanians, 40 Black-Panamanians, 49 Mestizos, and 48 Ngöbe-Buglé Amerindians. Only individuals showing the representative phenotype of each racial group were considered. Additional criteria were that both parents would have the same phenotype, so that was no doubt about the major ancestral genetic contribution. Blood samples were collected by venipuncture in 5 ml tubes containing Na-EDTA. Every sample was conveniently identified and kept in an ice-cooled box until they were taken to the lab, in a period no longer than one hour. This research was approved by the Research National Committee of Bioethics (Gorgas Memorial Institute, Panama).

PON1 Genotype

The blood samples were centrifuged at 4000 rpm in a refrigerated centrifuge to separate the red and white blood cells from the plasma. The plasma was used immediately to determine the activities of PON1 in Caucasian and Black-Panamanian subjects. DNA was isolated from the cell fraction either by using the Puregene DNA Purification Kit (Gentra Systems Inc., Minneapolis, Minnesota, USA) according to this manufacturer's instructions, or by following the method described by Sambrook & Russel (2001) and stored at -20° C until the polymorphic analysis. PON1 genotype at positions -108, 55 and 192 was determined by polymerase chain reaction followed by polymorphism specific restriction digestion and electrophoresis. Amplification was performed by using 100-200 ng of DNA, 1 U of *Taq* polymerase (Promega) and the primers (Integrated DNA technologies), in a final volume of 25 µL (Brophy *et al.*, 2001; Campo *et al.*, 2004).

The Primers GACCGCAAGCCACGCCTTTCTGTGCACC and TGAAAGACTTAAACTGCCAGTC were used to amplify PON1 -108 polymorphic region. The PON1 55 region was amplified with primers CCTGCAATAATATGAAACAACCTG and TGAAAGACTTAAACTGCCAGTC. Primers TATTGTTGCTGTGGGACCTGAG

and GACATACTTGCCATCGGGTGAA were used to amplified PON1 192 polymorphic region. A GeneAmp 2400 thermal cycler (Perkin-Elmer) was used to amplify the variant regions under the following PCR conditions: initial denaturing temperature of 96° C for 5 min, annealing temperature of 63° C for 1 min (except for variant 192 Q/R, where a temperature of 61° C was used), extension temperature of 72° C for 1 min, and then 94° C for 1 min. A final extension temperature of 72° C for 10 min was achieved for every determination. These conditions were repeated for 25, 30, and 30 cycles for the PON1 -108, 55 and 192 polymorphisms, respectively. Aliquots of 15 µL of the amplified products were digested at 37° C for 16 hours by using 1 U of the following restriction endonucleases (New England Biolabs): *BstUI* for the -108 C/T, *MaiII* for the 55 L/M, and *AhoI* for the PON1 192 Q/R polymorphism.

The presence of the -108C allele results in digested bands of 67 bp and 52 bp (instead of an undigested band of 119 bp, which indicates the presence of a T allele). Digested bands (106 bp and 66 bp) indicated the presence of the M allele, whereas absence of digestion indicated the presence of the L allele. The R allele was determined by the presence of two bands; 172 bp and 66 bp and an undigested band of 238 bp indicated the presence of the Q allele (Figure 1).

PON1 Activities

PON 1 enzymatic activities were only assayed in serum from Caucasian- and Black-Panamanian individuals by using phenylacetate and diazoxon as substrates (Rosenblat *et al.*, 2003; Leary & Edwards, 2005). There were no serum samples from Ngöbé and Mestizo groups. Arylesterase activity was measured by phenol production from the hydrolysis of 10 mM phenylacetate using 20 mM Tris-HCl, pH 8.0, 0.9 mM CaCl₂, in a total volume of 3 mL. Every determination was done by duplicate in a Shimatzu spectrophotometer by setting the apparatus in the kinetic mode at 25° C. The reaction was started by adding the substrate.

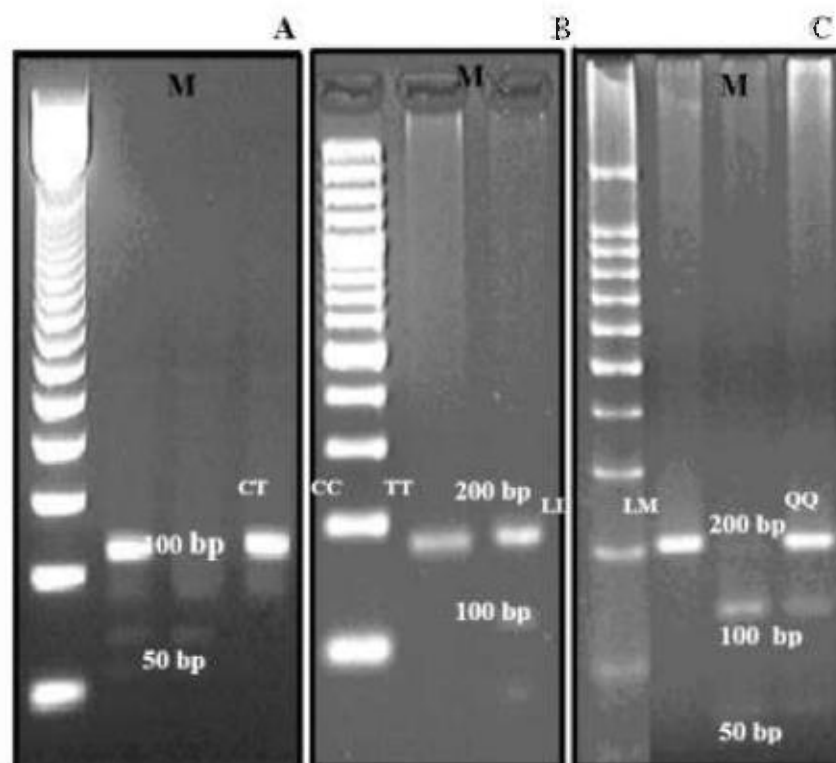


Figure 1. Agarose gels showing the PON1 polymorphisms at positions -108, 55 and 192.

PON1 -108 genotypes (A): M, molecular marker (100 bp DNA Ladder, Fermentas); CT (119, 67 and 52 bp bands); CC (67 and 52 bp bands) and TT (119 bp band). PON1 55 genotypes (B): M, molecular marker (100 bp Ladder, Invitrogen); LL (172 bp band); LM (172, 106 and 66 bp bands); MM (data not shown). PON1 192 genotypes (C): M, molecular marker (100 bp DNA Ladder, Fermentas); QQ (238 bp band); RR (172 and 66 bp bands); and QR (238, 172 and 66 bp bands).

The activity of diazoxonase was measured by pyrimidinol production from the hydrolysis of 1 mM diazoxon using 50 mM Tris-HCl, pH 8.0, 1 mM CaCl_2 , in a final volume of 3 mL. Every measurement was also done by duplicate in the apparatus under the same kinetic mode at 25° C.

PON1 Activities

PON 1 enzymatic activities were only assayed in serum from Caucasian- and Black-Panamanian individuals by using phenylacetate and diazoxon as substrates (Rosenblat *et al.*, 2003; Leary & Edwards, 2005). There were no serum samples from Ngöbé and Mestizo groups. Arylesterase activity was measured by phenol production from the hydrolysis of 10 mM phenylacetate using 20 mM Tris-HCl, pH 8.0, 0.9 mM CaCl₂, in a total volume of 3 mL. Every determination was done by duplicate in a Shimatzu spectrophotometer by setting the apparatus in the kinetic mode at 25° C. The reaction was started by adding the substrate. The activity of diazoxonase was measured by pyrimidinol production from the hydrolysis of 1 mM diazoxon using 50 mM Tris-HCl, pH 8.0, 1 mM CaCl₂, in a final volume of 3 mL. Every measurement was also done by duplicate in the apparatus under the same kinetic mode at 25° C.

Statistical Analyses

Data were analyzed by the Epi Info™ 3.3.2 program. Allele and genotype frequencies of PON1 -108, 55 and 192 were obtained by direct counting. The chi-square test was used to evaluate the concordance of genotype frequencies with Hardy-Weinberg's expectations. Differences of PON1 activities among genotypes were evaluated by using the capabilities of the EPIDAT program using Pearson test with Yates corrections.

RESULTS

PON 1 genotype and allele frequencies

Genotype and allele frequencies for the PON1 polymorphisms at positions -108, 55 and 192, in four of the major Panamanian racial groups are summarized in Table 1. A good agreement was found between the observed and expected genotype frequencies according to Hardy-Weinberg equilibrium for the whole population. However, when the population was segregated into racial groups, deviation from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) was observed in Caucasian individuals for PON1 192 genotype ($\chi^2 = 4.6$, $p = 0.032$).

Table 1. Genotypes and allele frequencies of PON1 polymorphisms at positions -108, 55 and 192 among 187 Panamanian subjects corresponding to the four major racial groups. Parentheses represent number of individuals or alleles quantities. HWE was calculated using χ^2 .

PON1 -108	Whole population (n=187)	Caucasian (n=50)	Mestizo (n=49)	Black (n=40)	Ngöbë (n=48)
C	0.655	0.730 (73)	0.724 (71)	0.787 (63)	0.396 (38)
T	0.344	0.270 (27)	0.275 (27)	0.213 (17)	0.604 (58)
CC	0.428	0.500 (25)	0.510 (25)	0.600 (24)	0.125 (6)
CT	0.428	0.460 (23)	0.428 (21)	0.375 (15)	0.542 (26)
TT	0.117	0.040 (2)	0.061 (3)	0.025 (1)	0.333 (16)
χ^2	0.0136	1.360	0.296	0.606	0.839
PON1 55					
L	0.796	0.750 (75)	0.796 (78)	0.775 (62)	0.864 (83)
M	0.203	0.250 (25)	0.204 (20)	0.225 (18)	0.135 (13)
LL	0.631	0.600 (30)	0.592 (29)	0.600 (24)	0.729 (35)
LM	0.331	0.300 (15)	0.408 (20)	0.350 (14)	0.270 (13)
MM	0.037	0.100 (5)	0 (0)	0.050 (2)	0 (0)
χ^2	0.293	2.005	3.275	0.002	1.290
PON1 192					
Q	0.581 (217)	0.610 (61)	0.561 (55)	0.387 (31)	0.729 (70)
R	0.419 (157)	0.390 (39)	0.438 (43)	0.613 (49)	0.270 (26)
QQ	0.331 (62)	0.300 (15)	0.326 (16)	0.125 (5)	0.542 (26)
QR	0.497 (93)	0.620 (31)	0.469 (23)	0.525 (21)	0.375 (18)
RR	0.171 (32)	0.080 (4)	0.204 (10)	0.35 (14)	0.083 (4)
χ^2	0.212	4.6	0.137	0.482	0.182

The most frequent PON1 alleles at positions -108, 55 and 192 detected in the whole population were C (0.655), L (0.796) and Q (0.581) respectively. Similarly, the most frequent genotypes were CT (0.428), LL (0.631) and QR (0.497). The most frequent allele at position 55 in each racial group was L. At position 192, Q was the most frequent in Caucasians, Mestizos and Ngöbés but not in Blacks. In Caucasians, Mestizos and Blacks, C allele at position -108, showed a higher frequency than the T allele, in contrast to Ngöbés where T was the most frequent allele.

Allele frequencies among racial groups showed statistical differences for PON1 192 in Caucasians - Blacks ($p=0.0048$), Mestizos - Blacks ($p=0.031$), Mestizos-Ngöbés ($p=0.0249$) and Blacks-Ngöbés ($p<0.0001$). At position 55, no statistical differences were observed among races. The allele frequency at position -108 in Ngöbés was statistically different from the other groups ($p < 0.0001$) (Table 2).

Table 2. p-values obtained from alleles frequencies pairwise comparison among different racial group. The p-values correspond to chi square calculated using Pearson test with Yates corrections.

		Caucasian	Black	Mestizo	Ngöbè
PON1 -108	Caucasian	—			
	Black	0.4731	—		
	Mestizo	0.9422	0.4268	—	
	Ngöbè	<0.0001	<0.0001	<0.0001	—
PON1 55	Caucasian	—			
	Black	0.8298	—		
	Mestizo	0.4588	0.8769	—	
	Ngöbè	0.0698	0.1735	0.2941	—
PON1 192	Caucasian	—			
	Black	0.0048	—		
	Mestizo	0.5807	0.0310	—	
	Ngöbè	0.1164	<0.0001	0.0249	—

Allele frequencies for the Panamanian population obtained in this study were compared with allele frequencies for other populations previously reported (Table 3).

Table 3. Allele frequencies of PON1 -108, 55 and 192 polymorphisms in different World populations compared with those found in the Panamanian population.

		PON1 -108			PON1 55			PON1 192		
Population	n	C	T	P*	L	M	P*	Q	R	P*
AMERICA										
Panamanian ^a	187	0.66	0.34		0.80	0.20		0.58	0.42	
African-Americans ^b	117	0.85	0.15	< 0.0001				0.37	0.63	< 0.0001
Caribbean-Hispanics ^b	203	0.65	0.35	0.9608				0.54	0.46	0.2826
Costa Ricans ^b	518							0.757	0.243	< 0.0001
Peruvians ^b	89	0.61	0.39	0.0501				0.539	0.461	0.4454
Mexicans ^c	214	0.45	0.55	0.0650	0.84	0.16	0.1580	0.510	0.490	0.0526
Mexican-Mestizos ^b	182							0.522	0.478	0.1294
Canadians ^b	865	0.48	0.52	0.1898				--	--	--
African-Brazilians ^b	70							0.471	0.529	0.0351
European-Brazilians ^b	101							0.693	0.307	0.0101
Caucasian-Americans ^b	82	0.38	0.62	0.0036				0.730	0.270	0.0012
Americans-USA ^b	376	0.50	0.50	0.5916				0.728	0.272	
Washington ^d	376				0.64	0.36	0.0001			< 0.0001
California ^b	260				0.82	0.18	0.5230			
Cayapa Indians ^b (EC)	83							0.211	0.789	< 0.0001
Chileans ^b NS	195							0.569	0.431	0.8152
Chileans ^b ES	129							0.663	0.337	0.0441
EUROPE										
Northern Irish ^b	170							0.712	0.288	0.0003
English ^b	282							0.710	0.290	< 0.0001
Finnish ^b	169							0.737	0.263	< 0.0001
Dutch ^b	250							0.716	0.284	< 0.0001
Germans ^b	2784							0.718	0.282	< 0.0001
Italians ^b (Sardinia)	161							0.752	0.248	< 0.0001
French ^b	125							0.765	0.235	< 0.0001
Spanish ^b	141	0.38	0.62	0.0005				0.700	0.300	0.0024
Turkish ^b	381							0.692	0.308	0.0003
ASIA										
Japanese ^b	132	0.48	0.52	0.3886				0.402	0.591	< 0.0001
Chinese ^b	475	--	--	--				0.352	0.648	< 0.0001
Thais ^b	202	0.25	0.75	< 0.0001				0.710	0.290	0.0114
Indians ^b	165							0.67	0.33	0.0173
Indians ^b ND	80							0.82	0.17	< 0.0001
AFRICA										
Ethiopians ^b	169							0.592	0.401	0.7954
Beninese ^b	98							0.388	0.612	< 0.0001

p* calculated using Pearson test with Yates corrections

^aThis study. ^bCastañó et al. 2006. ^cRojas et al. 2005. ^dBrophy et al. 2001. ^eHolland et al. 2006.

Haplotypes and Arylesterase and Diazoxonase activities

Arylesterase and diazoxonase activities for PON1 haplotypes in Blacks and Caucasians are presented in Table 4. PON1 activities revealed no significant differences ($p>0.05$) among groups for the same haplotypes. Individuals with haplotype -108CT/55LM/192QR had the highest arylesterase activity (153.25 U/mL), whereas those with haplotype 108TT/55LM/192QR exhibited the lowest arylesterase (48.1 U/mL) and diazoxonase (2.38 U/mL) activities. The highest diazoxonase activity was associated with the -108TT/55LM/192QQ haplotype (13.56 U/mL). The most frequent haplotype in the whole population was -108CC/55LL/192QR. In Blacks, this is the second most frequent haplotype. The arylesterase activities for this latter haplotype were 116.16 U/mL and 146.30 U/mL in Blacks and Caucasians, respectively. Diazoxonase activities for the same latter haplotype were 10.09 U/mL and 11.25 U/mL, in Blacks and Caucasians, respectively.

Table 4. Arylesterase and Diazoxonase activities according to different PON1 genotypes.

Whole population (n=98)	Genotype at Position			Black (n=40)			Caucasian (n=50)		
	-108	55	192	n	Arylesterase activity* mean (U/mL) $\pm$ SD	Diazoxonase activity* mean (U/mL) $\pm$ SD	n	Arylesterase activity* mean (U/mL) $\pm$ SD	Diazoxonase activity* mean (U/mL) $\pm$ SD
18	CC	LL	QR	6	116.16 $\pm$ 33.75	10.09 $\pm$ 3.97	12	146.39 $\pm$ 39.09	11.25 $\pm$ 2.88
12	CC	LM	QR	7	119.53 $\pm$ 26.87	9.03 $\pm$ 2.05	5	113.40 $\pm$ 18.49	8.55 $\pm$ 2.03
11	CT	LL	QR	4	137.11 $\pm$ 34.41	10.75 $\pm$ 2.67	7	124.05 $\pm$ 27.13	10.52 $\pm$ 3.34
7	CT	LL	RR	5	145.97 $\pm$ 16.27	9.44 $\pm$ 2.05	2	137.31 $\pm$ 1.56	8.67 $\pm$ 1.59
7	CC	LL	RR	5	134.38 $\pm$ 40.67	9.03 $\pm$ 2.18	2	151.18 $\pm$ 25.30	9.5 $\pm$ 2.85
6	CT	LL	QQ	1	*95.97	*9.67	5	136.45 $\pm$ 20.88	13.4 $\pm$ 2.72
6	CT	LM	QR	2	153.25 $\pm$ 1.74	13.39 $\pm$ 1.08	4	130.62 $\pm$ 26.94	9.09 $\pm$ 2.56
5	CC	LL	QQ	3	132.09 $\pm$ 8.90	11.86 $\pm$ 1.83	2	127.54 $\pm$ 17.74	12.53 $\pm$ 1.45
3	CT	LM	RR	3	138.07 $\pm$ 4.96	9.76 $\pm$ 1.25	0	—	—
2	TT	LM	QR	1	*93.83	*6.81	1	*48.10	*2.38
2	CC	MM	QR	1	*126.64	*8.79	1	*129.66	*8.67
2	CC	MM	QQ	1	*118.56	*9.01	1	ND	—
2	CC	LM	QQ	0	—	—	2	127.00 $\pm$ 28.34	12.08 $\pm$ 3.63
2	CT	MM	QQ	0	—	—	2	106.80 $\pm$ 20.95	10.11 $\pm$ 2.85
2	CT	LM	QQ	0	—	—	2	118.08 $\pm$ 12.36	11.79 $\pm$ 1.66
1	CC	LM	RR	1	*149.65	*11.80	0	—	—
1	TT	LM	QQ	0	—	—	1	*147.22	*13.56
1	CT	MM	QR	0	—	—	1	*138.7	*10.71

$p>0.005$ evaluated by Student t-test. * Not mean values and SD (standard deviation) were calculated.

DISCUSSION

To the best of our knowledge, this is the first study reporting the frequencies of PON1 polymorphisms at positions -108, 55, and 192 in the Panamanian population. The frequency of PON1 -108C allele in the whole Panamanian population was considerably higher than that for the T allele. The frequency of the -108C allele for Panamanians (0.66) is higher than any other population, except for African-Americans (0.850), and very similar to that for Caribbean-Hispanics (0.65) and Peruvians (0.61). This result may indicate that Panamanians, as well as Caribbean-Hispanics and Peruvians possess a relative higher plasma level of PON1, which means that these populations are less susceptible to organophosphate pesticide toxicity. The observed similarities of the C allele frequencies between Panamanians and other populations would be explain as a consequence of similar ancestral genetic contribution in the colonization period. The largest differences of this polymorphism were observed when we compared it to Thai, Caucasian American and Spanish, African American and Caribbean Hispanic populations ($p < 0.005$) (Table 3).

Regarding the PON1 55 polymorphism, the L allele had the highest frequency in the Panamanian population (0.80), similar to Mexicans (0.84) and Californians (0.82). By contrast, the frequency of this allele was significantly higher than that observed for Washington residents (Holland *et al.*, 2006). Due to the fact that L allele has been associated with higher plasma PON1 levels, we expect that the Panamanian population is partly protected against cardiovascular disease. Interestingly, when we compared the frequencies of the L allele and percentage of mortality caused by ischemic heart disease, the countries with lower L allele frequencies exhibit higher percentage of mortality caused by this disease. In this respect, United States has an L allele frequency of 0.64, having a 21 % of mortality; Panama, with a frequency of 0.80 for the same allele, exhibits 12 % of mortality, and Mexico, which the L allele frequency is 0.84, the caused of mortality attributed to the ischemic heart disease is 11% (World Health Organization. Mortality Country Fact Sheet, 2006).

As indicated in Table 3, the observed frequency for PON1 192 allele Q in Panamanians was slightly higher (0.58) than that for Caribbean-Hispanics (0.54) (Chen *et al.*, 2003), Peruvians (0.54) (Cataño *et al.*, 2006), Mexicans (0.51) (Rojas-García *et al.*, 2005), Mexican mestizos

(0.52) (Gamboa *et al.*, 2006) and Chileans NS (0.57) (Acuña *et al.*, 2004). Panamanians have a relative low frequency (0.419) of the R allele which is associated to high arylesterase activity. The arylesterase activity of PON1 only provides an estimate of the sensitivity to organophosphate pesticides due to the fact that the arylesterase activity is correlated with the hydrolysis of paraoxon, which is the catabolite of parathion (organophosphate pesticide). According to these results, we expect that the Panamanian population is more susceptible to organophosphate compounds poisoning. When we compared the arylesterase and diazoxonase activities among Black and Caucasian Panamanians, no significant differences were observed for both enzymes activities. This result might be explained in terms of the genetic complexity of the Panamanian population, which is the result of a mixture, not only of these two races, but also with Native-Panamanian contribution.

As mentioned before, the Panamanian population is the result of a mixture of several racial groups with major contributions from Native Americans, Blacks and Spaniards. According to this fact, we expected some similarities among Panamanian racial groups and the corresponding ancestral groups. The frequencies for PON1 192 and PON1 55 alleles from Black Panamanians resemble more to that reported for other Black populations such as African-Americans, African-Brazilians and African-Beninese than the non Black populations. The Panamanian Black population is descendant of the African Black population that arrived to the isthmus as slaves in the colonization period or as workers from Antilles during Panama Canal construction.

The Panamanian Caucasian group had PON1 192 allele frequency more similar to the Spanish than Black African and American populations, including the Black Panamanian. However, the frequency for the L and C alleles is quite different from that observed in the other Caucasian groups (Cataño *et al.*, 2006). Unexpectedly, PON1 192 allele frequencies for Ngöbé were very different from that reported for Cayapa Indians, although both groups have the same Chibchan linguistic origin (Kolmand & Bermingham, 1997).

We found that the native Panamanian group Ngöbé possesses high frequencies of the T and Q alleles, which make them more susceptible to some organophosphates poisoning. Ironically, the Ngöbé are primarily employed as agricultural laborers in the highlands of Panama where the use of organophosphate pesticides is quite high. It is well known that exposure to high doses of these compounds have profound effects to the central nervous system, and recent evidence suggests that chronic low level exposure may affect neurodevelopment. This latter effect is important in pregnant women, newborns, and even in infants so that special considerations should be taken with this racial group.

The highest arylesterase activity of PON1 was observed, separately, in individuals with -108CC, 55LL and 192 RR genotypes. Similar results were obtained by Rojas-García *et al.*, (2005) in a Mexican population, in contrast to the results obtained by Brophy *et al.*, (2001) in which individuals with PON1 192QQ genotype was associated with the highest arylesterase activity of PON1. Other researchers have found no relationship among these genotypes and arylesterase activity of PON1 in Caucasian, African-American, and Caribbean populations (Chen *et al.*, 2003).

Arylesterase and diazoxonase activities for PON1 haplotypes in Black and Caucasian Panamanians are presented in Table 4. Arylesterase activity of PON1, as a function of different haplotypes, revealed that the highest arylesterase activity (151.18 U/mL) was observed in Panamanian Caucasian with the -108CC/55LL/192RR haplotype. This haplotype is generally associated with high arylesterase activity (Rojas-García *et al.*, 2004). However, these activity values are lower than those reported for the same haplotype in Mexicans (Rojas-García *et al.*, 2004). These differences would be explained as a consequence of modifications in the protocol used to measure the arylesterase activity. In Black Panamanians, the haplotype associated with the highest arylesterase activity (149.65 U/mL) was -108CC/55LM/192RR. Although, the arylesterase activity for the -108CC/55LL/192RR haplotype in Black Panamanians was lower than the -108CT/55LM/192QR haplotype, the obtained values may not be reliable because only two individuals in our study showed this haplotype and also variations in the activities have been reported for individuals with the same haplotype (Rojas-García *et al.*, 2004).

In summary, the results presented in this study represent the only available information so far on the frequencies of the polymorphisms associated to the PON1 gene in the Panamanian population. The obtained allelic frequencies resemble to that reported for other Latino populations; however, Nögbé Bugles, an Amerindian Panamanian population, showed a low frequency for the -108CC genotype, which means that they are more susceptible to poisoning with organophosphate pesticides. Besides the contribution of our study, we recognize the needs for more extensive studies on the relationship between PON1 variability and the differences in susceptibility to pesticide poisoning and the development of vascular diseases.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was sponsored by SENACYT-Panamá through grant No P-06-0013-A. We would like to thank to the Department of Biochemistry and Nutrition, Faculty of Medicine, University of Panama, for allowing the determination of the enzyme activities and to the Laboratory of Genetics and Molecular Biology of the University of Panama (VIP), for the determinations of the polymorphisms.

REFERENCES

- Acuña, M., L. Eaton & L. Cifuentes. 2004. Genetic variants of the paraoxonase (PON1 and PON2) in the Chilean population. *Hum Biol.* 76: 299-305.
- Brophy, V., R.L. Jampsa, J.B. Clendenning, L.A. McKinstry & C.E. Furlong. 2001. Effects of 5' regulatory-region polymorphisms on paraoxonase-gene (PON1) expression. *Am. J. Hum. Genet.* 68:1428-1436.
- Brophy, V., M. Hastings, J. Clendenning, R. Richter, G. Jarvik & C. Furlong. 2001. Polymorphisms in the human paraoxonase (PON1) promoter. *Pharmacogenetics.* 11:77-84.
- Cataño, H., J. Cueva, A. Cardenas, V. Izaguirre, A. Zavaleta, E. Carranza & A. Hernández. 2006. Distribution of paraoxonase-I gene

polymorphisms and enzyme activity in a Peruvian population. *Environmetal and molecular mutagenesis*. 47: 699-706.

Chen, J., M. Kumar, W. Chan, G. Berkowitz & J. Wetmur. 2003. Increased influence of genetic variation on PON1 activity in neonates. *Environ Health Perspect*. 111: 1403-1409.

Costa, L., T. Cole, G. Jarvik & C. Furlong. 2003. Functional genomics of the paraoxonase (PON1): effects on pesticide sensitivity. *Cardiovascular and Drug Metabolism. An. Rev. Med*. 54: 371 – 392.

Durrington, P., B. Mackness & M. Mackness. 2001. Paraoxonase and atherosclerosis. *Arteriscler Thromb. Vasc. Biol*. 372: 473-480.

Furlong, C., T. Cole, G. Jarvik, C. Pettan, G. Geiss, R. Richter, D. Shih, A. Tward, A. Lusi & L. Costa. 2005. Role of Paraoxonase (PON1) status in pesticides sensitivity: genetic and temporal determinants. *Neuro Toxicology*. 26: 651-659.

Furlong, C., N. Holland, R. Richter, A. Bradman, A. Ho & B. Eskenazi. 2006. PON1 status of farmworker mothers and children as a predictor of organophosphate sensitivity. *Pharmacogenetic and Genomics*.16: 183-190.

Gamboa, R., J. Zamora, J. Rodriguez-Perez, J. Frogoso, G. Cardoso, C. Posadas-Romero & G. Vargas- Alarcón. 2006. Distribution of paraoxonase PON1 gene polymorphisms in Mexican populations. Its role in the lipid profile. *Exp. Mol. Pathol*. 80: 85-90.

Holland, N., C. Furlong, M. Bastaki, R. Richter, A. Bradman, K. Huen, K. Beckman & B. Eskernazi. 2006. Paraoxonase polymorphisms, haplotype, and enzyme activity in latino mothers and newborns. *Environmetal Health. Perspectives*.114: 985-991.

C.J. Kolman & E. Bermingham. 1997. Mitochondrial and Nuclear DNA diversity in the Choco and Chibchan Amerinds of Panama. *Genetics*.147: 1289-1302.

Leary, K. & R. Edward. 2005. Genetic and other sources of variation in the activity of serum paraoxonase/diazoxonase in human:

consequens for risk from exposure to diazinon. *Pharmacogenetics and Genomics*. 15: 51-60.

Rojas-García, A. E., M.J. Solís-Heredia, B. Piña-Guzmán, L. Vega, L. López-Carrillo & L. Quintanilla-Vega. 2005. Genetic polymorphisms and activity of PON1 in a Mexican population. *Toxicology and Applied Pharmacology*. 205:282-289.

Rosemblat, M., O. Grunfeld, T. Hayek & M. Aviram. 2003. Serum paraoxonase activity and extent of lipid peroxidation are not affected by increased levels of human apolipoprotein A-I: studies in transgenic mice. *Clin. Chem. Lab. Med.* 40: 9-14.

Sambrook, J. & D. Russell. 2001. *Molecular cloning a laboratory manual*. Third edition, Volumen 1 CSHL Press, U.S.A.

World Health Organization. Mortality Country Fact Sheet. 2006.
<http://www.who.int/countries/en/>

Recibido agosto de 2009, aceptado octubre de 2009.



ACEITE ESENCIAL DEL FRUTO DEL NONI (*Morinda citrifolia*: RUBIACEAE) COMO LARVICIDA DEL MOSQUITO *Aedes aegypti* (DIPTERA: CULICIDAE)

Jorge Morales¹, Jairo Castillo¹ e Iván Luna²(q.e.p.d.)

¹Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

²Programa Centroamericano de Entomología, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad de Panamá

Email¹: moralesj@si.edu

RESUMEN

La poca especificidad de los insecticidas convencionales y el mal uso de estos han hecho que se empleen nuevas alternativas para combatir insectos tales como los mosquitos. Dentro de ellas está el uso de químicos provenientes de plantas los cuales podrían ser más efectivos y causar menos daños al medio ambiente y al ser humano. Siguiendo con esta línea, este estudio presenta por primera vez la actividad larvicida del Noni (*Morinda citrifolia*) sobre el mosquito *Aedes aegypti* el cual es considerado el principal vector del dengue. Para ello se prepararon extractos alcohólicos de la fruta (125mg/L, 145mg/L, 165mg/L, 185mg/L y 205mg/L) y se evaluaron sobre larvas del cuarto estadio. La concentración letal media y alta fue de CL₅₀ 151.9 mg/L y CL₉₀ 195.5 mg/L, respectivamente. En este estudio quedó evidenciada la actividad larvicida del noni sobre las larvas de *Aedes aegypti* y el posible químico responsable de esta actividad. A pesar de su actividad tóxica, ésta fue menor que otras plantas probadas anteriormente; sin embargo, muchas de ellas presentan algunas desventajas para ser consideradas como larvicidas en potencia, las cuales se discuten en este trabajo.

PALABRAS CLAVES

Extractos etanólicos, concentración letal, larvas, *Aedes aegypti*, noni, *Morinda citrifolia*.

ABSTRACT

It is known that insecticide produces problems to human being and environment. So, new alternatives to fight against insects, such as mosquitoes are being evaluated. Among them is the use of plant chemicals, which are more effective and less harmful to environment. Therefore, our study evaluates for first time the larvicide activity of noni (*Morinda citrifolia*) on the mosquito (*Aedes aegypti*) which is the vector of dengue. To achieve our goal we prepared alcoholic solutions of fruits (125mg/L, 145 mg/L, 165 mg/L, 185 mg/L, 205 mg/L) and evaluated them on IV instars larvae. The mean (LC₅₀) and high (LC₉₀) concentrations were 151.9 mg/L and CL₉₀ 195.5 mg/L, respectively. We reported larvicide activity of noni on *Aedes aegypti* larvae and we discussed about the possible toxic chemicals that produce this effect. Even though of toxic activity, it was less than another plant species which have been studied previously. The possible advantages of the use of this plant species for controlling *Aedes aegypti* larvae is discussed.

KEYWORDS

Ethanollic solutions, larvicide, *Aedes aegypti*, noni, *Morinda citrifolia*.

INTRODUCCIÓN

La fiebre del dengue constituye una enfermedad, que a pesar de las grandes campañas encaminadas a reducir su incidencia en la población mundial, aún no se ha podido eliminar de la lista de enfermedades que causan un gran impacto en la salud pública. De esta forma, se considera que 2.5 millones de personas están en riesgo de contraer la enfermedad. Esto representa 2/5 de la población mundial (WHO 2002).

Actualmente, no existe cura alguna para esta enfermedad (Chaturvedi *et al.*, 2005). Por lo tanto, la mejor forma de lograr reducir su incidencia es eliminando sus vectores como lo es el mosquito *Aedes aegypti* (Severson *et al.*, 2004); enfocándose principalmente en atacar sus sitios de crías (Briegel, 2003; Carvalho *et al.*, 2003). Sin embargo, esta labor ha sido mermada gracias a múltiples factores, tales como: el uso indiscriminado de químicos sintéticos (Thomas *et al.*, 2004), controladores biológicos que pueden afectar a otros animales. De ellos el más empleado son los insecticidas que ha hecho que estos insectos hayan desarrollado resistencia ante su actividad tóxica (Brown, 1986; Consoli *et al.*, 1988; Jarial, 2001), permitiendo así, que se eleve la incidencia de dengue o fiebre amarilla. Además, el uso de estos insecticidas convencionales ha causado graves daños al medio

ambiente y seres humanos (Silva *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2004), lo que se traduce en una gran desventaja en el uso de estos químicos.

Existen nuevas y mejores alternativas para los insecticidas de uso convencionales. Una de ellas es el uso de químicos provenientes de plantas (Consoli *et al.*, 1988; Sukumar *et al.*, 1991; Perez-Pacheco *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2004). Estos autores señalan que los insecticidas naturales podrían ser más eficaces al momento de reducir las poblaciones de mosquitos y a la vez podrían causar menos daños a la salud pública y al medio ambiente.

Unas de las plantas que figura como potencialmente útil para el control de insectos es el Noni (Rubiaceae: *Morinda citrifolia*) (Legal *et al.*, 1994). Sin embargo; ésta planta ha sido sólo probada en un género de moscas; *Drosophila spp.*, dejando en duda su acción tóxica en otras especies de insectos, como por ejemplo los mosquitos. De esta manera, este trabajo pretende evaluar la toxicidad del aceite esencial de esta planta como larvicida del mosquito *Ae. aegypti*, el principal vector del dengue y fiebre amarilla en nuestro medio.

MATERIALES Y METODOS

Extracción del aceite de noni

Los frutos de noni fueron colectados en el Laboratorio Marino de Punta Galeta, provincia de Colón, República de Panamá. Dosecientos gramos de estos frutos fueron colocados en 198 mL de una mezcla que contenía partes iguales de agua, acetona y hexano. Luego de 48 horas de extracción, la parte sólida fue separada de la líquida por decantación, trabajándose sólo con esta última. En ella se observaron dos capas, la orgánica y acuosa. Como las propiedades insecticidas del noni fueron encontradas anteriormente en la capa orgánica (Legal *et al.*, 1994), sólo se trabajó con ésta. Sin embargo, fueron hechas pequeñas evaluaciones (similares a las que se realizaron con la parte lipídica) con la parte acuosa, pero no fue encontrado ningún resultado positivo. La capa orgánica fue concentrada en rota evaporador al vacío a 60 °C y 110 rpm. Al final, se obtuvo una sustancia lipídica, la cual llamamos aceite esencial. Esta última fue disuelta en 1 mL de etanol y puesta en refrigeración a 10 °C hasta su posterior uso.

Cría del mosquito *Aedes aegypti*.

La colonia de *Ae. aegypti* "Puerto Armuelles" del Departamento de Entomología de Instituto Conmemorativo Gorgas de Investigaciones de la Salud fue empleada en este estudio. En el insectario de este instituto habilitado para la cría de mosquitos a $27^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ y $85\% \pm 3\%$ H.R. mil huevos de este mosquito fueron colocados en una bandeja de metal de 30 cm x 10 cm x 5 cm, con 2 litros de agua. Las larvas fueron alimentadas diariamente con 0.45 g de levadura hasta alcanzar el cuarto estadio larval, los cuales fueron separados y utilizados en los bioensayos.

Bioensayos

Inmediatamente después que las larvas llegaran al cuarto estadio, éstas eran colocadas en envases plásticos (de aproximadamente 150 mL) con 100 mL de agua potable a pH 6.9. Luego se prepararon las siguientes concentraciones de la capa orgánica en etanol: 125 mg/L, 145 mg/L, 165 mg/L, 185 mg/L, 205 mg/L. El control estuvo representado por agua y 1 mL de etanol. Estas concentraciones fueron obtenidas después de realizar una serie de bioensayos preliminares. Durante la evaluación del aceite como larvicida no se le ofreció alimento alguno a las larvas y las condiciones de laboratorio fueron la misma que durante el periodo de cría. La mortalidad larval fue reportada 24 horas después de que el aceite entrara en contacto con las larvas. El criterio para determinar mortalidad de las larvas fue al no recibir ningún tipo de respuesta cuando éstas eran tocadas con un alfiler (Tripathi *et al.*, 2004). Los ensayos se repitieron cinco veces una vez cada 15 días. La mortalidad se corrigió usando la fórmula de Abbot. El método estadístico Probit Log (Finney, 1971) fue empleado para calcular la concentración letal (CL_{50} y CL_{90}) con sus respectivas desviaciones estándar. La tasa de mortalidad fue analizada mediante un Análisis de Varianza simple mediante el programa STATISTICA.

RESULTADOS

El aceite esencial obtenido de la extracción fue muy viscoso, de olor agradable, color naranja oscuro y con una producción de 1.2 % (w/V). La figura 1 muestra claramente que hubo diferencias significativas ($F = 184.5$; 95%, $P = 0.000$) entre las diferentes concentraciones de del extracto orgánico de noni y la tasa de mortalidad de *Ae. Aegypti*. En esta figura también se puede apreciar que el 98% de mortalidad se

obtuvo en la concentración de 205 mg/L de aceite esencial y el 19 % en 125 mg/L. Las concentraciones letales obtenidas mediante el análisis probit se muestran en el cuadro 1 y la figura 1, donde se observa la CL_{50} y sus límites de confianza: 151.9 mg/L (147.2 mg/L-156.2 mg/L) y la CL_{90} : 195.5 mg/L (187.6 - 206.5mg/L). El análisis de chi cuadrado demostró la homogeneidad de estos resultados, al igual que un buen ajuste de la línea de regresión (Cuadro 1).

Cuadro 1. Concentraciones Letales del aceite de Noni sobre larvas de *Aedes aegypti*.

CL50	CL90	χ^2	Ecuación de la Recta
151.9 $\pm$ 4.7	195.4 $\pm$ 7.8	Calculado = 3.655 Tabla = 7.815	a = - 20.18 $\pm$ 4.9 b = 11.7 $\pm$ 2.1 Y = - 20.18 + 11.7 x

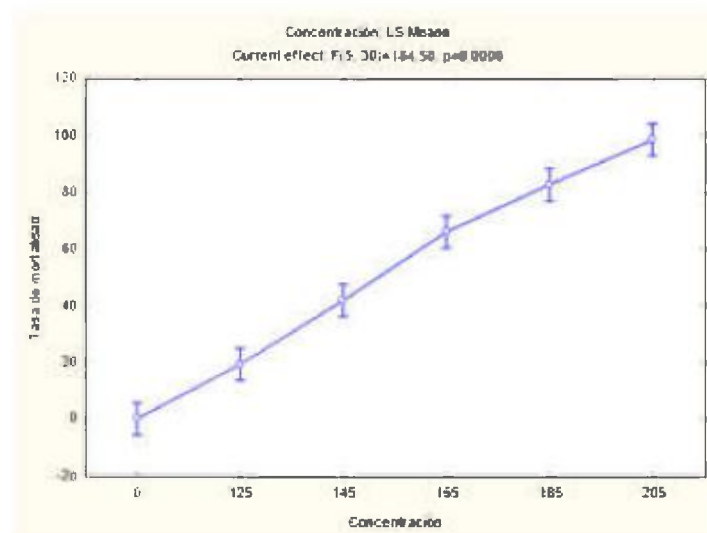


Fig. 1. Efecto de la concentración del extracto de noni sobre la tasa de mortalidad del mosquito *Ae. aegypti*.

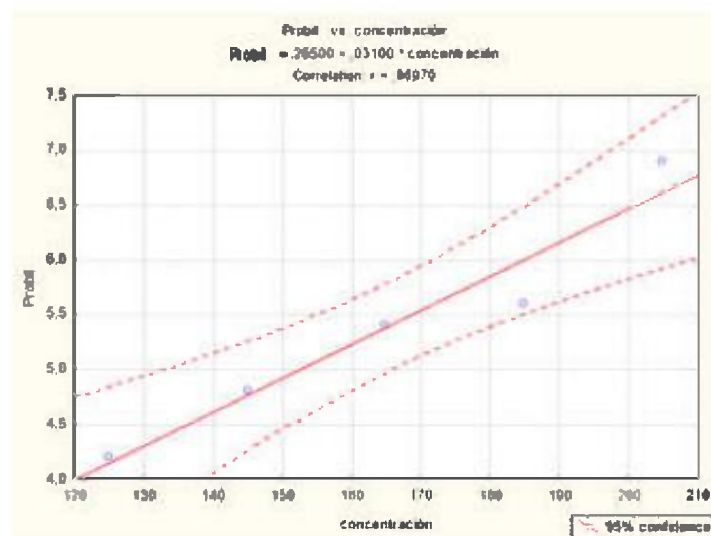


Fig. 2. Análisis de probit para las diferentes concentraciones de aceites esenciales del fruto del noni y su efecto sobre la mortalidades de *Aedes aegypti*.

DISCUSIÓN

Este trabajo demostró por primera vez la acción tóxica de *Mo. citrifolia* sobre las larvas del mosquito *Ae. aegypti* ($CL_{50} = 151.9$ y $CL_{90} = 195.5$); acción que ha sido evidenciada en otras especies de dipteros, como por ejemplo *Drosophila melanogaster*, *D. simulans*, *D. ananassae*, *D. mauritiana* y *D. malerkattiana* (Legal *et al.*, 1992). Legal *et al.*, (1995) compararon la toxicidad de diferentes compuestos provenientes del noni sobre varias especies de insectos que incluían; hormigas del género *Myrmica spp*, *Pheidole sp.* y *Lasius sp.*, cucarachas *Blatella germanica* y *Periplaneta americana*; moscas *Drosophila spp*, y abejas (*Apis mellifera*). Al final estos autores señalaron al ácido octanoico como el principal compuesto tóxico del noni sobre los insectos estudiados. Ellos también reportaron síntomas *pre mortem*, como: movimientos espasmódicos y parálisis de algunos apéndices, que lo atribuyeron a una acción neurotóxica del ácido octanoico. Lo observado por nosotros sobre el comportamiento larval del mosquito *Ae. aegypti* (inmovilidad después de agitados movimientos espasmódicos) en los preensayos a altas concentraciones de aceite esencial del noni (>300 mg/L) sugiere, también, una acción neurotóxica del extracto orgánico (Choochote *et al.*, 2004); lo que

quizás indique la presencia del ácido octanoico como ingrediente activo de este aceite. Sin embargo, es necesario llevar a cabo más investigaciones en esta línea para poder demostrar esta hipótesis.

La propiedad larvica del aceite esencial del noni sobre el mosquito *Aedes aegypti* resultó ser un poco más baja en comparación con aceites esenciales de otras especies de plantas. Aquellas esencias de *Lippia sidoides* (CL₅₀: 63 mg/L), *Lippia multiflora* (CL₅₀: 53 mg/L), *Apium gravelons* (CL₅₀: 81 mg/L), *Eugenia melanadenia* (CL₅₀: 85 mg/L), *Psidium rotundatum* (CL₅₀: 63 mg/L), *Ipomoea carica* (CL₅₀: 22.3 mg/L), *Ocimum americanum* (CL₅₀: 67 mg/L), *Ocimum gratissimum* (CL₅₀: 60 mg/L), *Cymbopogon proximus* (CL₅₀: 71 mg/L) y *Cymbopogon citratos* (CL₅₀: 69 mg/L) por mencionar algunas, tienen una alta toxicidad sobre las larvas de *Aedes aegypti* a bajas concentraciones (Aguilera *et al.*, 2003; Bassolé *et al.*, 2003; Cavalcanti *et al.*, 2004; Choochote *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2004). Como se ve, estas concentraciones letales varían entre 10 mg/L y 100 mg/L. No obstante, muchas de ellas presentan desventajas como son: la presencia de ingredientes activos difíciles de sintetizar en laboratorio, muy poca especificidad y baja productividad (Balandrin *et al.*, 1985; Kumar *et al.*, 2000), lo que afectaría el desarrollo comercial de estos aceites o de sus ingredientes activos. En cambio, si nos enfocamos en el aceite esencial del noni encontraríamos dos grandes alternativas. La primera; los compuestos encontrados en el noni, como el ácido octanoico, poseen ciertas características idóneas de un insecticida, tales como: bajo costo de producción, fácil adquisición y baja toxicidad para los vertebrados (Legal *et al.*, 1994; 1995). Además, recientemente, Douglas *et al.* (2005) comprobaron de manera empírica que el ave *Aethia cristatella* (Alcidae: Charadriiformes) del norte de Alaska posee químicos que repele al mosquito *Aedes aegypti*. Dentro de esta mezcla de sustancias químicas se encontró al ácido octanoico, lo que podría aumentar más su importancia en el control de mosquitos vectores. A parte de este ácido, Douglas *et al.* (2005) han demostrado que el ácido hexanoico presenta propiedades repelentes en los mosquitos. Sorprendentemente, este compuesto ha sido detectado en el aceite de noni por Legal *et al.*, (1994). Así, las características señaladas arriba sobre el ácido octanoico, el principal compuesto tóxico para insectos, y el ácido hexanoico, sugieren una gran ventaja como insecticida y repelente de mosquito, respectivamente.

En la segunda alternativa consideramos la alta productividad del noni a muy bajo costo. Esto lo podemos ver en el proceso de extracción del aceite esencial, ya que sólo fue requerido 200 gramos del fruto para obtener la cantidad de aceite necesaria para lograr todas las concentraciones del bioensayo final (todo el bioensayo hecho en este trabajo, sin contar los preliminares). Esto sugiere la utilización de este aceite, económicamente ventajoso, como químico letal adecuado para los mosquitos u otros insectos. Además, como esta planta se cultiva con otros fines como la producción de jugos y cápsulas con propiedades medicinales (Mian-Ying *et al.*, 2002), existe una infraestructura que no poseen las otras especies de plantas cuya propiedades insecticidas han sido estudiadas hasta ahora. De esta manera, los grandes y pequeños productores tendrían otra manera de generar ingresos. Otra característica excelente que hace al noni ideal como regulador poblacional de mosquitos es su amplia distribución en los trópicos (Tradicional Tree, 2006).

Ha sido documentado en una copiosa y creciente cantidad de trabajos científicos las perturbaciones ecológicas que trae consigo la introducción de nuevas especies a un ecosistema. Muchas de las plantas mencionadas anteriormente y que poseen alta actividad larvicida contra el *Ae. aegypti*, sólo se encuentra en ciertas regiones geográficas. Por ejemplo: *Psidium rotundatum* ha presentado excelente actividad larvicida contra *Ae. aegypti* (Aguilera *et al.*, 2003); sin embargo, su distribución está limitada a Cuba. La producción de esta planta comercialmente para la obtención de su aceite en otro país sería correr con muchos riesgos debido a que desconocemos el comportamiento del componente biótico del ecosistema con la introducción de esta nueva especie. En cuanto al noni, como posee una amplia distribución en los trópicos, de hecho está dentro del rango de distribución de mosquito *Ae. aegypti*, no sería una especie totalmente nueva y de esta manera reduciría el riesgo de tener algún tipo de impacto ecológico por la introducción de una nueva especie.

Los aceites esenciales de diferentes plantas han sido estudiados en repetidas ocasiones con la intención de poder encontrar alguna alternativa para lograr reducir los niveles poblacionales de los vectores, como insectos, que transmiten. En esta ocasión la presente investigación demostró la propiedad larvicida de uno de los frutos

mayormente utilizados en la medicina alternativa, el noni. Dicha propiedad pudo ser comprobada sobre larvas de *Ae. aegypti* el cual representa el principal vector del dengue a nivel mundial. Sería relevante seguir investigando las propiedades de dicho fruto, para que de esta manera pueda ser recomendado en los diferentes programas de manejo integrado de mosquitos vectores o alguna otra especie de insecto que pudiera causar graves daños a la salud humana.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al personal la sección de Entomología del Instituto Conmemorativo Gorgas de Investigaciones de la Salud por su colaboración en la realización de los bioensayos. Al igual que los profesores Manuel Abraham y Enrique Murillo de la Universidad de Panamá por su vital ayuda en la parte química del trabajo.

REFERENCIAS

Aguilera, L., A. Navarro, J. Tacaronte, M. Leyva & M. Marquetti. 2003. Efecto letal de Myrtaceas cubanas sobre *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). Rev. Cubana Med. Trop. 55:100-104.

Balandri, M., J. Klocke, E. Wurtele & H. Bollinger. 1985. Natural plant chemicals: A source of industrial and medicinal materials. Science. 228:1155-1160.

Bassolé, I., W. Guelbeogo, R. Nèbié, C. Constantini, N. Sagnon, Z. Kabore & S. Traoré. 2003. Ovicidal and larvicidal activity against *Aedes aegypti* and *Anopheles gambiae* complex mosquitoes of essential oil a extracted from three spontaneous plants of Burkina Faso. Parassitologia 45: 23- 26.

Briegel, H. 2003. Physiological bases of mosquito ecology. J. Vec. Ecol. 28: 1-11.

Brown, A. 1986. Insecticide resistance in mosquitoes: A pragmatic review. J. Am. Mosq. Control Assoc. 2: 123-140.

Calvacanti, E., S. Morais, M. Lima & E. Santana. 2004. larvicidal activity of essential oils from brazilian plants against *Aedes aegypti*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz vol 99: 541-544.

Carvalho, A., V. Vânia Melo, A. Craveiro, I. Maria Machado, M. Bantim & E. Rabelo. 2003. Larvicidal activity of the essential oil from *Lippia sidoides* cham. against *Aedes aegypti* linn. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 98:541-544.

Chaturvadi, U., R. Shrivastava & R. Nagar. 2005. Dengue vaccines: Problems and Prospects. Indian J. Med. Res. 121: 639-652.

Choochote, W., B. teutun, D. kanjanapothi, E. Rattanachanpichai, U. Chaithong, P. Chaiwong, A. Jitpakdi, P. Tippawangkosol, D. Riyong, & B. Pitasawat. 2004. Potencial of crude seed extrac of celary *Apium graveolens* L., against the mosquito *Aedes aegypti* (L.) (Diptera:Culicidae). J. Vec. Ecol. 29: 340-346.

Consoli, R., N. Mendes, J. Pereira, B. Santos & M. Lamounier. 1988. Influeencia de diversos derivados de vegetais na sobrevida das larvas de *Aedes fluviatilis* (lutZ) (Diptera: Culicidae) em laboratorio. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 83: 87-93.

Douglas, H., T. Jones, W. Conner & J. Day. 2005. Chemical odorant of colonial sea birds repels mosquitoes. J. Med. Entomol. 42: 647-651.

Finney, D. 1971. Probit analysis. Cambrige University Press, London. 412 p.

Jarial, M. 2001. Toxic effect of garlic extracts on the eggs of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): A scanning electron microscopic study. J. Med. Entomol. 38: 446-450.

Kumar, A., F. Dunkel, T. Brough & S. Shiharan. 2000. Effect of root extracs of Mexican marigold, tagetes minuta (Asterole: Asteraceae) on six nontarget aquatic macroinvertebrates. Envir. Entomol. 29: 140-149.

Legal, L., J. David. & J. Jallon. 1992. Toxicity and attraction effects produced by *Morinda citrifolia* fruits on the *Drosophila melanogaster* complex species. *Chenoecology*. 3: 125-129.

Legal, L., B. Chappe & J. Jallon. 1994. Molecular basis of *Morinda citrifolia* (L.). Toxicity on *Drosophila*. *J. Chem. Ecol.* 20: 1931-1943.

Mian-Ying, W., B. Wes, C. Jensen, D. Noniki, S. Chen, A. Palu & G. Anderson. 2002. *Morinda citrifolia*; a literature review and recent advances in noni research. *Acta Pharmacol. Sin.* 23: 1127-1141.

Perez-Pacheco, R., C. Hernández, J. Lara-Reyna, R. Belmont & G. Valverde. 2004. Toxicidad de aceites, esencias y extractos vegetales en larvas de mosquito *Culex quinquefasciatus* Say. (Diptera: Culicidae). *Acta Zoo. Mexicana*. 20:141-152.

Severson, D., D. Knudson, M. Soares & B. Loftus. 2004. *Aedes aegypti* genomics. *Insec. Biochem. Mol. Biol.* 34: 715-721.

Silva, H., I. Silva, R. Santos, E. Filho & C. Elias. 2004. Atividade larvica de taninos isolados de *Mangonea pubescens* St. Hil (Sapindaceae) sobre *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* 35 (5): 1438-1441.

Sukumar, K., M. Perich & L. Boobar. 1991. Botanical derivatives in mosquito control: A review. *J. Am. Mosq. Control. Assoc.* 7: 211-237.

Thomas, T., S. Rao & S. Lal. 2004. Mosquito larvicidal properties of essential oil of an indigenous plant, *Ipomoea cairica* Linn. *Jpn. J. Infect. Dis.* 57:176-177.

Traditional Tree. 2006. *Morinda citrifolia*. Accesado el 30/7/06. Disponible en <http://www.traditionaltree.org/>.

Tripathi, A., V. Prajapati, A. Ahmad, K. Aggarwal & S. Khanuja. 2004. Piperitone oxide as toxin, repellent, and reproduction tetardant toward malarial vector *Anopheles stephensi* (Diptera: Anophelinae). *J. Med. Entomol.* 41:691-698.

World Health Organization (WHO). 2002. Dengue. Accesado 07/1/06.
Disponible en
<http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs117/en/index.html>.

Recibido agosto de 2009, aceptado octubre de 2009.



HERBIVORÍA POR INSECTOS EN CUATRO ESPECIES DE PLANTAS MADERABLES NATIVAS EN SARDINILLA, PROVINCIA DE COLÓN, PANAMÁ

Alonso Santos Murgas¹, Héctor E. Barrios²; Iván G. Luna³(q.e.p.d)

¹Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología, Museo de Invertebrados G. B. Fairchild, Universidad de Panamá

^{2,3}Programa Centroamericano de Maestría en Entomología; Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad de Panamá.

¹Apartado postal 0824-00021 Panamá, República de PANAMÁ.

E-mail: santosmurgasa@gmail.com; santosa@si.edu

RESUMEN

Se determinó la herbivoría de insectos en cuatro especies de plantas nativas maderables: *Anacardium excelsum*, *Cedrela odorata*, *Luehea seemannii* y *Tabebuia rosea* en monocultivos y cultivos mixtos en Sardinilla, Provincia de Colón, Panamá. Se midió el área foliar de 10 hojas de 10 plantas diferentes de cada especie en monocultivos y cultivos mixtos. Al inicio de la época lluviosa (mayo 2007) se marcaron 10 hojas con cinta de color en 10 plantas diferentes de cada especie, con tres réplicas por cada especie, tanto en monocultivo como en cultivos mixtos. Transcurridos cuatro meses, al final del mes de noviembre 2007, se colectaron las hojas que se observaron estaban defoliadas y se midió el área foliar. En cada hoja se determinó el porcentaje promedio del área foliar consumida por insectos. El porcentaje de herbivoría fue mayor en los monocultivos; y los principales herbívoros fueron masticadores del orden Coleoptera. El mayor porcentaje de herbivoría en los monocultivos es llevado a cabo por insectos herbívoros especialistas. Se concluye que aunque la diversidad de plantas en un cultivo, generalmente es una estrategia adecuada para el control de insectos herbívoros, no debe asumirse como un postulado absoluto.

PALABRAS CLAVES

Anacardium excelsum, área foliar, *Cedrela odorata*, Chrysomelidae, Coleoptera, *Diabrotica*, *Luehea seemannii*, *Tabebuia rosea*, especies maderable, monocultivos, cultivos mixtos.

ABSTRACT

The herbivory of the insect was determined in four species of native trees: *Anacardium excelsum*, *Cedrela odorata*, *Luehea seemannii* and *Tabebuia rosea*. The study was carried out in a monoculture and mixed plots located in Sardinilla, Colon Province, Panama. Ten leaves of ten different trees of each species in both monoculture and mixed plots were used to measure the leaf area. Ten leaves of ten different trees per species were marked with tape at the beginning of the rainy season (May 2007) with three replicates each in monoculture and mixed plots. After four months (end of november 2007), the leaves were collected if any signs of defoliation were detected and the leaf area was measured. The percentage/average of leaf area consumed by insects of each leaf was determined. The results show that the percentage of herbivory was higher in monoculture plots than in mixed plots and that the main herbivores were chewing Coleoptera. The highest percentage of herbivory in monoculture plots is caused by specialist insect herbivores. The principal conclusion is that even if tree diversity in plantations is generally used as an adequate strategy to mitigate the impact of insect herbivory, it should not be taken as the absolute postulate.

KEYWORDS

Anacardium excelsum, leaf area, *Cedrela odorata*, Chrysomelidae, Coleoptera, *Diabrotica*, *Luehea seemannii*, *Tabebuia rosea*, timber species, monoculture, mixed cultures.

INTRODUCCIÓN

La herbivoría por parte de los insectos, puede tener consecuencias drásticas para la reproducción de las plantas, al afectar directamente sus componentes masculinos (polen) o femeninos (óvulos) (Marquis 1992a, Strauss, 1997). En la última década, varios trabajos han revelado cómo la pérdida de área foliar afecta la cantidad y/o calidad del polen, demostrando un efecto directo de la herbivoría sobre las estructura masculina en las plantas (Snow, 1994, Quesada *et al.*, 1995, Aizen & Raffaele, 1996, 1998, Mutikanien & Delph, 1996, Strauss *et al.*, 1996, Lehtila & Strauss, 1999).

Por otra parte, los efectos de la herbivoría sobre la adaptabilidad femenina han sido estudiados principalmente cuantificando su resultado final: la cantidad de semillas de las plantas afectadas (Marquis, 1992a, b). Sin embargo, esta medida no permite discriminar si esta eventual disminución en la cantidad de semillas se debe a un efecto indirecto como por ejemplo, cambios en características de la planta que disminuyen su atracción para los polinizadores (Strauss *et al.*, 1996,

Strauss, 1997) o directo, como una disminución en el número de óvulos.

Recientemente, varios trabajos tratan de explicar cómo la pérdida de área foliar afecta la cantidad y calidad del néctar o el tamaño de las flores, analizando los efectos indirectos de la herbivoría sobre el componente femenino de la adaptabilidad (Strauss *et al.*, 1996, Aizen & Raffaele, 1996, Strauss, 1997, Lehtila & Strauss, 1999). La presente investigación evalúa cuál es el daño causado por insectos herbívoros a cuatro especies de plantas nativas maderables, plantadas en monocultivos y en cultivos mixtos, en Sardinilla, Provincia de Colón, República de Panamá. También, se trata de determinar cuáles son los principales insectos que provocan la herbivoría en las diferentes plantas escogidas para la investigación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las parcelas con los cultivos de las plantas se encuentran ubicadas en la comunidad de Sardinilla, corregimiento de Salamanca, Buena Vista, Provincia de Colón, República de Panamá. Esta área se ubica entre los 9° 19' 30" de latitud N y 79° 38' 00" de longitud O, con una altura máxima de 213 metros y mínima de 64 metros; con una temperatura promedio entre los 26° C y 30° C.

Determinación del porcentaje de herbivoría en las plantas:

Para obtener el área foliar promedio de las hojas en cada una de las especies estudiadas: *Anacardium excelsum* (Bertero y Balb.) (Anacardiaceae), *Cedrela odorata* (L.) (Meliaceae), *Luehea seemannii* Triana y Planch (Tiliaceae) and *Tabebuia rosea* (Bertol) (Bignoneaceae) se midió por separado el área foliar de 10 hojas de 10 plantas diferentes por especie, en tres parcelas, tanto en monocultivo como en cultivos mixto, en el mes de julio, a inicio de la época lluviosa del 2007. El área foliar fue medida utilizando el CI-202 Portable Leaf Area Meter. Las hojas seleccionadas para determinar el porcentaje de herbivoría realizada por los insectos, fueron escogidas al azar; seleccionando 10 hojas de 10 plantas diferentes por especies, en tres parcelas. Estas hojas fueron marcadas con una cinta plástica de color, de tal manera que no afectara el desarrollo de las hojas y pudieran ser visualizadas con facilidad. Una vez transcurrido cuatro

meses después del marcado de las hojas, a finales del mes de noviembre, las hojas fueron colectadas y medidas, para determinar el área foliar consumida por los insectos.

Los resultados fueron analizados mediante un análisis estadístico de varianza (ANDEVA) simple para determinar el nivel de herbivoría en cada una de las especies de plantas utilizadas en la investigación.

RESULTADOS

El mayor porcentaje de herbivoría fue en los monocultivos de *Anacardium excelsum* ($F_{1,2} = 5.061$; $P = 0.02899$). El área foliar promedio inicial o sin herbivoría de las hojas en *A. excelsum* en los monocultivos fue de 163.89 cm². Posterior a la herbivoría por los insectos, el área foliar fue de 68.17 cm²; lo que representa un consumo de área foliar equivalente a 41.60% (Cuadro 1).

En los cultivos mixtos las hojas de *A. excelsum* presentaron un área foliar promedio inicial de 273.68 cm²; que se redujo a 83.91 cm² después del proceso de herbivoría lo cual representa un consumo de 30 % del área foliar inicial, consumido por los insectos herbívoros (Cuadro 2).

En *Cedrela odorata* no hubo diferencias significativas con respecto al porcentaje de herbivoría entre los cultivos ($F_{1,2} = 1.0009$; $P = 0.32200$). El área foliar inicial promedio sin herbivoría en los monocultivos de *C. odorata* fue de 1434.79 cm². Posterior a la herbivoría el área foliar fue de 1123.78 cm²; lo que indica que el 78.32% del área foliar inicial fue consumida por los insectos en estas plantaciones (Cuadro 1).

En los cultivos mixtos de *C. odorata* las hojas presentan un área foliar promedio inicial de 1499.31 cm². Posterior a la herbivoría el área foliar restante consumidas fue de 661.19 cm² lo que equivale al 44.10 % del material foliar inicial (Cuadro 2).

En *Luehea seemannii* el porcentaje de herbivoría fue significativamente mayor en los monocultivos ($F_{1,49} = 36.618$; $P = 0.00001$). El área foliar promedio inicial de *L. seemannii* en los monocultivos fue de 193.04 cm². Posterior a la herbivoría, el área

foliar consumida fue de 140.02 cm² lo que representa un 68.24% del área foliar inicial (Cuadro 1).

En los cultivos mixtos de *L. seemannii* las hojas presentaron un área foliar inicial promedio de 237.52 cm². Posterior a la herbivoría el área foliar consumida fue de 110.31 cm², lo que representa el 46.44% del material foliar inicial por los insectos en estos cultivos (Cuadro 2).

En *Tabebuia rosae* el porcentaje de herbivoría fue significativamente mayor en los monocultivos ($F_{1, 58} = 34.612$; $P = 0.00000$). El área foliar promedio inicial en los monocultivos fue de 563.88 cm². Posterior a la herbivoría el área foliar consumida fue de 196.20 cm², lo que representa un 34.82% de material foliar inicial (Cuadro 1).

En los cultivos mixtos de *T. rosae* las hojas presentaron un área foliar inicial promedio de 701.13 cm². Posterior a la herbivoría el área foliar fue de 125.70 cm², lo que representa el 17.93% del material foliar inicial por los insectos en estos cultivos (Cuadro 2).

El nivel promedio de herbivoría causada por los insectos es resumido en los dos siguientes cuadros:

Cuadro 1. Nivel Promedios de herbivoría en (cm²) de las plantas nativas maderables en monocultivos.

Especies de plantas	Nº. De Plantas muestreada	Área foliar inicial	Parcela I	Parcela II	Parcela III	Área foliar Final
<i>Anacardium excelsum</i>	10	193.04	54.154	75.07	75.29	68.17
<i>Cedrela odorata</i>	10	1434.79	1126.05	1127.44	1117.83	1123.78
<i>Luehea seemannii</i>	10	193.04	132.59	169.27	118.190	140.02
<i>Tabebuia rosea</i>	10	563.38	203.31	187.16	198.11	196.20

Cuadro 2. Nivel Promedios de herbivoría en (cm²) de las plantas nativas maderables en cultivos mixtos.

Especies de plantas	Nº. De Plantas muestreada	Área foliar inicial	Parcela I	Parcela II	Parcela III	Área foliar Final
<i>Anacardium excelsum</i>	10	273.68	57.882	88.893	104.961	83.91
<i>Cedrela odorata</i>	10	1499.31	766.199	648.791	568.57	661.19
<i>Luehea semannii</i>	10	237.52	121.18	118.184	91.568	110.31
<i>Tabebuia rosea</i>	10	701.13	145.14	114.29	117.68	125.70

DISCUSIÓN

Realizando un análisis general de los resultados de la herbivoría en las cuatro especies de plantas muestreadas; el mayor porcentaje de herbivoría se presentó en los monocultivos, salvo en los cultivos de *Cedrela odorata* donde no hubo diferencias estadísticamente significativas, aunque el mayor porcentaje de defoliación en esta plantación se presentó en los monocultivos. Esto se puede explicar por la forma en que se encontraban distribuidas las plantaciones. En los monocultivos los insectos herbívoros pueden encontrar con mayor facilidad el recurso alimenticio, sin tener probablemente la competencia de otras especies de insectos, que pudieran actuar como depredadores.

Según Coley (1983) y Dirzo (1984), la magnitud ó impacto de la herbivoría también puede depender del valor del tejido consumido (hojas, estructuras de reproducción, meristemas), de la disponibilidad de recursos, y de la intensidad y frecuencia del daño. Habría que realizar un análisis más detallado de las propiedades químicas de cada una de las plantas utilizadas en el muestreo para establecer diferencias específicas sobre el factor que pudieran ejercer la composición química en la atracción o la no preferencia de las hojas de estas plantas.

Otro factores que hay que tomar en cuenta sobre el por qué del mayor porcentaje de herbivoría en los monocultivos y no en los cultivos mixtos, es que la plantas responden a un despliegue de estrategias anti-herbívoros que pueden ser químicas, biológicas y morfológicas

(Ricklefs, 2000). Estas defensas dependen de la historia natural de cada una de las especies de plantas (Coley, 1983). También, otro factor que influyen en el porcentaje de herbivoría en las plantas es el crecimiento de las plantas es decir, la inversión en defensa morfológica y la longevidad. De igual manera el recambio foliar o caída de las hojas en la época seca, son factores que se encuentran muy relacionados.

De acuerdo con la hipótesis de la disponibilidad de recursos (Coley *et al.*, 1985), las plantas están en la disyuntiva constante de crecer y reproducirse o defenderse. Además, Coley, 1987 manifiesta que existe una relación positiva entre el tiempo de vida de las hojas y la defensa química, tal vez porque el valor de la misma y el riesgo de ser descubierta se incrementan con el tiempo. Es posible además, que la forma como se disponen las parcelas de los cultivos en las plantaciones influya mucho sobre los factores antes mencionados.

Encontramos que el mayor consumo foliar en las plantaciones de Sardinilla y específicamente en las especies de plantas estudiadas, se da por insectos defoliadores, principalmente del orden Coleoptera, específicamente de la familia Chrysomelidae, del género *Diabrotica* spp (dos morfoespecies). El grupo de insectos que presentó el mayor número de individuos por familia y género en las plantaciones fueron los escarabajos masticadores (Chrysomelidae: *Diabrotica*). Estos resultados pueden ser comparados con los encontrados por Barone & Coley (2002) en la que el 72% (575 kg/ha/año) del consumo foliar anual es ocasionado por insectos masticadores (principalmente del orden Coleoptera) en la Isla Barro Colorado (Panamá).

Interpretaciones cualitativas sobre observaciones biológicas de otros insectos herbívoros en las plantaciones de Sardinilla, Provincia de Colón:

Se pudo observar otros grupos de insectos como minadores y formadores de agallas, que también consumen savia y tejidos de las hojas y que crean una estrecha interacción planta-insecto (Weis & Berenbaum 1989, Coley & Barone 1996) provocando serios daños foliares a las plantas.

Debido a la metodología utilizada para el muestreo de la diversidad de insectos herbívoros y cuyos datos se dan a conocer en otra publicación; realizamos algunas observaciones biológicas cualitativas en las plantaciones, observando que el daño foliar causado por otros grupos de insectos como minadores y formadores de agallas fue bajo; excepto en las plantaciones de *Luehea seemannii*; en donde se observó un alto porcentaje de las hojas en las plantas de los cultivos mixtos a nivel de un metro aproximadamente del suelo con un ataque por larvas minadoras del orden Lepidoptera de la familia Oecophoridae (Fig. 1).

Otro daño causado a las plantaciones que no pudo ser cuantificado, es el realizado por el barrenador del tallo en *Cedrela odorata* (*Hypsipyla grandella*, Phycitinae, Pyralidae; Lepidoptera) que consume la parte medular del tallo y en donde los adultos ovipositan y las larvas se alimentan; causando que las ramas pierdan sus hojas y posteriormente mueran después de la salida del adulto (Fig. 2). Esta especie es una plaga importante, la cual ha sido investigada en muchos países tropicales, ya que reduce el valor monetario de las maderas de las caobas y cedros. Además, ella ataca seriamente a los plántones jóvenes en viveros donde los cultivan para uso como árboles del paisaje (Howard & Merida, 2004).

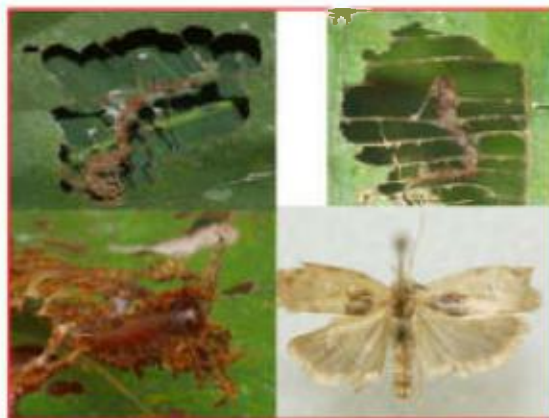


Fig. 1. Lepidoptera: Oecophoridae, defoliando las hojas de *Luehea seemannii*.



Fig. 2. Lepidoptera: Pyralidae: *Hypsipyla grandella*, barrenando los brotes de *Cedrela odorata*.

AGRADECIMIENTOS

Dra. Silvia Dorm; Dr. Kasten Mody; MSc. Mirco Platt, del Institute of Plant Sciences and Applied Entomology ETH Schmelzrbeistrasse 9/LFO CH-8092 Zurich Switzerland; Dra Catherine Potvin de la Universidad de McGill y Dr. Héctor E. Barrios, Universidad de Panamá, por proveer parte de los fondos para la realización de esta investigación. Mi agradecimiento a la Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT) y a la Asociación Panameña para el Avance de la Ciencia (APANAC) por proveer parte de los fondos económicos a través de la beca del Programa de Ciencias Básica (CC. BB) estímulos a las actividades de Ciencia y Tecnología. Estos fondos económicos nos ayudaron a culminar esta investigación en Sardinilla, Provincia de Colón. Al profesor. Diomedes Quintero A., Director del Museo de Invertebrados G. B. Fairchild de la Universidad de Panamá, por su colaboración y sugerencias para mejorar el contenido de este trabajo. Al Licenciado Alex Espinosa, por toda la ayuda en la adquisición de literatura referente a las especies de plantas utilizadas en el presente trabajo. Quiero también agradecer de manera muy especial al Licenciado Oscar G. López Ch., por su valiosa ayuda en las colectas en campo, fotografías, trabajos de laboratorio y en el procesamiento de las muestras.

REFERENCIAS

- Aizen, M. A. & E. Raffaele. 1998. Flowering-shoot defoliation affects pollen grain size and postpollination pollen performance in *Alstromeria aurea*. *Ecology* 79: 2133-2142.
- Barone, J. & P. D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. Pp. 465-492. *En*: Guariguata M. R. y G. H. Kattan. (Eds.). *Ecología y Conservación en Bosques Neotropicales*. Ediciones. LUR, Costa Rica.
- Coley, P. D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical trees species. *Ecology* 64: 426-433.
- Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D. 1987. Interspecific variation in plant antiherbivore properties: The role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106:2151-263.
- Coley, P. D. & J. Barone. 1996. Herbivore and plant defensas en tropical forests Annual Review of Ecology & Systematics 27: 305-335.
- Dirzo, R. 1984. Insect-Plant Interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. *In*: Medina; E., H.A. Mooney and C. Vázquez-Yanez. (eds.). *Physiological ecology of the wet tropics*. W. Junk La Haya. p. 209- 224.
- Howard, F. W. & A. Michael Merida. 2004. El taladrador de las meliaceas, *Hypsipyla grandella* (Zellar) (Insecta: Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae). EENY-337. University of Florida. IFAS Extensión. 11 p.
- Lehtila, K. & S. Strauss. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116-124.
- Marquis, R. 1992a. The selective impact of herbivores. *In* R. Fritz y E. Simms (eds.). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology*.

Evolution and Genetics. University of Chicago press, Chicago. p. 301-325.

Marquis, R. 1992b. A bite is a bite is a bite? Constrains on response to folivory in *Piper arietanum* (Piperaceae). *Ecology* 73: 143-152.

Mutikanien, P. & L. Delph. 1996. Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos* 75: 353-358.

Quesada, M., K. Bollman & A. Stephenson. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76: 437-443.

Strauss, S. Y., J. Conner & S. Rush. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female fitness. *Amer. Nat.* 147: 1098-1107.

Strauss, S. Y. 1997. Floral character link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78: 1640-1645.

Weis, A. & M. Berenbaum. 1989. Herbivorous insects and green plants. *In*: Abrahamson, W. G. (Eds.). *Plant- Animal Interactions*. McGraw-Hill. Nueva York. p. 123-162.

Recibido mayo de 2009, aceptado diciembre de 2009.



POLIGONOS $\mathcal{P}$ -ÁDICA

FLORES F., EDIS A.

Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología,
Departamento de Matemática.
e-mail: edisf35@yahoo.es.

RESUMEN

El presente trabajo tiene como objetivo el estudio de la Geometría $\mathcal{P}$ -ádica, en particular, resultados concernientes a triángulos, ángulos y polígonos. El mismo está basado en la comparación de la geometría Euclidiana, no en su forma general, sólo para teoremas que juzgamos interesantes por la especial forma de definición de la norma $\mathcal{P}$ -ádica, y el efecto que tiene sobre los elementos de esta geometría. La cual arroja resultados muy llamativos para la aprehensión de nuestros sentidos, habituados a la geometría intuitiva. El desarrollo de este artículo se fundamenta en el hallazgo de Kurt Hensel en 1897, sobre la teoría de los números $\mathcal{P}$ -ádicos.

PALABRAS CLAVES

Norma $\mathcal{P}$ -ádica, números $\mathcal{P}$ -ádicos, ángulos $\mathcal{P}$ -ádicos, triángulos $\mathcal{P}$ -ádicos, polígonos $\mathcal{P}$ -ádicos.

ABSTRACT

This work aims to study the $\mathcal{P}$ -adic geometry, in particular, results concerning triangles, angles and polygons. It is based on a comparison of Euclidean geometry, not in its general form, only to judge that interesting theorems for the special form of definition of $\mathcal{P}$ -adic norm, and the effect it has on the elements of this geometry. Which gives very striking results for the apprehension of our senses, accustomed to

the traditional geometry. The development of this article is based on the discovery of Kurt Hensel in 1897, on the theory of p -adic numbers.

KEYWORDS

p -adic norm, p -adic numbers, p -adic angles, p -adic triangles, p -adic polygons.

INTRODUCCIÓN

Es bien conocido que, el cuerpo de los números racionales $\mathbb{Q}$ no es un cuerpo completo. Es decir, existen sucesiones de Cauchy de números racionales que pueden no converger a un número racional. El cuerpo de los números p -ádicos $\mathbb{Q}_p$ se obtiene a partir del cuerpo de los números racionales por completación con respecto a otro valor absoluto o norma, la norma p -ádica. Esta aplicación, similar en varios aspectos al valor absoluto usual, posee varias propiedades importantes, aunque sin embargo, algunas de ellas contrastan con nuestra intuición sobre la distancia.

Para $x \in \mathbb{Z}$ el orden p -ádico de x se define por

$$\text{ord}_p(x) = \max \{r \in \mathbb{N} : p^r \mid x\}$$

Para $x \in \mathbb{Q}$, si $x = \frac{a}{b}$, el orden p -ádico de x se define por

$$\text{ord}_p(x) = \text{ord}_p\left(\frac{a}{b}\right) = \text{ord}_p(a) - \text{ord}_p(b)$$

Para $x \in \mathbb{Q}$, la norma p -ádica de x se define como:

$$|x|_p = \begin{cases} p^{-\text{ord}_p(x)} & \text{si } x \neq 0 \\ 0 & \text{si } x = 0 \end{cases}$$

Los números p -ádicos fueron introducidos por Hensel, aparentemente a partir de una analogía con el cuerpo de funciones racionales $\mathbb{C}(X)$ y el desarrollo en serie de Laurent.

Finalmente, aparte del interés matemático en si mismo como en el análisis p -ádico, los cuerpos de los números p -ádicos tienen aplicaciones en otras ramas de la Matemática. Por ejemplo, resulta que los mismos son de particular interés e importancia en la teoría Algebraica de Números y en la Geometría. Es entonces nuestro interés presentar un tópico relacionado con la geometría a través de este nueva norma, la norma p -ádica y observar comparativamente sus resultados con la Geometría euclidiana.

1. TRIÁNGULOS Y ÁNGULOS EN $\mathbb{Q}_p$

A menudo concebimos a $\mathbb{R}$ como una línea recta. En $\mathbb{Q}_p$ las cosas no son tan simples. Iniciamos con algunas definiciones siguiendo la geometría Euclidiana, tanto como nos sea posible, a través de la norma en mención.

Definición 1.

- (1) Un punto es un elemento de $\mathbb{Q}_p$.
- (2) Un triángulo es un conjunto $\{a, b, c\}$ de elemento distintos de $\mathbb{Q}_p$, denotado con el símbolo Δabc .
- (3) Las longitudes de los lados de un triángulo están dadas por $d(a, b) = |a - b|_p$, $d(a, c) = |a - c|_p$ y $d(b, c) = |b - c|_p$.

Notemos que nuestra definición de triángulo aparenta ser diferente de la definición euclidiana, pues la nuestra permite que tres puntos colineales formen un triángulo. Sin embargo, veremos que nunca podemos tener tres puntos colineales en la geometría p -ádica.

Una característica bien conocida del valor absoluto p -ádico es más desconcertante, cuando se formula en términos de triángulos.

Teorema 1. En $\mathbb{Q}_p$ todos los triángulos son isósceles.

Demostración: Sea Δabc un triángulo con longitudes $p^{-ord(a-c)}$, $p^{-ord(a-b)}$ y $p^{-ord(b-c)}$ si dos de tales valores son iguales no hay nada que probar.

Sin perder generalidades supongamos que $\text{ord}(a-b) \neq \text{ord}(b-c)$.
 Por las propiedades de orden en $\mathbb{Q}_p$,

$$\text{ord}(a-c) = \min\{\text{ord}(a-b), \text{ord}(b-c)\}$$

Así al menos dos de los lados deben ser de igual longitud.

Teorema 2. Sea un triángulo no equilátero, el lado desigual tiene menor longitud.

Demostración: sea $\triangle abc$ un triángulo con

$$\text{ord}(a-b) = \text{ord}(b-c) \text{ y } \text{ord}(b-c) \neq \text{ord}(a-c)$$

Entonces

$$\text{ord}(a-c) = \text{ord}((a-b) - (b-c)) \geq \min\{\text{ord}(a-b), \text{ord}(b-c)\},$$

y como

$$\text{ord}(a-c) \neq \text{ord}(a-b) = \text{ord}(b-c),$$

tenemos que $\text{ord}(a-c) > \text{ord}(a-b)$.

En la geometría euclidiana con la distancia usual, la cual denotamos " $| \cdot |$ ", tres puntos son colineales si y sólo si:

$$|a-c| = |a-b| + |b-c|$$

Suponiendo que

$$|a-c| > |a-b| \text{ y } |a-c| > |b-c|$$

Si usamos la distancia p -ádica sobre $\mathbb{Q}_p$ vemos que la colinialidad no es posible para más de dos puntos.

Corolario 1. Dado tres puntos distintos

$$a, b, c \in \mathbb{Q}_p, |a-c|_p < |a-b|_p + |b-c|_p$$

En otras palabras ninguna terna de puntos de $\mathbb{Q}_p$ son colineales.

La prueba se obtiene fácilmente del teorema 2.

El corolario anterior, es el que tenemos en mente cuando decimos que a menudo concebimos a $\mathbb{A}^1$ como una recta y que en $\mathbb{Q}_p$ no todo es tan simple.

Hemos visto que los todos triángulos en $\mathbb{Q}_p$ son isósceles. Triángulos equiláteros usualmente son más fáciles de construir, por ejemplo si $p = 5$ el triángulo $(10, 15, 20)$ es equilátero. En general, para $p \geq 3$ los puntos $2p, 3p$ y $4p$ forman un triángulo equilátero, pues

$$d(2p, 3p) = |p(3 - 2)|_p = p^{-1}$$

$$d(3p, 4p) = |p(4 - 3)|_p = p^{-1}$$

y
$$d(2p, 4p) = |p(4 - 2)|_p = p^{-1}$$

En $\mathbb{Q}_2$ no obstante, no existen triángulos equiláteros. Prueba que daremos como corolario del siguiente teorema.

Teorema 3. Dado un primo p , cualquier subconjunto de $\mathbb{Q}_p$ tiene a lo más p puntos equidistantes.

Demostración: Supongamos lo contrario, esto es que existe $p + 1$

puntos distintos equidistantes, $a_1, a_2, \dots, a_{p+1}$ con $a_i = \sum_{k=j_i}^{\infty} a_{ik} p^k$, $a_{ij_i} \neq 0$. Como los a_i son todos equidistantes, existe $m \in \mathbb{Z}$ tal que $\text{ord}(a_i - a_j) = m$ para todo i, j y $a_{ik} = a_{jk}$ para todo $k < m$.

Así

$$\begin{aligned} a_i - a_j &= \sum_{k=m}^{\infty} (a_{ik} - a_{jk}) p^k \\ &= \left(p^m \sum_{k=0}^{\infty} a_i(k+m) p^k \right) - \left(p^m \sum_{k=0}^{\infty} a_j(k+m) p^k \right) \\ &= p^m (a'_i - a'_j) \end{aligned}$$

donde $a'_i = \sum_{k=0}^{\infty} a_i(k+m) p^k$, $a'_j = \sum_{k=0}^{\infty} a_j(k+m) p^k$.

Así $\text{ord}(a_i - a_j) = m + \text{ord}(a'_i - a'_j) = m + 0$, $m \in \mathbb{Z}$, pues supongamos que

$\text{ord}(a'_i - a'_j) = m$, para los $p + 1$ puntos, y así $\text{ord}(a'_i - a'_j) = 0$.

Sin embargo, como

$0 \leq a'_{i0} \leq p - 1$, para todo i y como se trata de $p + 1$ puntos, existe i, j distintos tal que $a'_{i0} = a'_{j0}$.

Así $\text{ord}(a'_i - a'_j) > 0$, para algún i y j .

Corolario 2. No existen triángulos equiláteros bajo la métrica 2 -ádica.

Sobre el tema de la existencia, probaremos que no existen triángulos rectángulos en $\mathbb{Q}_p$. Diremos que un triángulo rectángulo en $\mathbb{Q}_p$ es un triángulo cuyas longitudes satisfacen el teorema de Pitágoras.

Teorema 4. Para cualquier $a, b, c \in \mathbb{Q}_p$, tenemos, $|a - c|_p^2 \neq |a - b|_p^2 + |b - c|_p^2$, en otra palabras no existe triángulos rectángulos en $\mathbb{Q}_p$

Supongamos que Δabc es rectángulo con el lado mayor ab . Entonces $|b - c|_p = |a - c|_p$ tenemos que

$$|a - b|_p^2 \neq |b - c|_p^2 + |a - c|_p^2 = 2|b - c|_p^2.$$

Así

$$(p^{-\text{ord}(a-b)})^2 = 2(p^{-\text{ord}(b-c)})^2$$

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} &= \frac{p^{2\text{ord}(a-b)}}{p^{2\text{ord}(b-c)}} \\ \frac{1}{2} &= p^{2\text{ord}(a-b) - 2\text{ord}(b-c)} \\ \frac{1}{2} &= p^{2\text{ord}\left(\frac{a-b}{b-c}\right)} \end{aligned} \quad (1)$$

Entonces (1) implica que $p = 2$ y $\text{ord}\left(\frac{a-b}{b-c}\right) = -\frac{1}{2}$, pero ord por definición es entero, por lo tanto esto no puede ocurrir.

1.1. ÁNGULOS EN $\mathbb{Q}_p$

Mantenemos la intención de crear analogía con la geometría euclidiana definimos ángulos usando la ley del coseno, como es el caso euclidiano.

Definición 2. Dado puntos distintos a, b, c en $\mathbb{Q}_p$, definimos el ángulo θ entre los lados $\overline{ac}$ y $\overline{bc}$ por:

$$\theta = \cos^{-1} \left(\frac{|a - c|_p^2 + |b - c|_p^2 - |a - b|_p^2}{2|b - c|_p |a - c|_p} \right)$$

Si no tenemos triángulos rectángulos en $\mathbb{Q}_p$, probablemente no tenemos ángulos recto.

Hay dos probabilidades para θ , dependiendo de si:

- (1) $|a - b|_p = |b - c|_p$ o
- (2) $|a - c|_p = |b - c|_p$.

En el primer caso: supongamos que $|a - b|_p = |b - c|_p$ (figura 1)



Fig. 1.

Tenemos entonces

$$\begin{aligned} \cos \theta &= \frac{|b - c|_p^2}{2|b - c|_p |a - c|_p} \\ &= \frac{|b - c|_p}{2d(a, c)} \\ &= \frac{p^{\text{ord}(a-c)}}{2p^{\text{ord}(b-c)}} \\ &= \frac{1}{2} p^{\text{ord}(a-c) - \text{ord}(b-c)} \end{aligned}$$

Por el teorema 3.2. $\text{ord}(a - c) \leq \text{ord}(b - c)$, así $0 < \cos \theta \leq \frac{1}{2}$,
 $\frac{\pi}{3} \leq \theta < \frac{\pi}{2}$ y $\cos \theta = \frac{1}{2} p^k$

con $k = \text{ord}(a - c) - \text{ord}(b - c)$

En el segundo caso: supongamos $|a - c|_p = |b - c|_p$ (figura 2)

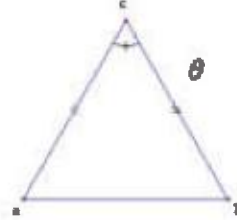


Fig. 2.

Entonces

$$\begin{aligned} \cos \theta &= \frac{-|a - b|_p^2 + 2|b - c|_p^2}{2d|b - c|_p^2} \\ &= -\frac{1}{2} \left(\frac{|a - b|_p}{|b - c|_p} \right)^2 + 1 \\ &= \frac{-p^{2\text{ord}(b-c)}}{2p^{2\text{ord}(a-b)}} + 1 \\ &= 1 - \frac{1}{2} p^{2(\text{ord}(b-c) - \text{ord}(a-b))} \end{aligned} \quad (2)$$

Por el teorema 2. $\text{ord}(b - c) - \text{ord}(a - b) < 0$ así pues podemos escribir

$$\cos \theta = 1 - \frac{1}{2p^k} > 0$$

donde $k = -2(\text{ord}(b - c) - \text{ord}(a - b)) > 0$. Así $\frac{1}{2} < \cos \theta < 1$.

Notemos algunas consecuencias especiales. Si $k = 0$, tenemos $\theta = \frac{\pi}{3}$ en ambos casos. Caso 1 y Caso 2. Cuando k aumenta tenemos en el caso[1] que θ se aproxima a $\frac{\pi}{2}$ pero nunca es $\frac{\pi}{2}$ pues $\cos \frac{1}{2p^k} > 0$, para todo k .

En el caso 2 cuando k aumenta, θ se aproxima a cero, pero no se anula, pues $1 - \frac{1}{2p^{2k}} < 1$, para todo k .

La siguiente proposición muestra que dado cualquier entero positivo j y cualquier par de puntos a y c en $\mathbb{Q}_p$, podemos hallar un tercer punto $b \in \mathbb{Q}_p$ tal que

$$\text{ord}(b - c) - \text{ord}(a - b) = -j$$

Así también que para cualquier entero j existe $a, b, c \in \mathbb{Q}_p$ tal que $\cos \theta = 1 - \frac{1}{2p^{2j}}$, para que estos ángulos existan.

Proposición 1. Dado un entero j , $a, c \in \mathbb{Q}_p$, $a \neq c$, podemos escoger $b \in \mathbb{Q}_p$ tal que Δabc cumple $|a - b|_p < |a - c|_p$, $|a - c|_p = |b - c|_p$ y $\cos(\angle abc) = 1 - \frac{1}{2p^{2j}}$.

Demostración: Sea j un entero positivo. Sea $a, c \in \mathbb{Q}_p$ con $a - c = p^\alpha d$, $\text{ord}(d) = 0$ y $\alpha \in \mathbb{Z}$. Escojamos $\beta = \alpha + j$ y sea $b = p^\beta + a$. Entonces

$$\text{ord}(b - a) = \text{ord}(p^\beta) = \beta$$

Como $\beta < \alpha$, tenemos que $p^{-\beta} < p^{-\alpha}$ y así $|a - b|_p < |a - c|_p$.
Resolviendo $a - c = p^\alpha d$ para c ,

Tenemos que

$\text{ord}(b - c) = \text{ord}(p^\beta + a - (p^\alpha d)) = \text{ord}(p^\beta + p^\alpha d) \geq \min\{\alpha, \beta\} = \alpha$
de manera que $\alpha < \beta$. Entonces $\text{ord}(b - c) = \text{ord}(a - c)$. Así $|a - c|_p = |b - c|_p$

Finalmente, $\text{ord}(b - c) - \text{ord}(a - b) = \alpha - \beta = \alpha - (\alpha + j) = -j$ y así por (2)

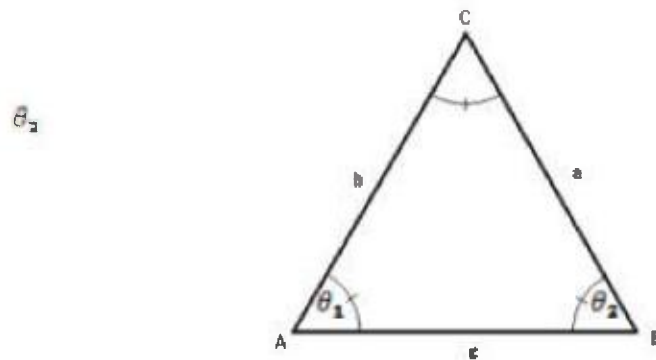
$$\cos(\angle abc) = 1 - \frac{1}{2p^{2j}}$$

Observación: En secciones previas probamos que las distancias en $\mathbb{Q}_p$ no son aditivas (corolario 1.) Esto también se extiende para los ángulos en $\mathbb{Q}_p$.

Para estos resultados surge la intención de preguntarnos sobre la comparación de algunas propiedades de la geometría euclidiana respecto a la geometría p -ádica, tales dudas la ilustraremos la siguientes proposiciones:

Proposición 2. Los ángulos interiores de un triángulo suman 180° .

Demostración: Consideremos el triángulo $\triangle ABC$



Por el teorema 1. los lados a y b son iguales, luego por la ley del coseno

$$a^2 = b^2 + c^2 - 2bc \cos \theta_1$$

$$b^2 = b^2 + c^2 - 2bc \cos \theta_1$$

$$c^2 - 2bc \cos \theta_1 = 0$$

$$\cos \theta_1 = \frac{c^2}{2bc} \Rightarrow \cos \theta_1 = \frac{c}{2b}$$

$$\theta_1 = \arccos\left(\frac{c}{2b}\right)$$

de manera análoga

$$\theta_2 = \arccos\left(\frac{c}{2b}\right)$$

$$\text{luego para } c^2 = 2b^2 - 2b^2 \cos \theta_2 \Rightarrow \cos \theta_2 = 1 - \frac{c^2}{2b^2} = \frac{2b^2 - c^2}{2b^2}$$

$$\theta_2 = \arccos\left(\frac{2b^2 - c^2}{2b^2}\right)$$

entonces $\theta_1 + \theta_2 + \theta_3 = 2 \arccos\left(\frac{c}{2b}\right) + \arccos\left(\frac{2b^2 - c^2}{2b^2}\right)$

Consideremos la siguiente función

$$f(x) = 2 \arccos\left(\frac{x}{2b}\right) + \arccos\left(\frac{2b^2 - x^2}{2b^2}\right) \text{ para } x \in [0, b]$$

$$f'(x) = 2 \left(\frac{-\frac{1}{2}b}{\sqrt{1 - \frac{x^2}{4}}} \right) + \frac{\left(-\frac{x}{b^2}\right)}{\sqrt{1 - \left(1 - \frac{x^2}{2b^2}\right)^2}}$$

$$f'(x) = \frac{-1}{\sqrt{b^2 - \frac{x^2}{4}}} + \frac{\frac{x}{b^2}}{\sqrt{1 - 1 - \frac{x^2}{b^2} - \frac{x^4}{4b^4}}}$$

$$f'(x) = \frac{-2}{\sqrt{4b^2 - x^2}} + \frac{\frac{x}{b^2}}{\sqrt{\frac{4b^2 x^2 - x^4}{4b^4}}}$$

$$f'(x) = \frac{-2}{\sqrt{4b^2 - x^2}} + \frac{\frac{x}{b^2}}{\frac{2b^2}{\sqrt{4b^2 x^2 - x^4}}}$$

$$f'(x) = \frac{-2}{\sqrt{4b^2 - x^2}} + \frac{\frac{x}{b^2} \cdot \frac{2b^2}{1}}{\sqrt{x^2(4b^2 - x^2)}}$$

$$f'(x) = \frac{-2}{\sqrt{4b^2 - x^2}} + \frac{\frac{x}{b^2} \cdot \frac{2b^2}{1}}{x\sqrt{4b^2 - x^2}}$$

$$f'(x) = \frac{-2}{\sqrt{4b^2 - x^2}} + \frac{2}{\sqrt{4b^2 - x^2}} = 0$$

entonces f es constante y

$$f(0) = \pi \quad \text{y} \quad f(b) = 2 \arccos\left(\frac{b}{2b}\right) + \arccos\left(\frac{2b^2 - b^2}{2b^2}\right)$$

$$f(b) = 2 \arccos\left(\frac{1}{2}\right) + \arccos\left(\frac{1}{2}\right)$$

$$f(b) = 3 \arccos\left(\frac{1}{2}\right) = \pi$$

de esto resulta que

$$2 \arccos\left(\frac{x}{2b}\right) + \arccos\left(\frac{2b^2 - x^2}{2b^2}\right) = \pi \quad \text{es un identidad, es decir que}$$

$$2 \arccos\left(\frac{c}{2b}\right) + \arccos\left(\frac{2b^2 - c^2}{2b^2}\right) = \pi$$

lo que finalmente prueba que

$$\theta_1 + \theta_2 + \theta_3 = \pi$$

2. POLÍGONOS EN $\mathbb{Q}_p$

Después de hacer un estudio sobre los triángulos en $\mathbb{Q}_p$, nos preguntamos naturalmente sobre la forma y posibilidades de construcción de los polígonos regulares o n -ágonos con $n \geq 3$ en $\mathbb{Q}_p$.

En este capítulo desarrollaremos las propiedades para la cuales se da la posibilidad de construcción de polígonos en $\mathbb{Q}_p$

Definición 2. Un polígono regular de n lados es un conjunto de n puntos $a_1, a_2, \dots, a_n$ los cuales llamaremos vértices, tales que $|a_i - a_{i+1}|_p = |a_{i+1} - a_{i+2}|_p$ para todo i , $1 \leq i \leq n$, entendiéndose que $a_{n+1} = a_1$.

Para $p \geq 3$, podemos construir un polígono n -ágonos regular p -ádico para cualquier $n \geq 3$. Por Ejemplo, tomamos los puntos $0, 1, 2, 3, 4$ en orden y suponemos que $p = 3$. Entonces, como se muestra en la figura,

$$|0 - 1|_p = |1 - 2|_p = |2 - 3|_p = |3 - 4|_p = |4 - 0|_p = 1.$$

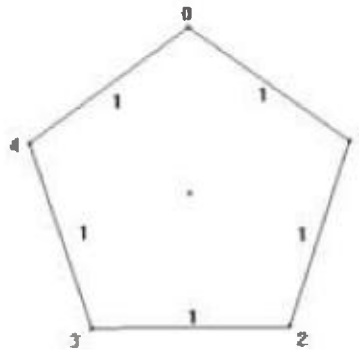


Fig. 3.

Esta construcción trabaja para cualquier n , salvo en el caso de que el punto $n-1$ es un múltiplo de p , haciendo $|a_n - a_1|_p > |a_1 - a_2|_p = 1$. En este caso el arreglo de los vértices es $0, 1, \dots, n-3, n-1, n-2$. Como $p \geq 3$ todos los lados son de longitudes 1, como lo apreciamos anteriormente.

Para $p=2$ esta condición funciona sólo la mitad de las veces. Ya sabemos que triángulos equiláteros no existen para $p=2$. Ahora probaremos que este resultado es parte de un comportamiento más general.

Teorema 4. En $\mathbb{Q}_2$ existen polígonos regulares de n lados si y sólo si es par.

Demostración. Sea $p=2$ y G un polígono regular 2-ádico de n lados con longitud 2^{-N} , donde $N \in \mathbb{Z}$ es un entero.

Sean $a_1, a_2, \dots, a_n$ en los vértices of G . Escribimos la expansión binaria de a_i , de la forma:

$$a_i = a_{i(x_i)} 2^{x_i} + a_{i(x_i+1)} 2^{x_i+1} + \dots$$

para $x_i \in \mathbb{Z}$. Por nuestra suposición $|a_i - a_{i+1}| = 2^{-N}$, para $1 \leq i \leq n$.

Así, el primer término en la expansión binaria de a_i , difiere de la expansión de a_{i+1} , en el N -ésimo término.

Posiblemente sus expansiones son las mismas para un número finito de términos, pero estos se cancelan cuando tomamos la diferencia $|a_i - a_{i+1}| = 2^{-N}$, pues los únicos coeficientes posibles de las potencias de 2 son 0 y 1.

Además a_{i+1} debe diferir de a_i , en el N -ésimo término, de otra forma

$$|a_i - a_{i+1}| < 2^{-N}$$

Así, $a_{im} = a_{jm}$ para todo i, j cuando $m < N$, y $a_{iN} \neq a_{(a_{i,2^k})N}$.

Si enumeramos los a_i , llamando a la suma de los primeros $N - 1$ términos A , vemos más claro el patrón. Supongamos que $a_{iN} = 1$.

$$a_i = A + 1 \cdot 2^{-N} + \dots$$

$$a_{i+1} = A + 0 \cdot 2^{-N} + \dots$$

$$a_{i+2} = A + 1 \cdot 2^{-N} + \dots$$

$$a_{i+3} = A + 0 \cdot 2^{-N} + \dots$$

$\vdots$

Así $a_{i+(n-1)} = A + 0 \cdot 2^{-N} + \dots$ si n es par. Pero si n es impar $< 2^N$

Donde $b \in \{0, 1\}$. Así G no sería un polígono regular p -ádico de n lados. Por lo tanto n tiene que ser par.

Recíprocamente, podemos construir 2 -ádico polígonos regulares de n lados para n par, usando los puntos $0, 1, 2, \dots, m - 1$, como se mostró previamente. Cuando $m - 1$ es impar,

$$d_2(0, m - 1) = |0 - m - 1|_p = 1, \text{ y todos los otros lados tienen longitud } 1.$$

Vemos que podemos usualmente construir polígonos regulares p -ádicos. Sin embargo, dada una colección arbitraria de k puntos en $\mathbb{Q}_p$ es posible que ningún subconjunto de esta colección formen un polígono regular p -ádico.

Ejemplo 21. Supongamos que están dados el conjunto de k puntos $S = \{1, 2, p + 2 + p^2 + 2, \dots, p^{k-2} + 2\}$

Entonces como

$\text{ord}(a - b) = \min\{\text{ord}(a), \text{ord}(b)\}$ para $\text{ord}(a) \neq \text{ord}(b)$, no es difícil verificar todos los posibles valores de los lados entre puntos de S .

Para $s \in S$, tenemos

$$|1 - s| = 1, s \neq 1$$

$$|p + 2 - s| = \frac{1}{p}, s \neq 1, p + 2$$

$$|p^2 + 2 - s| = \frac{1}{p^2}, s \neq 1, p + 2, p^2 + 2$$

$\vdots$

$$|p^{k-2} + 2 - 2| = \frac{1}{p^{k-2}}.$$

Así, no existen polígonos regulares p -ádicos con $\mathbf{1}$ como uno de sus vértices pues ningún par de vértices distintos de $\mathbf{1}$ tienen un lado de igual longitud a los lados que contienen a $\mathbf{1}$ como vértice.

Podemos argumentar similarmente para todos los otros vértices. Por lo tanto no existen polígonos regulares p -ádicos formados por subconjuntos de S . Esto es ilustrado para $p = 2$ y $k = 5$, en la siguiente figura.

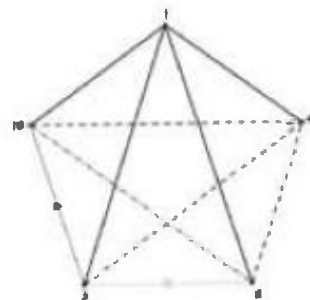


Fig. 4.

Clave	
	$\mathbf{1}$
	$\frac{1}{2}$
	$\frac{1}{4}$
	$\frac{1}{8}$

CONCLUSIONES

Para sintetizar algunos de los resultados sobresalientes de este trabajo, presentamos a continuación nuestras conclusiones:

En la considerando de algunas propiedades métricas de $\mathbb{Q}_p$ notamos que estas contratan con nuestra intuición de la distancia, en particular:

- (1) En $\mathbb{Q}_p$ todos los triángulos son isósceles.
- (2) No existen triángulos equiláteros bajo la métrica 2-ádica.
- (3) No existen triángulos rectángulos en $\mathbb{Q}_p$
- (4) En $\mathbb{Q}_2$ existen polígonos regular de n lados si y sólo si n es par.

REFERENCIAS

Baker, A. 1986. Breve Introducción a la Teoría de Números. Alianza Ed., Madrid.

- Batista, J. R. 1984. Field Extensions and Galois Theory. Addison – Wesley P.C. California.
- Borevich, Z.I. 1967. Number Theory. Academic Press, New York. Shafarevich, I.R.
- Cohn, H. 1962. Advanced Number Theory Dover. Springer, New York.
- Cohn, H. 1978. A Classical Invitation to Algebraic Numbers and Class Fields. Springer, New York.
- Edwards, H. M. 1977. Fermat's Last Theorem. Springer, New York.
- Gouvea, F. 2003. p -adic Numbers: an Introduction. 3rd Edition. Springer: New York.
- Hua, L. K. 1982. Introduction to Number Theory. Springer, Berlin.
- Hungerford, T.W. 1974. Algebra. Springer, New York.
- J. W. S. 1986. Cassels Local Fields. Cambridge University Press.
- Lay, Steven R. 2001. Analysis with an Introduction to proof. 3rd Edition. Prentice Hall: Upper Saddle River, New Jersey.
- N. Koblitz. 1980. p -adic Analysis: A Short Course on Recent Work. Cambridge University press.
- Neal Koblitz, p -adic Numbers, p -adic Analysis and Zeta-Functions. Second Edition. Springer-Verlag. New York Berlin Heidelberg – Tokyo.
- Rudin, W. 1976. Principles of Mathematical Analysis, 3rd Edition. McGraw-Hill: New York.
- W. Schikhof. 1984. Ultrametric Calculus. Cambridge University Press.

Recibido mayo de 2009, aceptado diciembre de 2009.



**ANÁLISIS PRELIMINAR DEL SERVICIO DEL TRANSPORTE
PÚBLICO DE EL CORREGIMIENTO DE ANCON**
Área revertida (2005 – 2007)

Iveth Martínez¹ y Mihaela Stegaru²

¹Universidad de Panamá. Departamento de Matemática. E-mail: profiveth24@yahoo.es

²Universidad Latina de Panamá. E-mail: mstegaru@cableconda.net

RESUMEN

El estudio se centró en siete de las rutas más utilizadas del Corregimiento de Ancón, que estuvo la administración del gobierno de los Estados Unidos hasta el año 1979. Bajo administración panameña, estas áreas se convirtieron en una alternativa para el desarrollo y extensión de la ciudad de Panamá, lo que ha ocasionado constantes movilizaciones de personas, de distintos estratos sociales, que laboran, hacen uso de las instalaciones o realizan tramitaciones, produciendo toda una faena trasladarse hacia dentro y fuera de los distintos puntos. Paralelamente el transporte colectivo ha sufrido cambios considerables en el servicio debido al gran volumen de usuarios, la ampliación de vías, la introducción de nuevas rutas entre las existentes con la misma logística y sin renovación completa de los equipos. El estudio se dividió en dos fases, para una mejor comprensión del problema. En la primera fase se ejecutó toda la actividad necesaria para familiarizarse con la logística del servicio del transporte y obtener datos precisos de esto. Un aspecto importante fue encontrar la representación del comportamiento de los usuarios y el servicio a los mismos, por medio de funciones de distribuciones de probabilidad, así como especificar el modelo de cola asociado al sistema, cuyos componentes puedan arrojar resultados significativos para la solución.

PALABRAS CLAVES

Colas, Transporte colectivo, Distribuciones de Probabilidad, Usuarios, Modelo Matemático.

ABSTRACT

This study focused on seven of the most used bus line of the public transport in (Corregimiento) Ancon, which was administrated by the United States government until 1979. Under Panamanian administration, these areas have become an alternative for the development and expansion of Panama City, it has led to constant movements of persons from different social strata, who work, make use of the facilities or carry out procedures. Alongside the public transportation has undergone substantial change in service due to the large volume of users, expansion of roads, introduction of new routes between the existing logistics and the complete renovation of the equipment. The study was divided in two phases, for a better understanding of the problem. During the first phase, were implemented all the necessary activities to become familiar with the logistic of transportation service in order to get accurate data, which could help us to extract information and to identify variables which can be use for a complete analysis of the problem. In the second phase was making a representation of the user's behavior through probabilistic model and specify the queue model associated to the system. This could give us bases to propose a solution.

KEYWORDS

Queue model, statistical distributions, transport flow, research.

INTRODUCCIÓN

Con el propósito manejar la información que nos proporcione una estructura de lo que podría ser un modelo que permite el estudio y problema del transporte colectivo, en el área bajo estudio, la investigación se dividió en dos fases. La primera fase, culminada, se fundamentó en la aplicación de encuesta a usuarios, entrevistas a los transportistas y administradores, la observación directa e indirecta del estado de la situación como: el flujo de usuarios y transporte público, las actividades relacionadas con el servicio de transporte, ubicación y estados de las paradas así como el tiempo de recorrido de las distintas rutas. Todos los datos obtenidos, permiten determinar algunas de las variables (tiempo promedio de espera por los usuarios, tiempo promedio de llegada de los buses a las distintas paradas o centro de atención, número promedio de usuarios esperando en hora pico, entre otras), las que se utilizarán para el análisis del modelo esperado. Un aspecto importante, en esta etapa, es encontrar la representación del comportamiento de los usuarios y el servicio a los mismos, por medio de funciones de distribuciones de probabilidad así como especificar el modelo de cola asociado al sistema, cuyos componentes puedan arrojar resultados significativos para la solución de la atención de los usuarios.

la cantidad promedio adecuada de buses y la planificación de las horas servicio del transporte público, principalmente en las horas pico.

ENUNCIADO DEL PROBLEMA

La recopilación de datos sobre el usuario y el servicio del transporte se realizó directamente en las dos terminales, existentes en ese momento (la Cooperativa de Trabajo y Servicio de Autobuses del Corregimiento de Ancón S.A.C.A. y la Sociedad de Transporte del Corregimiento de Ancón SO.TRA.C.A.), que atienden las siete (7) rutas, objeto de estudio en horas pico (6:00 a.m. – 8:00 a.m.) en distintos días de la semana en las distintas rutas. Se realizó el recorrido en cada ruta con el propósito de delinear el flujo real del transporte colectivo y fijar las paradas.

Durante el estudio se pudo observar, en las terminales, la gran cantidad de usuarios esperando en filas para tomar un autobús. Además en rutas muy solicitadas la cantidad y calidad de buses no son, en este momento, las más adecuadas considerando que una cantidad considerable usuarios tenían que ir parados en la puerta o esperar mucho tiempo por otro bus. Mientras que en rutas poco solicitadas los usuarios tenían que esperar hasta una hora o más por la llegada del siguiente bus, provocando la saturación de usuarios en las otras rutas. A pesar de la buena organización de ambas piqueras no existe un acuerdo para la mejor distribución de las rutas existiendo, en algunas, competencias por los clientes y en otras la falta de una atención organizada. Esto y otros aspectos que se revisaron conduce a la pregunta que en general la comunidad se hace, ¿Cómo resolver el problema de la calidad del servicio de transporte?, ¿Existirá alguna herramienta científica que nos ayude a analizar la calidad del sistema existente? ¿Es posible, encontrar un modelo que refleje un sistema de transporte con una buena organización en las rutas, cantidad y calidad de buses necesarios para brindar el servicio, una planificación eficiente en los horarios de atención (recorrido de las rutas), paradas distribuidas estratégicamente y el mejoramiento de otros elementos que proporcione la confianza y seguridad en los usuarios?

En vista de esto se recopilaron datos que fueron analizados con apoyo de las herramientas de aplicación SPSS15.0 (Sax Software Corporation. 1995 – 2003, 2006), ARENA 7 y EXCEL de donde se extrajeron las estadísticas de usuarios así como las distribuciones de probabilidades que simulará la manera en que los buses entran al sistema para atender a los usuarios en ambas piqueras. Se determinaron, además, algunas variables como: el tiempo medio entre paradas, tiempo promedio de recorrido de las distintas, información la distancia del recorrido, entre otras, que podrían apoyar la construcción del modelo y proporcionarán una posible solución a un problema tan complejo como el dar a los usuarios un sistema de transporte público eficiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la movilización, en el área, es preciso que los usuarios se trasladen a las terminales de las empresas que prestan el servicio, las cuales cuentan aproximadamente con un total de treinta (30) buses para atender a más de cuatro mil (4,000) usuarios diariamente con un horario que inicia a las 4:00 a.m. con mayor afluencia hasta las 9:00 a.m. Esto origina, en el proceso, factores que trastornan el flujo normal, produciendo en horas picos problemas como: el crecimiento desmedido de los usuarios, el incremento de la frecuencia de los viajes en algunas rutas, capacidad y condiciones de la flota y baja frecuencia en el recorrido en algunas rutas. Como se observa en la figura 1, el problema en general involucra distintos componentes que se interrelacionan así si se baja el impacto negativo sobre el usuario se mejora el problema de oferta y la oferta en infraestructura.

Tomando en cuenta a los usuarios, se analizó la opinión sobre el costo, frecuencia de uso, otras alternativas de movilidad, estados de los buses y las paradas y de manera general del servicio de transporte público, de donde se dedujeron estadísticas (Johnson, R. & P. Kuby. 1999, Levin, R. I. & D. S. Rubin. 2004, Montgomery, D.C. & G. C. Runger. 1998) y cálculos para adquirir información como el tiempo promedio de llegar a su destino y otros que se muestran en el Cuadro 1.



Fig. 1.

Cuadro 1. Opinión de los usuarios sobre el servicio del transporte público.

	Resultado	usuarios	Moda
Promedio de tiempo que demora en llegar a parada.	17.8 min	375	10 min
Promedio del gasto aproximado para llegar a la parada.	B/. 0.59	365	0
Promedio del tiempo de recorrido hasta su destino.	26.44 min	272	30 min
Promedio del tiempo para llegar al destino.	21.48 min	348	5 min

En el cuadro 2 se explica, con base en base a los datos obtenidos, la tasa de llegada de los usuarios en hora pico y en hora normal en las distintas rutas y de la misma manera se evaluaron estadísticas de los tiempos de llegadas y entre llegadas del servicio del transporte que se

utilizaron para valorar las distribuciones de probabilidad cuyos resultados se exponen en el cuadro 3 (Kelton *et al.*, 2004). De este cuadro podemos destacar que una distribución **Lognormal** tiene como parámetros la media y la desviación estándar, es útil para analizar la confiabilidad de sistemas, así como la teoría de errores de medida. En particular el tiempo de llegada y el tiempo entre llegadas de buses se ajustan a esta distribución debido a los posibles errores en el tratamiento de los datos.

La distribución **Gamma** mide el tiempo transcurrido hasta obtener n ocurrencias del evento, presenta como propiedad interesante la “falta de memoria” por esta razón, es muy utilizada en la teoría de fiabilidad y fenómenos de espera. Se refiere a cuánto tiempo transcurre entre la llegada de los buses.

La distribución **Erlang** es la distribución del tiempo transcurrido entre las ocurrencias i e $i + 1$ en un proceso de Poisson cuya media es β . Inicialmente esta distribución se utilizó para representar ciertos tipos de datos de tráfico telefónico y se relaciona con la distribución exponencial.

La distribución **Beta** se utiliza para modelar variaciones en la proporción que ocurre en muestras diferentes y como ajuste a distribuciones empíricas con $\alpha = x$ y $\beta = x - n - 1$, es decir la proporción de servicio en el intervalo de tiempo considerado.

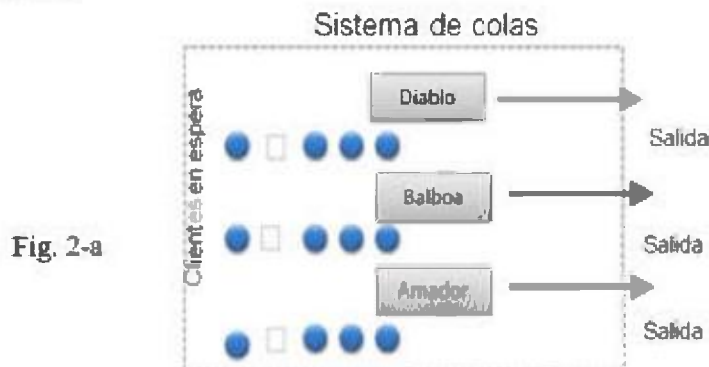
Cuadro 2. Estadística descriptiva por empresas, rutas y usuarios.

EMPRESA	RUTA	Llegada usuarios / minuto		Promedio atendidos / hora	Promedio espera / hora
		Hora pico	Hora normal		
SACA	1	12.54861111	3.17	332.75	175.75
	2	6.749646998	1.50	251.00	154.5
	3	1.520547945	1.00	60.00	0.5
	4	0.847222222	0.50	45.00	1.5
SOTRACA	5	5.216666667	2.3	13.8	6.87
	6	5.01754386	0.72	35.86	5
	7	8.709090909	1.3	44.67	8.56

Cuadro 3. Tipo de distribución de probabilidad por rutas.

EMPRESA	RUTA	DISTRIBUCIÓN	
		TIEMPO DE LLEGADA	TIEMPO ENTRE LLEGADA
SACA	1	$0.25 + \text{LOGN}(0.0929, 0.0658)$	$-0.001 + \text{ERLA}(0.00322, 3)$
	2	$0.24 + \text{LOGN}(0.068, 0.0367)$	$-0.001 + \text{GAMM}(0.00637, 2.19)$
	3	$0.23 + 0.37 * \text{BETA}(1.12, 1.18)$	$-0.001 + \text{LOGN}(0.0252, 0.16)$
	4	$.26 + 0.25 * \text{BETA}(1.27, 1.07)$	$-0.001 + \text{LOGN}(0.014, 0.0632)$
SOTRACA	5	$.28 + 0.04 * \text{BETA}(1.53, 1.68)$	$\text{NORM}(0.00248, 0.00165)$
	6	$0.29 + 0.05 * \text{BETA}(0.913, 0.983)$	$\text{NORM}(0.00498, 0.00282)$
	7	$0.29 + \text{ERLA}(0.00791, 3)$	$-0.001 + 0.013 * \text{BETA}(1.15, 1.71)$

Analizando las características de un sistema de colas y en particular el caso en estudio, donde los clientes esperan ser atendidos dependiendo de la ruta por un bus como se observa la figura 2-a y 2-b, se puede asociar de manera general que el modelo es de tipo DG/DG/c (Taha, H. A. 2004), lo que significa que las llegadas y las salidas del sistema con varios servidores no tienen una distribución de Poisson. En este caso es apropiado utilizar la simulación para análisis del sistema. Otro aspecto a considerar es el hecho de que en muchas ocasiones la llegada de los clientes es desde fuera de la red (en el caso de las terminales) y salida de los clientes es fuera de la red. Esto produce un sistema de colas abiertas.



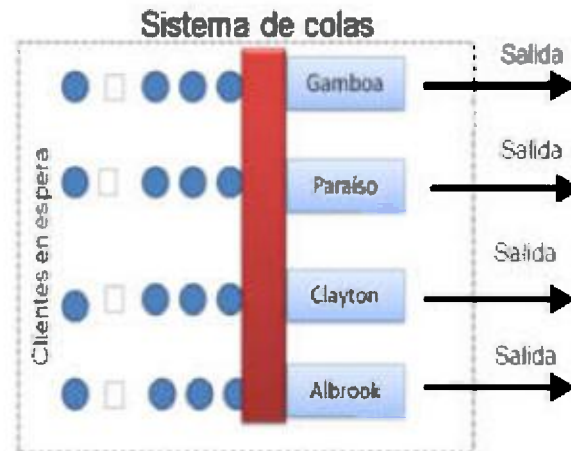


Fig. 2-b

Analizando de manera particular el comportamiento de una ruta, se podría aplicar un modelo de tipo DG/DG/1 que podría ser más preciso que el de varios servidores

<http://www.revmed.unal.edu.co/revistafm/v52n1/v52n1ic1.htm>

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Al finalizar la primera etapa del estudio es importante establecer la(s) herramienta(s) científicas que apoyaría a la construcción de uno varios o modelos. Al realizar un estudio sobre el sistema de transporte público, se revisan todos elementos, internos y externos, que podría afectar el funcionamiento en: las piqueras, la red flujo entre las rutas desde y hacia las piqueras, en las distintas paradas consideradas como entes individuales y de las rutas alternas que alimentan la red.

En este sentido, el área de la matemática que se ajusta para abordar este tipo de problemática y sus complejidades es la Investigación de Operaciones. Se puede aplicar la simulación que es importante para la toma de decisiones como un método que permite experimentar sobre un modelo representativo de un sistema real, en este caso el modelo de servicio de transporte colectivo del Corregimiento de Ancón (Mathur, K. & D. Solow, 1996). En donde se observan los cambios que se experimentan sobre un sistema real sin producir trastornos económicos y sociales.

Como se observó el tomar las características de las piqueras (áreas de trasbordo), conduce al estudio del comportamiento de las colas tanto de los usuarios como del transporte que brinda el servicio conduciendo a la Teoría de Colas.

La información obtenida en esta fase como: las condiciones iniciales, los datos determinísticos y probabilísticos resultantes del estudio, costo de operación de los buses, costo del tiempo de viaje, costo de traslado desde el origen hacia el destino, frecuencia de buses dañados en un período específico, la velocidad promedio en el tiempo y la velocidad media en el espacio, el flujo horario y la densidad de vehículos que transita en un punto de la carretera, análisis de la densidad y la velocidad, costo de accidentes de tránsito, nivel de servicio en la carretera, flujo de saturación de los carriles (Garber, N. J. & L. A. Hoel 2005), entre otras ayudaran a obtener un modelo robusto, de utilidad para el área en estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Secretaria Nacional de Ciencia y Tecnologia (SENACYT) por el auspicio parcial y orientación para el desarrollo y terminación de la primera fase del estudio. A los administradores y trabajadores de las piqueras de SO.TRA. C.A. y la antigua S.A.C.A. (plazo 5 de mayo) por la atención, colaboración y autorización para la recolección de datos en el área.

REFERENCIAS

Garber, N. J. & L. A. Hoel. 2005. Ingeniería de Tránsito y Carreteras; Tercera Edición; Editorial Thomson. Páginas 13-27; 509-540.

Johnson, R. & P. Kuby. 1999. Estadística Elemental – Lo Esencial; Segunda Edición; International Thomson Editores; 1999.

Kelton, D. W., R. Sadowsky & D.T. Sturrock. 2004. Simulation with Arena. International Edition, Tercera Edición; Editorial McGraw Hill. Páginas 495 – 524; 617-634.

Levin, R. I. & D. S. Rubin. 2004. Estadística para Administración y Economía – Incluye CD – ROM. Séptima edición; Editorial Pearson - Prentice Hall. Páginas 235 – 261; 319 – 347.

Mathur, K. & D. Solow. 1996. Investigación de Operaciones El Arte de la Toma de Decisiones. Primera Edición en Español; Editorial Pearson Prentice Hall. Páginas 710 – 744; 762 – 793.

Montgomery, D.C. & G. C. Runger. 1998. Probabilidad y Estadística aplicadas a la Ingeniería. Primera Edición; Editorial McGraw Hill.

Navini, W. 2006 Estadística para Ingenieros y Científicos. Primera edición; Editorial McGraw – Hill. Páginas 192 – 281.

Prawda, J. 1991. Métodos y Modelos de Investigación de Operaciones. Sexta edición Vol. 2 Modelos estocásticos; Editorial Limusa. Páginas 243 - 282

Sax Software Corporation. 1995 – 2003, 2006. Guía Breve De SPSS 15.0 de Polar Engineering and Consulting.

Taha, H. A. 2004. Investigación de Operaciones. Séptima Edición; Editorial Pearson Prentice Hall; 2004. Páginas 579 - 627

Mesografía

<http://www.revmed.unal.edu.co/revistafm/v52n1/v52n1ic1.htm>

Recibido abril de 2009, aceptado marzo de 2010.



¿CÓMO UNA ESPECIE EXÓTICA SE CONVIERTE EN INVASORA?

Julio E. Pérez¹, Juan A. Gómez², Carmen Alfonsi¹, Mauro Nirchio³, Carlos Muñoz⁴

¹Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
E-mail: jeperezr@yahoo.com, calfonsi@hotmail.com

²Departamento de Biología Marina y Limnología, Universidad de Panamá, Panamá.
E-mail: juanay@hotmail.com

³Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Universidad de Oriente, Isla de Margarita, Venezuela. e-mail: mnirchio@cantv.net

⁴Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.
E-mail: carlos.munoz@unap.cl

RESUMEN

Se analizan los posibles mecanismos que permiten a una especie exótica convertirse en invasora: aumento de la variación genética, disminución de los enemigos naturales, regulación biótica, purga, mutaciones adaptativas, cambios epigenéticos. Se hace un especial énfasis a estos últimos cambios, para explicar el éxito de algunas especies exóticas.

PALABRAS CLAVES

Purga, mutaciones adaptativas, hibridación, variación, regulación biótica, cambios epigenéticos, bioinvasión.

ABSTRACT

Possible mechanisms that allow some exotic species to become invasive are analyzed: increase genetic variation, the enemy release, biotic regulation, purge, adaptive mutations, epigenetic changes. A key role is given to these changes to explain the success of alien species.

KEYWORDS

Purge, adaptive mutations, hybridization, variation, biotic regulation, epigenetic changes, bioinvasion.

INTRODUCCIÓN

La llegada a un nuevo ambiente y la posible invasión posterior de organismos exóticos puede ser el resultado de introducciones (con intervención humana) deliberadas o accidentales o por expansiones de ámbito (mediante fenómenos naturales). Las especies exóticas que llegan a establecerse y tienen la capacidad de invadir grandes áreas, son llamadas especies invasoras y se consideran como una de las principales causas de la disminución de la diversidad, provocando efectos dañinos para las poblaciones nativas entre los que se pueden mencionar alteraciones tróficas, deterioro del pool genético y la transmisión de enfermedades.

Existen características propias de algunos organismos exóticos que se considera favorecen las invasiones, entre ellas: reproducción vegetativa, alimentación omnívora, crecimiento rápido, cuidado parental de las crías, madurez sexual temprana, hábitos generalistas. A lo anterior se suma el que la introducción de especies ocurra en grandes números de individuos, semillas o cigotos y que la introducción se repita, desde diferentes poblaciones. Otro elemento clave para el éxito de un exótico es la disponibilidad de recursos que pueda utilizar en el nuevo ambiente y la presencia o ausencia de sus enemigos naturales (Pérez *et al.*, 2006a).

En general se acepta que la evolución requiere de variación genética para que ocurra y que la pérdida de ésta, debido al bajo número de exóticos en cada introducción, reduce el potencial adaptativo de las poblaciones pequeñas para evolucionar ante nuevas condiciones ambientales (Pérez *et al.*, 2006 a, b) (Fig. 1). Spielman *et al.*, (2004), compararon la heterocigosidad promedio de 170 taxa amenazados de extinción, con taxa relacionadas no amenazados, encontrando que en un 77% de las comparaciones la heterocigosidad fue menor en los taxa amenazados.

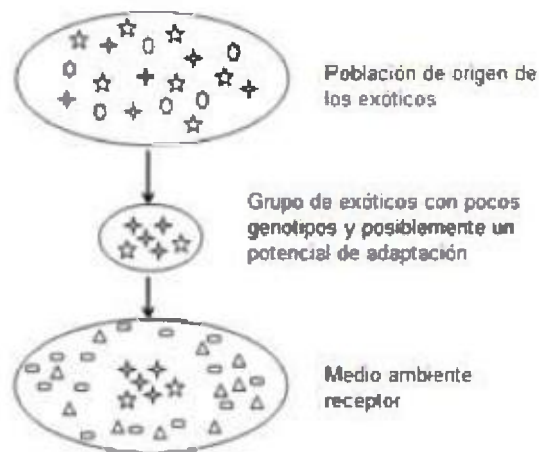


Fig. 1. Esquema de la introducción de un grupo de exóticos portadores de una baja variación genética. Los símbolos (☆ ☆ +) indican la variación genética de la población de origen de los exóticos y los símbolos △ □ representan otras especies posiblemente presentes en el ambiente receptor.

Por otra parte algunos experimentos de campo, muestran evidencias de reducción en la adaptabilidad debido a la consanguinidad. Por ejemplo en la mariposa “Glanville fritillary”, *Melitaea cinxia*, Saccheri *et al.*, (1998) encontraron relación entre la consanguinidad (que reduce la variación genética) y la extinción de poblaciones naturales.

Las especies exóticas invasoras han aumentado su frecuencia a nivel mundial causando serios daños biológicos y económicos (Pimentel *et. al.*, 2000; Ricciardi & Atkinson, 2004; Scalera, 2009). Al mismo tiempo, ofrecen excelentes oportunidades para el estudio de cambios evolutivos rápidos, no solamente de las propias especies exóticas, sino también de las comunidades que ellas colonizan. Pero ¿Como algunas especies exóticas, evolucionan rápidamente y se convierten en invasivas, si su variación genética es baja? ¿Por qué algunas especies introducidas se establecen e invaden nuevos territorios mientras que otras fracasan en establecerse o permanecen como pequeñas poblaciones aisladas?

Una posible respuesta es la limitación de la evolvabilidad, la habilidad de adaptación de una población, en respuesta al estrés inducido ambientalmente, como una función del grado de canalización o plasticidad de caracteres ecológicamente importante. La evolvabilidad dependerá de la arquitectura genética de los rasgos subyacentes. Por arquitectura genética, entendemos la naturaleza y el número de genes, su modelo de regulación, y su dominancia, epistasia e interacciones pleiotrópicas que influyen una determinada adaptación (Gilchrist & Lee, 2007).

Como lo han indicado Prentis *et al.*, (2008) el comprender las bases genéticas de los caracteres que están envueltos en la adaptación rápida a condiciones ambientales nuevas, es un objetivo muy importante en la biología de las invasiones.

Impedimentos que han retardado la comprensión de las bioinvasiones.

En los estudios sobre las bioinvasiones, existen varios impedimentos que han retrasado estas investigaciones, entre ellos:

1.- El empleo de marcas proteínicas y de ADN para medir la variación genética en las poblaciones invasoras, ya que existe una ausencia de marcadores moleculares eficientes para medir la variación hereditaria en rasgos o caracteres adaptativos (McKay & Latta, 2002). Se requiere más investigación para establecer las bases genéticas de los caracteres relacionados con el establecimiento y la invasión de especies exóticas, caracteres con control poligénico muy influenciados por el ambiente.

2.- La visión reduccionista al analizar la adaptación y la selección en función de uno o unos pocos loci, sin tener en cuenta que en la Biología de Poblaciones los genes tienen sentido solamente en el contexto de los organismos.

3.- El Dogma Central de la Biología, que establece que la secuencia de bases del ADN es transcrita en ARN y esta es traducida a secuencias específicas de aminoácidos. De acuerdo al dogma, la información fluye en una sola dirección, lo que sugiere que las influencias ambientales no afectan los genes. Sin embargo existen numerosas investigaciones que demuestran lo contrario.

¿Por qué algunas especies introducidas se convierten en invasores exitosos.

Se proponen diferentes tipos de mecanismos que explicarían no solamente el aumento de la variación, sino también la capacidad de adaptación a nuevos ambientes, en los organismos exóticos introducidos.

a) Aumento de la variación. Aún cuando un aumento o una disminución en la adaptabilidad en una población, depende principalmente de los efectos de las mutaciones, existen otros mecanismos que permitirían a los organismos introducidos no solamente aumentar su variación (Fig. 2), sino también adaptarse a los nuevos ambientes (Pérez *et al.*, 2008):

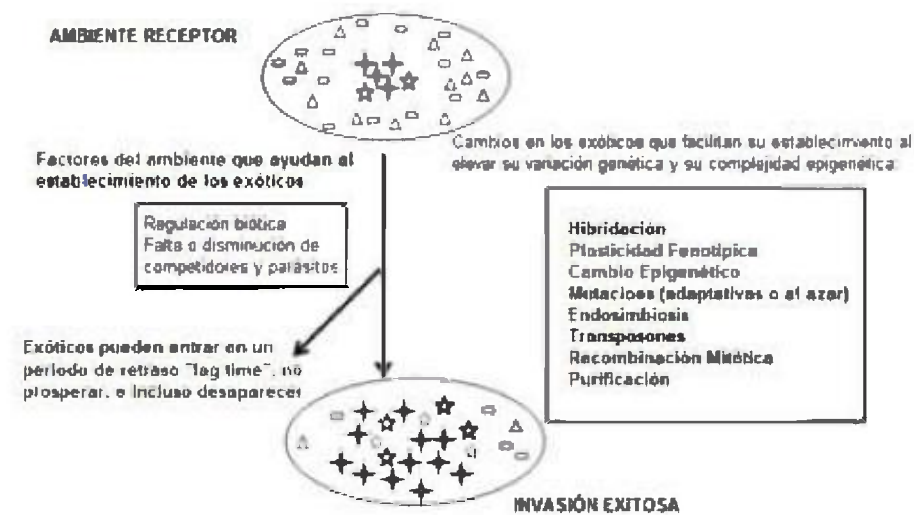


Fig. 2. Esquemas de los factores genéticos, epigenéticos y ambientales que determinan el resultado de un proceso de introducción de organismos exóticos. El símbolo $\triangle$ representa la nueva variación.

Hibridación. A diferencia de las mutaciones, la hibridación incrementa la variación en cientos o miles de genes, en una sola generación. Se trata de un mecanismo para adaptaciones rápidas y mayores. Duplicación de genes y genomas, aún cuando, en general, no aumentan la variación genética de manera directa, permite la posibilidad de incrementarla sin la restricción de la selección natural. Por otra parte la alotetraploidía permite un aumento en gran escala de la variación. Cambios epigenéticos y plasticidad fenotípica, cambios adaptativos inducidos por variaciones del ambiente y que pueden en algunos casos, confundirse. Mutaciones adaptativas, un conjunto de procesos en los cuales las células responden a ambientes limitantes del crecimiento, produciendo mutantes compensatorios que crecen bien, aparentemente violando principios fundamentales de la evolución. Endosimbiosis, comprende la fusión de genomas completos de dos organismos y que se superpone con la transferencia horizontal de genes, la introducción de genes o partes de genes. Transposones, pequeños paquetes de ADN que pueden empalmarse en otras secuencias y suministrar oportunidades fortuitas para innovaciones evolutivas. Mutaciones somáticas y recombinación mitótica, una importante fuente de variación en especies que se reproducen principalmente asexualmente por fragmentación. Pequeños reguladores de ARN, MicroRNAs, siRNAs, and piRNA que pueden ejercer regulación a nivel de transcripción afectando ya sea la estructura de la cromatina (regulación epigenética) o, post-transcripción, estabilidad del ARNm o de la traducción.

Es de gran importancia señalar la proposición de Huang (2009) sobre la posible relación inversa, que existiría entre variación genética y complejidad epigenética. Los organismos multicelulares diferenciados en tejidos y células son epigenéticamente complejos y pueden tolerar menor variación genética (mutaciones de la línea germinal), mientras que los organismos unicelulares, siendo epigenéticamente simples pueden tolerar más. Por lo tanto cada nivel de complejidad alcanzará su máximo nivel de variación genética.

b) El escape de los enemigos naturales contribuye al éxito de las invasiones. La llamada “hipótesis de escape” sostiene que el trasplante de una especie desde su ambiente nativo la separa de sus enemigos naturales, tales como patógenos del suelo (Mitchell & Powers, 2003) o parásitos (Prenter *et al.*, 2004). Callaway *et al.*, (2004)

demonstraron que los microbios del suelo presentes en el área de distribución natural de la centaurea moteada (*Centaurea maculosa*) en Europa, le causan una inhibición más fuerte al crecimiento de la centaurea que ha invadido regiones de América del Norte, que los microbios del suelo de las regiones invadidas.

Con relación a los parásitos, Prenter *et al.*, (2004) dieron un soporte empírico, confirmando que las poblaciones invasoras están infectadas con menos parásitos que las poblaciones nativas, y que puede ocurrir la transmisión de parásitos desde las invasoras a las nativas, aumentando el éxito de las invasoras.

Invasores altamente exitosos probablemente explotan múltiples factores para su ventaja. Por ejemplo, Bachelet *et al.*, (2004) encontraron que la invasión exitosa del gasterópodo nassarido *Cyclope neritae* en la costa atlántica francesa se explica por una invasión recurrente, habilidad competitiva y pérdida de una pesada carga parasitaria.

c) Otra explicación a la invasión exitosa de algunas especies es ofrecida por el llamado concepto de regulación biótica (Gorshkov *et al.*, 2004), según el cual las especies de una comunidad han evolucionado colectivamente y poseen algunas restricciones de funcionamiento, que sirven para estabilizar la comunidad como un todo. Las especies invasoras no poseen esta información acerca de las restricciones ecológicas (Makarieva *et al.*, 2004). Los organismos exóticos pueden ser fuente de perturbación al actuar de una manera descontrolada con otros organismos, impidiéndole a la comunidad controlar eficientemente las condiciones ambientales. Si este efecto es suficientemente fuerte, el ambiente local de esta comunidad comenzará a deteriorarse. Tan pronto como el grado de deterioro llega a ser significativo, todos los habitantes de la comunidad perderán competitividad y las especies exóticas encontrarán al menos, las mismas condiciones de las otras especies.

d) Purga o purificación. A menudo la descendencia producida por el cruce de parientes cercanos es menos apta que la progenie del cruce de

individuos no emparentados (efecto llamado depresión consanguínea). Esta situación es común en las bioinvasiones debido al generalmente bajo número de exóticos introducidos. La pérdida de adaptabilidad ha sido explicada por el aumento de la probabilidad de la expresión de alelos recesivos deletéreos en la descendencia consanguínea (el modelo de “dominancia parcial”). Si la mayor parte de la depresión consanguínea se debe a alelos recesivos deletéreos, es posible que la severidad de la depresión pueda disminuir, si la selección elimina estos alelos de la población durante la consanguinidad (Swindell & Bouzat, 2006).

La purificación es una importante fuerza que afecta la evolución y la viabilidad de las poblaciones pequeñas. Sin embargo, existen numerosos hechos desconocidos en relación a las bases genéticas de la depresión consanguínea, de los efectos al azar asociados con los cuellos de botellas, y la variación en la eficiencia de la purificación en ambientes diferentes. En resumen, y aún cuando este proceso parece ser importante en poblaciones pequeñas, la literatura contiene una diversidad de respuestas ante la purificación, de manera que sus consecuencias, parecen impredecibles (Leberg & Firmin, 2008).

e) Presión del propágulo, que incluye tanto el número de individuos introducidos como el número de introducciones, en ocasiones de diferentes fuentes, producirá especies invasoras que no son genéticamente pobres (Frankham, 2005). Incluso en ocasiones, debido a la hibridación entre individuos de poblaciones nativas divergentes, las poblaciones introducidas tendrán una mayor variación genética que las poblaciones nativas de la misma especie (Kolbe *et al.*, 2004). Sin embargo, esto no explica los numerosos casos de invasiones donde ocurrieron inoculaciones simples y exitosas, como son los casos en Venezuela, de la tilapia, *Oreochromis mossambicus*; del alga marina *Kappaphycus alvarezii*; y del anfibio *Rana catesbiana*; en los Andes venezolanos (Pérez *et al.*, 2006b). Además es importante mencionar al pez sargento (*Cichla ocellaris*) depredador originario de América del Sur (Cuencas del Amazona y del Orinoco), introducido en el año 1967 en el Lago Gatún, en Panamá. A medida que la especie se diseminó, se produjo una dramática reducción de casi todos los consumidores secundarios (Zaret & Paine, 1973).

f) Las llamadas mutaciones adaptativas, constituyen otra posible explicación al éxito de algunas especies introducidas. El término mutaciones adaptativas se refiere a un conjunto de procesos en los cuales las células responden a ambientes con recursos limitados, produciendo mutantes compensatorios del crecimiento, violando, aparentemente principios fundamentales de la genética y la evolución (Hastings *et al.*, 2004). En general, este tipo de mutaciones parecen ser inducidas por el estrés (Rosenberg & Hastings, 2004). Aceptar incluso la posibilidad que no todas las mutaciones ocurren al azar ha sido una herejía para la mayoría de los biólogos. Los trabajos de Cairns & Foster (1991), y los publicados más recientemente por otros investigadores (Rosenberg, 2001; Bjedov *et al.*, 2003; Elena & Lenski, 2003; Rosenberg & Hastings, 2003, 2004; Hastings *et al.*, 2004) han aportado evidencia que demuestra que este tipo de mutaciones ocurren. Durante periodos de estrés nutricional, dentro de un cultivo bacteriano, es posible que algunas de las subpoblaciones incrementen su frecuencia de mutación por la supresión de sistemas de reparación del DNA y/o mecanismos que favorecen la acumulación de lesiones en el genoma (Pedraza-Reyes & Yasbin, 2004). De acuerdo con esta teoría, se ha demostrado que el sistema de reparación de bases erróneamente apareadas (MMR) se encuentra involucrado en la generación de mutantes adaptativos en *B. subtilis*, una bacteria que prolifera en el suelo (Pedraza-Reyes & Yasbin, 2004).

En eucariontes, Denver *et al.*, (2004) han sugerido que la respuesta al estrés celular provoca hipermutación en el gusano redondo *Caenorhabditis elegans*. Indudablemente una invasión es una situación estresante y refuerza la idea de que la evolución puede ser apresurada bajo estrés.

g) También debe tenerse en cuenta con especial consideración la posibilidad de cambios epigenéticos que permitirían a las especies introducidas establecerse en nuevos ambientes. Waddington (1953) acuñó el término epigenética, en contraste a genética, para referirse a los procesos mediante los cuales se presentan modificaciones heredadas de la función génica, que no se deben a cambios de la secuencia de las bases del ADN de los organismos. Las secuencias

permanecen inalteradas, solamente el ambiente mecánico, químico y factores bióticos, tales como la presencia de predadores afectan la expresión fenotípica (Kardong, 2003).

Los cambios epigenéticos y las bioinvasiones

Como lo han señalado Jablonka & Raz (2009), la adaptación puede ocurrir de manera rápida mediante la selección de variantes epigenéticas, sin ningún tipo de cambios genéticos. Como ocurre en los procesos en que se transfieren grupos metilos a bases nitrogenadas (C, previas y contiguas a G), condición reguladora del silenciamiento de los genes, lo que puede ocasionar alteraciones en la transcripción genética sin necesidad de que se produzca modificación en la secuencia de ADN. Esto tiene una particular importancia cuando las poblaciones son pequeñas y han perdido variación genética, como ocurre en las bioinvasiones. Las variantes epigenéticas surgen a menudo, cuando las condiciones ambientales cambian, de manera que varios individuos en la población puedan adquirir modificaciones similares, al mismo tiempo. Los mecanismos epigenéticos al parecer, permiten a un organismo responder al ambiente a través de cambios en la expresión génica (Jaenisch & Bird, 2003).

Veamos un ejemplo: Adam *et al.*, (2008) estudiaron la resistencia de *E. coli* ante tres diferentes antibióticos, entre ellos la ampicilina que actúa inhibiendo la síntesis de la pared celular. La frecuencia de supervivencia fue demasiado alta para suponer mutaciones espontáneas. Además se estudiaron posibles genes, cuya alteración de la expresión pudiera conferir supervivencia. El gen endógeno β -lactamasa que representa a un gen críptico, normalmente inactivo, pero que activo, es capaz de suministrar resistencia a la ampicilina. En contraste el gen glutamato decarboxilasa, se expresa normalmente pero cuando se sobreexpresa tiene la capacidad de aumentar la resistencia a la ampicilina (Adam *et al.*, 2008).

Bossdorf *et al.*, (2008) señalaron que existen numerosas evidencias que indican que los procesos epigenéticos constituyen un importante componente de la hibridación y poliploidización y por lo tanto, pueden jugar un papel clave en la especiación y en la biología de muchas especies invasoras. Los efectos epigenéticos desempeñan un importante papel en las hibridaciones. Los híbridos frecuentemente producen resultados complejos e impredecibles.

Grant-Downton & Dickinson (2005) han señalado que los híbridos aloploidos resultantes de cruces entre *Arabidopsis thaliana* y *A. arenosa* dieron origen a una especie alotetraploide estable y fértil, *A. suecica*. Los híbridos que actualmente se pueden producir al cruzar *A. thaliana* y *A. arenosa* muestran un amplio rango de fenotipos, no necesariamente intermedios entre los padres. Algunos de estos fenotipos, tales como la pigmentación fueron inestables en los híbridos, indicando cambios epigenéticos dinámicos.

Aseguran Jablonka & Raz, (2009) que en todos los casos investigados la aloploidia está acompañada de numerosos cambios epigenéticos, algunos de los cuales son heredados entre generaciones. El estrés genómico de la aloploidización y en menor grado de la autopoliploidización conducen a cambios epigenéticos y genéticos (Grant-Downton & Dickinson 2005, 2006).

Ho, (2009) ha propuesto una muy interesante aproximación al tema de las bioinvasiones. Señala esta autora que la estructura dinámica del sistema epigenético es la fuente de variación no al azar que dirige el cambio evolutivo ante nuevos desafíos ambientales. Estas novedades evolutivas son reforzadas (canalizadas) en las generaciones siguientes, mediante mecanismos citoplasmáticos / epigenéticos, independientemente de la selección natural. Cuando una población de organismos experimenta un nuevo ambiente, o adopta una nueva conducta, es visualizada la siguiente secuencia de acontecimientos:

a) En una población que experimenta un ambiente nuevo, surge una respuesta novedosa durante el desarrollo en una gran proporción, si no todos los organismos, debido a la dinámica intrínseca del sistema epigenético.

b) Esta respuesta es “canalizada” en sucesivas generaciones a través de mecanismos epigenéticos independientes de la selección natural y esto ha sido demostrado en experimentos de laboratorio.

c) Después de varias generaciones, la respuesta puede ser “genéticamente asimilada” en el sentido que puede surgir aún en ausencia del estímulo.

CONCLUSIONES

Existen varios factores que, al parecer, explican el éxito de algunas especies exóticas introducidas, al invadir nuevos ambientes:

La ausencia o menor número de enemigos naturales (patógenos del suelo y parásitos) ayuda a las invasiones.

La ruptura de la regulación biótica de las comunidades favorece la invasión de especies exóticas que no tienen la adaptación genética al nuevo ambiente.

La presión del propágulo ayuda a las invasiones.

La reducida variación provocada por el, en general, bajo número de organismos exóticos introducidos, se ve aumentada por diversos mecanismos, entre ellos la complejidad epigenética.

Si la severidad de la depresión consanguínea es elevada, ésta puede disminuir por la selección en contra de los alelos deletéreos (purificación).

Las mutaciones adaptativas plantean un factor posiblemente de gran importancia en las invasiones, ya que por una parte elevan la variación y por la otra ayudan a la adaptación de los invasores.

Los organismos introducidos podrían estar “preadaptados” epigenéticamente al nuevo ambiente si éste no es muy diferente a su ambiente nativo.

Grandes diferencias ambientales podrían impedir la invasión o determinar un retraso o “lag” de la invasión hasta que surjan mutaciones adaptativas u otros mecanismos que le permitan establecerse.

REFERENCIAS

Adam, M., B. Murali, N.O. Glen, & S.S. Potter. 2008. Epigenetic inheritance based evolution of antibiotic resistance in bacteria. *BMC Evol. Biol.* 8: 52.

Bachelet G., B. Simon-Bouhet, C. Desclaux, P. Garcia-Meunier, G. Mairesse, X. Montaudouin, H. Raigne, K. Randriabao, P.G. Saurian & F. Viard. 2004. Invasion of the eastern Bay of Biscay by the nassariid gastropod *Cyclope neritae*: Origin and effects on resident fauna. Mar. Ecol. Prog. Ser. 276: 147–159.

Bjedov, I., O. Tenaillon, B. Gerard, V. Souza, E. Denamur, M. Radma, F. Taddei & I. Matic. 2003. Stress-induced mutagenesis in bacteria. Science 300: 1382–1383.

Bossdorf, O., C.L. Richards & M. Pigliucci. 2008. Epigenetics for ecologists. Ecol. Lett. 11: 106–115.

Cairns, J., & P.L. Foster. 1991. Adaptive reversion of a frameshift mutation in *Escherichia coli*. Genetics 128: 695–701.

Callaway, R.M., G.C. Thelen, A. Rodriguez & W.E. Holben. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. Nature 427: 731–73.

Denver D.R., K. Morris, M. Lynch & W.K. Thomas. 2004. High mutation rate and predominance of insertions in the *Caenorhabditis elegans* nuclear genome. Nature 430: 679–682.

Elena, S.F., & R.E. Lenski. 2003. Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation. Nature Rev. Genet. 4: 457–469.

Frankham R. 2005. Resolving the genetic paradox in invasive species. Heredity 94: 385.

Gilchrist G.W., & C.M. Lee 2007. All stressed out and nowhere to go: does evolvability limit adaptation in invasive species? Genetica 129: 127–132.

Grant-Downton, R.T., & H.G. Dickinson. 2005. Epigenetics and its implications for plant biology. 1. The epigenetic network in plants. Ann. Bot. 96: 1143–1164.

Grant-Downton, R.T., & H.G. Dickinson. 2006. Epigenetics and its implications for plant biology. 2. The “epigenetic epiphany” 2. Epigenetics, evolution and beyond. *Ann. Bot.* 97: 11-27.

Hastings P.J., A. Slack, J.F. Petrosino & S.M. Rosenberg. 2004. Adaptive gene amplification and point mutation are independent mechanisms of genetic change: Evidence for various stress-inducible mutation mechanisms. *PloS Biology* 2(12),e399.

Huang, S. 2009. Inverse relationship between genetic diversity and epigenetic complexity. *Nature Precedings*: doi:10.1038/npre.2009.1751.2.

Gorshkov, V.G., A.M. Makarieva & V.V. Gorshkov. 2004. Revising the fundamentals of ecological knowledge: the biota-environment interaction. *Ecol. Complex.* 1: 17–36.

Ho, M-W. 2009. How development directs evolution, epigenetics and generative dynamics. *ISIS Lecture*. www.i-sis.org.uk.

Jablonka, E. & G. Raz. 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Quat. Rev. Biol.* 84(2): 131-176.

Jaenisch, R. & A. Bird. 2003. Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. *Nat. Genet.* 33: 245-254.

Kardoug KV. 2003. Epigenomis: the new science of functional and evolutionary morphology. *Anim. Biol.* 53: 225–243.

Kolbe, J.J., R.E. Glor, L. Rodriguez, A. Chamizo, A. Larson & J.B. Losos. 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431: 177-181.

Leberg, P.L. & B.D. Firmin. 2008. Role of inbreeding depression and purging in captive breeding and restoration programmes. *Mol. Ecol.* 17: 334-343.

- McKay, J.K. & R.G. Latta. 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL, and traits. *Trends Ecol. Evol.* 17: 285–291.
- Makarieva, A.M., V.G. Gorshkov, B.L. Li. 2004. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity-stability debate. *Ecol. Complex.* 1: 139–175.
- Mitchell, C.E. & A.G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625–627.
- Pedraza-Reyes, M. & R.E. Yasbin. 2004. Contribution of the mismatch DNA repair (MMR) system to the generation of Stationary-Phase-Induced Mutans of *Bacillus subtilis*. *J. Bacteriol.* 186: 6485–6491.
- Pérez, J.E., M. Nirchio, C. Alfonsi, & C. Muñoz. 2006a. Biological invasions. The genetic adaptation paradox. *Biol. Inv.* 8: 1115–1121.
- Pérez, J.E., C. Alfonsi, M. Nirchio, & J. Barrios. 2006b. The inbreeding paradox. *Interciencia* 31: 544–546.
- Pérez, J.E., C. Alfonsi, M. Nirchio & S. Salazar. 2008. Bioinvaders: The acquisition of new genetic variation. *Interciencia* 33: 935–940.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga & D. Morrison. 2000. Environmental and economic cost of nonindigenous species in the United States. *BioSciences* 50: 53–65.
- Prenter, J., C. MacNeil, J.T.A. Dick & A.M. Dunn. 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol. Evol.* 19: 385–390.
- Prentis, P.J., J.R.U. Wilson, E.F. Dormoult, D.M. Richardson, & A.J. Lowe. 2008. Adaptive evolution in invasive species. *Trends Plant Sci.* 13(6): 288–294.
- Ricciardi, A. & S.K. Atkinson. 2004. Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecol. Let.* 7: 781–78.

- Rosenberg, S.M. 2001. Evolving responsively: adaptive mutation. *Nature Rev. Genet.* 2: 504–515.
- Rosenberg, S.M. & P.J. Hastings. 2003. Modulating mutation rates in the wild. *Science* 300: 1382–1383.
- Rosenberg, S.M. & P.J. Hastings. 2004. Worning into genetic instability. *Nature* 430: 625–62.
- Saccheri, I.J., I.J. Wilson, R.A. Nichols, M.W. Bruford & P.M. Brakefield. 1999. Inbreeding of bottlenecked butterfly populations: estimation using the likelihood of changes in marker allele frequencies. *Genetics* 151: 1053–1063.
- Scalera, R. 2009. How much is Europe spending on invasive alien species? *Biol. Inv.* 12: 173–177.
- Spielman, D., B.W. Brook & R. Frankham. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *PNAS* 101: 15261–15264.
- Swindell, W.R., & J.L. Bouzat. 2006. Ancestral inbreeding reduces the magnitude of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 60: 762–767.
- Waddington, C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquire character. *Evolution* 7: 118–126.
- Zaret, T.M. & R.T. Paine. 1973. Species introduction in a Tropical Lake. *Science* 182: 449–455.

Recibido febrero de 2010, aceptado marzo de 2010.



LA DINÁMICA DEL BOSQUE DE MONTAÑA EN LA RESERVA FORESTAL DE FORTUNA, CHIRIQUÍ

James W. Dalling^{1,2}, Arturo Morris Valdés², Pedro Caballero Ruiz³, Kelly Andersen^{1,2}, y Benjamín Turner²

¹ Universidad de Illinois, Department of Plant Biology, 265 Morrill Hall, 505 S Goodwin Ave, Urbana, Illinois 61801, USA. E-mail: dalling@illinois.edu

² Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 0843-03092, Panamá

³ Universidad Autónoma de Chiriquí, David

RESUMEN

Existe la expectativa que los cambios climáticos tendrán un efecto negativo especialmente en los bosques de montaña, donde las especies están distribuidas a lo largo de gradientes ambientales restringido y estrechos. Sin embargo, aún no existen datos de referencia o básicos sobre la distribución, tasas de crecimiento y mortalidad de los árboles de montaña que puedan ser usados para determinar la influencia de los cambios climáticos. Durante los últimos seis años se ha establecido una red de seis parcelas de una hectárea a través de un gradiente de lluvia y fertilidad de suelos en las reservas de Fortuna y Palo Seco. En el 2008, terminó la primera repetición del censo de las parcelas para obtener medidas de crecimiento y mortalidad de los árboles. Al mismo tiempo, se completó la identificación de 376 especies de árboles y arbustos dentro de las parcelas. Un análisis preliminar de los datos de la repetición del censo indica que las comunidades de árboles están fuertemente afectadas por las variables ambientales. Además del monitoreo de crecimiento y mortalidad, también se iniciaron mediciones de los componentes de hojarasca (hojas, flores, frutos, corteza, ramas) en cada parcela, y se completaron medidas sobre la disponibilidad de nutrientes y contenido de carbono en el suelo. El presente proyecto representa un consorcio modelo entre la investigación y la educación en el oeste de Panamá. A través del proyecto han participado 12 estudiantes de licenciatura de universidades en Panamá y se dio apoyo a las tesis de licenciatura de cinco estudiantes.

PALABRAS CLAVES

Cambio climático, bosque nublado, dinámica del bosque, distribución de especies, biomasa, hojarasca, gradientes ambientales, disponibilidad de nutrientes, precipitación.

ABSTRACT

Regional and global climate change is expected to have particularly strong effects on tropical montane forests where species are often distributed along narrow elevational or environmental gradients. Nonetheless, base-line data on the distribution, growth and survival of montane forest trees, which could be used to detect climate change effects do not exist. Over the last six years we have established a network of six one hectare permanent forest plots arrayed across a gradient of soil nutrient availability and rainfall in the Fortuna and Palo Seco Forest Reserves. In 2008 we recensused the plots to give the first measure of growth and survival. Concurrent with the recensus we have completed identification of 376 shrub and tree species in our plots. Preliminary analyses of these data indicate that the species composition is strongly constrained by environment variables. In addition to monitoring growth and survival, we have also initiated measurements of the major components of litterfall (leaves, branches, fruit and flowers) in each plot, and completed soil nutrient and soil carbon measurements as a means to assess temporal variation in forest productivity and carbon storage. This project represents a model partnership between research and education in the west of Panama. To date, 12 undergraduate students have worked on the project, and we have supported thesis research of five students.

KEYWORDS

Climate change, cloud forest, forest dynamics, species distribution, biomass, litterfall, environmental gradients, nutrient availability, rainfall.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de montaña son hábitats sometidos a grandes amenazas en el neotrópico (Kappelle & Brown, 2001). Aunque sólo representan cerca de un 1.2% del área de los bosques neotropicales, éstos albergan una cantidad casi similar de especies de plantas (Hendersen *et al.*, 1991, Bubb *et al.*, 2004), incluyendo comunidades con alta diversidad de plantas epífitas y hemi-epífitas. Además, en los bosques de montaña de Panamá y Costa Rica se encuentran la mitad de las especies endémicas de la región (D'Arcy, 1977). Pese a su gran diversidad y endemismo, nuestro conocimiento acerca de la ecología y

biogeografía de los bosques de montaña es muy limitado comparado con los bosques de tierras bajas. En consecuencia, nuestro entendimiento de cómo las comunidades de árboles responden a variaciones de las condiciones del suelo, las condiciones climáticas y las perturbaciones es limitado. La ausencia de esta información básica nos impide manejar y conservar los bosques de montaña, y sobre todo, predecir las consecuencias en un futuro de los efectos del cambio climático.

Se predice que los cambios climáticos van a tener efectos particularmente dramáticos en los bosques de montaña porque van a cambiar la elevación en la cual las nubes se forman (Foster, 2001). En Centroamérica, estos cambios ya están ocurriendo y son resultado de un calentamiento atmosférico en las zonas bajas debido a la tala del bosque para la agricultura (Pounds *et al.*, 1999, Ray *et al.*, 2006). Una segunda amenaza para los bosques de montaña resulta de los incrementos predichos en la deposición de nitrógeno atmosférico. Se piensa que en general el crecimiento de los árboles en bosques de montaña está limitado por el nitrógeno (Tanner *et al.*, 1998), y las especies de árboles están adaptadas para tolerar estos valores bajos de la fuente de nitrógeno. El uso creciente de fertilizantes, la quema de biomasa de combustible fósil aumentarán gradualmente la fuente de nitrógeno a los bosques durante el próximo siglo (Phoenix *et al.*, 1996) con efectos desconocidos en las comunidades de plantas.

En el bosque nuboso de Monteverde en Costa Rica, uno de los sitios más estudiados en Centroamérica, los bosques de montaña han empezado a mostrar en las últimas dos décadas disminuciones significativas en la frecuencia de precipitación y en la cobertura de nubes. Esta reducción en la cobertura de nubes ha sido relacionada con la extinción de anfibios de las tierras altas de Centroamérica, y con la reciente migración de aves de tierras bajas a bosques de montaña (Pounds *et al.*, 1999, 2006). Entender como las comunidades difieren en su respuesta a variaciones de nutrientes y regímenes de precipitación proveerá las primeras indicaciones de cómo las comunidades serán afectadas por futuros cambios climáticos y por lo tanto proveerá información crítica sobre como mitigar sus efectos.

Las comunidades de plantas de los bosques de montaña generalmente requieren de condiciones ambientales específicas a causa de los marcados gradientes de lluvias y neblina. A diferencia de las aves y los reptiles, los organismos sedentarios de crecimiento lento y de larga vida (árboles y epífitas) tienen una capacidad limitada para reaccionar a los cambios climáticos. Los cambios rápidos en las condiciones climáticas observadas en estos bosques durante las dos últimas décadas pueden por lo tanto tener impactos significativos en la diversidad y estructura de estos bosques. Sin embargo, no existe para Centroamérica ningún programa de monitoreo a larga escala de los bosques de montaña basado en estudios de poblaciones de árboles marcados; los dos libros más recientes que revisan el estado del conocimiento de los bosques de montaña neotropicales (Hamilton *et al.*, 1994, Kappelle & Brown, 2001) no contienen información sobre la dinámica de estos bosques (crecimiento y mortalidad) y carecen de información sobre los posibles factores que favorecen la distribución local y regional de estas especies de árboles.

La Reserva Forestal de Fortuna y el Bosque Protector de Palo Seco son extensiones inusualmente grandes de bosque nublado en Centro América. Estos sitios son áreas de prioridad para la investigación debido a su alta diversidad de árboles, y vegetación transitoria entre las tierras bajas y los elementos florísticos de los bosques de montaña (Gentry, 1995). El presente proyecto apoya la colección de información de biodiversidad fundamental (identificación de especies, distribución y dinámica en relación a parámetros climáticos y de suelos) con el objetivo de estimular las actividades de investigación en un sitio accesible a la comunidad académica del occidente de Panamá. La experiencia de otros sitios demuestra que los datos obtenidos en parcelas permanentes provee la base crítica sobre la cual una gran variedad de proyectos de investigación pueden surgir.

Se establecieron seis parcelas en la reserva de Fortuna y en el Bosque Protector Palo Seco en las cuales todos los árboles > 10 cm de diámetro (DAP), y una muestra de árboles > 1 cm DAP fueron marcados, mapeados e identificados. La localización de estas parcelas fue elegida para representar comunidades de plantas presentes en las contrastantes condiciones ambientales a través de la división continental, pero a la vez manteniendo una elevación relativamente

constante (800-1300 m s.n.m.). Aquí, presentamos algunos resultados preliminares que hemos obtenidos sobre la diversidad de árboles en Fortuna.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento de parcelas de investigación

En el mes de Julio de 2003, se establecieron seis parcelas de una hectárea en la Reserva Forestal de Fortuna y en el Bosque Protector Palo Seco (Fig. 1). Cada parcela midió 100 m de largo x 100 m de ancho, dividido en 25 cuadrantes de 20 m x 20 m. En tres de las parcelas todos los árboles, arbustos y palmas mayores e iguales a 10 mm de DAP están enumerados con placas de aluminio, mapeados, medidos e identificados hasta especie; en las tres parcelas restantes se midieron todos los árboles >100 mm de DAP. En el mes de Julio de 2008, cinco años después del primer censo se midieron todos los árboles nuevamente (incluyendo individuos nuevos). Los árboles grandes que presentan contrafuertes o raíces fúlcneas a 1.30 m se le midió el diámetro arriba, donde el tronco es cilíndrico y de no poder hacer la medida se hizo la medida con la ayuda de una escalera y se anotó la altura en que se tomó.

Medición de condiciones ambientales en la Reserva de Fortuna

Se midió la lluvia utilizando pluviómetros colocadas en el centro de un claro grande al lado de cada parcela. Cada colector estaba construido de una botella de soda gaseosa de 2 L cortada en la mitad y conectada con una manguera a un colector de 25 L. Cada dos semanas se vaciaron los colectores y se midió la humedad del aire utilizando un psicrómetro. Además se analizaron los datos de lluvia recolectados durante los últimos diez años por el Instituto Smithsonian en el centro de investigación Jorge Arauz, cerca de la parcela Samudio.

Se midió la disponibilidad de nutrientes en el suelo (NH_4 , NO_3 , P, Ca, K, Mg), pH y la densidad del suelo en quince puntos de cada parcela. Se tomaron las muestras en los 10 cm de la superficie del suelo donde se encuentra la mayor densidad de raíces. Se analizaron las muestras en el laboratorio de suelos en el Instituto Smithsonian en Panamá (para más detalles ver Andersen *et al.*, 2009).

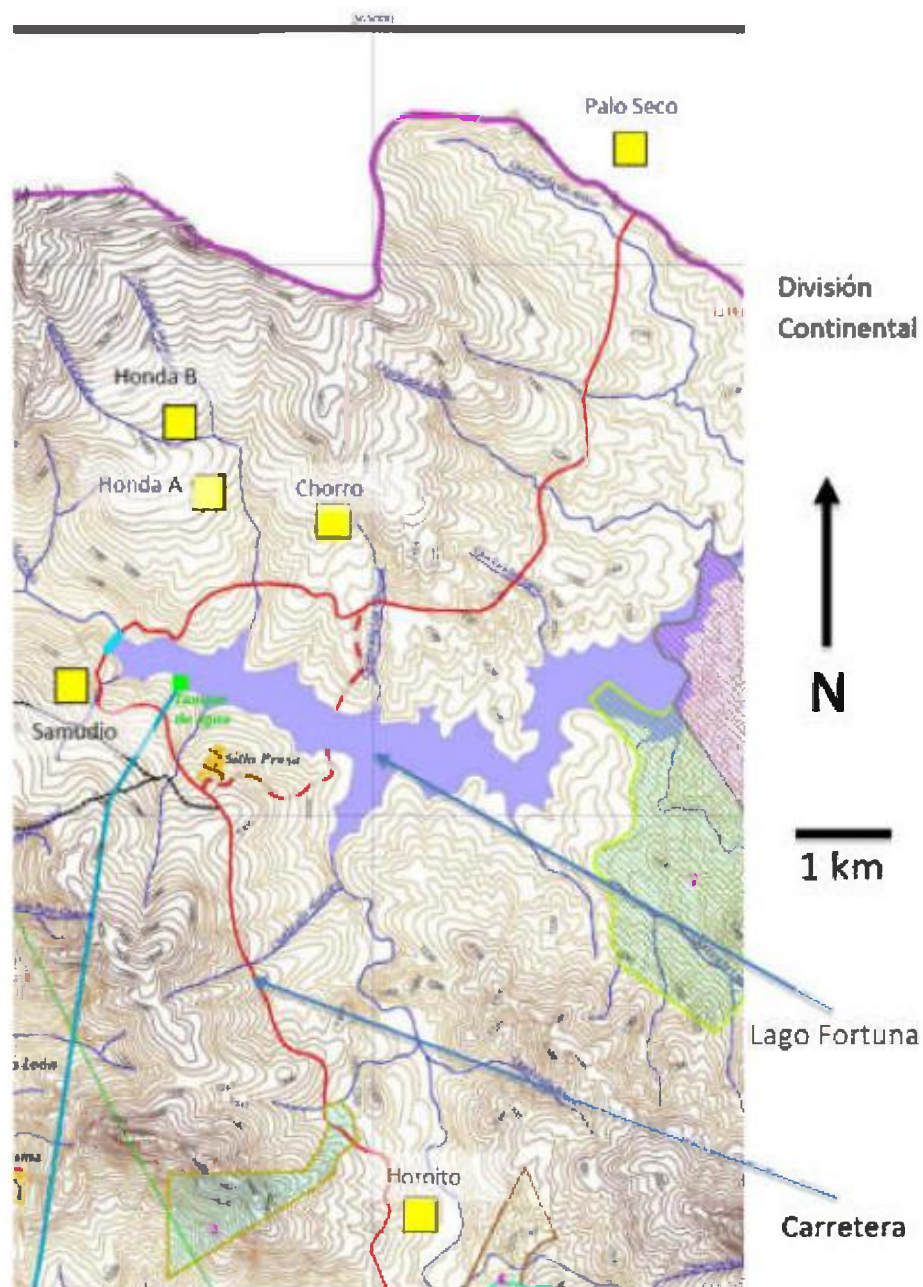


Fig. 1. Ubicación de las seis parcelas (cuadrados amarillos) en la reserva de Fortuna. La parcela de Palo Seco se encuentra en el lado norte de la división continental dentro del Bosque Protector Palo Seco.

Para medir la disponibilidad de luz se utilizaron dos métodos: i) una medida de la luz roja: roja lejano utilizando un medidor R:FR (Skye Instruments SKR 100, UK), y ii) una medida de la abertura del dosel utilizando una cámara digital (Nikon Coolpix 900) con un lente hemisférico. Las imágenes digitales fueron analizadas utilizando el programa Gap Light Analyzer (<http://www.ecostudies.org/gla/>). Las medidas fueron tomadas en los mismos lugares del muestreo de nutrientes bajo condiciones nubladas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad de plantas

Se encontró una gran variación en la diversidad de especies presente en las parcelas de Fortuna. Notablemente, la diversidad incrementó desde el sitio menos fértil (Chorro; 61 especies) hasta el más fértil (Palo Seco, 153 especies; Cuadro 1). La diversidad de especies encontradas en Palo Seco es mayor que en otros sitios de Panamá, sino a 350 m.s.n.m. en bosque húmedo de Kuna Yala (191 especies, R. Paredes, datos sin publicar). Las parcelas de menor diversidad y fertilidad (Chorro y Honda 'B') también mostraron una dominancia por algunas especies. La parcela de Chorro se caracteriza como un bosque de palmas: tres especies de palmas (*Euterpe precatoria*, *Colpotherinx aphanopetala* y *Wettinia quinaria*) representan 50 % de todos los individuos en la parcela). En contraste, la parcela de Honda 'B', menos que 1 km de Chorro, esta dominado por individuos de *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae), representando 36 % de individuos, y con una presencia much menor de palmas (<5 % de los individuos; Fig. 2).

Condiciones ambientales

Las parcelas de Chorro y Honda B (con menor diversidad de árboles) son notablemente bajas en nitrógeno (Cuadro 1). Los suelos de estas parcelas son blancos y arenosos, y son producto de actividad volcánica que ha depositado una capa de toba riolítica encima de un suelo antiguo (Fig. 3). En las parcelas de Honda A y B, la capa riolítica tiene una profundidad de 1 m, mientras en la parcela de Chorro encontramos que se extendió por lo menos 2 m. En Chorro, también existe una capa de suelo orgánico generalmente de <10 cm de profundidad donde se encuentra la mayoría de la biomasa de raíces.



Fig.2. Imágenes de las parcelas de investigación. (a) Chorro (árbol de *Colpothrinax aphenopetala*), (b) Honda A (árbol de *Oreomunnea mexicana*), (c) Honda B, (d) Hornito, (e) Palo Seco, (f) Samudio. Fotos: Arturo Morris/Jim Dalling.

Cuadro 1. Datos preliminares sobre el número de árboles y especies >10 cm en cinco parcelas de 1 ha (no incluimos datos sobre la parcela Hornito donde hace falta terminar la identificación de especies). Características del suelo según Andersen et al. (2009). ¹Nitrogeno inorgánico (NH₄ + NO₃); ²CEC capacidad de intercambio catiónico.

Parcela	Chorro	Honda 'B'	Samudio	Honda 'A'	Palo Seco
Arboles/ha (>10 cm DAP)	904	1022	767	823	643
Especies/ha (>10 cm DAP)	61	87	135	145	153
Densidad de suelo (g cm ⁻³)	0.08	0.13	0.35	0.11	0.45
pH	3.91	3.63	4.12	4.63	5.08
N ¹ (g cm ⁻³)	0.63	0.80	1.42	3.40	2.90
P	2.74	4.10	0.76	1.70	3.91
CEC ² (%)	53.3	37.5	63.7	61.4	50.2



Fig. 3. (a) Perfil del suelo, Parcela de Chorro.



Fig. 3. b) Perfil del suelo, Parcela de Hornito.

Fig. 3. Dos ejemplos del perfil del suelo en la Reserva Forestal Fortuna. En Hornito (b), donde el suelo se ha desarrollado de una base granítica, existe una abundancia de material orgánico en todo el perfil. En Chorro (a), el material blanco es un depósito de tupa riolítica (arenosa y bajo en nutrientes). La capa de suelo orgánico es delgada (<10 cm de profundidad). Los perfiles de suelo son utilizados para investigar disponibilidad de nutrientes y distribución de carbono en el suelo, y para la identificación del material geológico. Fotos: Jim Dalling.

Además de las diferencias en fertilidad de suelo, también existe una gran variación en la cantidad y estacionalidad de la precipitación (Cuadro 2, Figura 4). En 2008 la parcela Honda A recibió 11.9 m de precipitación, entre los valores mayores encontrados en el mundo. Sin embargo, a menos de 3 km desde Honda A, las parcelas de Samudio y Chorro recibieron menos que la mitad de la precipitación (5.2 – 5.9 m). Quizás más importante que la cantidad de precipitación total recibida durante el año es la distribución de precipitación durante el año. Los datos obtenidos muestran que hay una estación seca (entre enero y marzo) marcada en la parcela Hornito ubicado en el extremo sur de la Reserva Fortuna (Fig. 4). Al contrario, en la parcela Palo Seco, ubicada en la pendiente del Caribe, no existe un periodo seco (todos los meses recibieron más de 100 mm de lluvia).

Cuadro 2. Ubicación de las parcelas de investigación y características de temperatura, luz y precipitación. Medidas de luz son promedios por cada parcela con el error estándar (Andersen *et al.*, 2009). Medidas de precipitación son para el año 2008.

Parcelas	Chorro	Honda A	Honda B	Samudio	Palo Seco	Hornito
Substrato	Toba riolítica	Toba riolítica	Toba riolítica	Andesita	Andesita	Granítico
Suelo superficial	orgánico	orgánico	orgánico	mineral	mineral	orgánico
Latitud (N)	8°44'58"	8°45'40"	8°45'26"	8°43'52"	8°46'43"	8°40'26"
Longitud (W)	82°13'46"	82°14'22"	82°14'37"	82°14'53"	82°11'53"	82°12'51"
Elevación (m)	1100	1155	1241	1215	878	1330
Temperatura (°C)	20.5	20.2	19.7	19.8	21.8	19.2
Precipitación anual (mm)	5239	11906	9532	5411	7148	6496
<i>Condiciones de luz</i>						
Luz roja: roja lejano	0.5±0.03	0.38±0.03	0.34±0.03	0.53±0.02	0.27±0.03	0.26±0.03
Apertura del dosel (%)	6.3±0.34	4.31±0.25	5.77±0.25	6.27±0.29	4.85±0.19	5.31±0.24

Al comparar los datos de precipitación de 2007-8 recolectados en las seis parcelas de Fortuna con los datos de precipitación recolectados en la estación científica Jorge Arauz (~1 km al sur de la parcela de Samudio) entre 1997-2008 (Fig. 5). Según los datos colectados en Jorge Arauz, el año 2008 no fue especialmente lluvioso, lo que sugiere que el promedio de precipitación en Honda A podría sobrepasar 10 m por año. Aunque no existe un patrón en la cantidad de precipitación total recibida durante la última década, pero existe la tendencia hacia una proporción mayor de días sin lluvia (Fig. 6). Hay que esperar para ver si el mismo patrón se muestra durante los próximos años. Sin embargo, esta tendencia es consistente con un análisis de los datos de precipitación en el bosque de montaña de Monteverde, Costa Rica (1500 m sem).

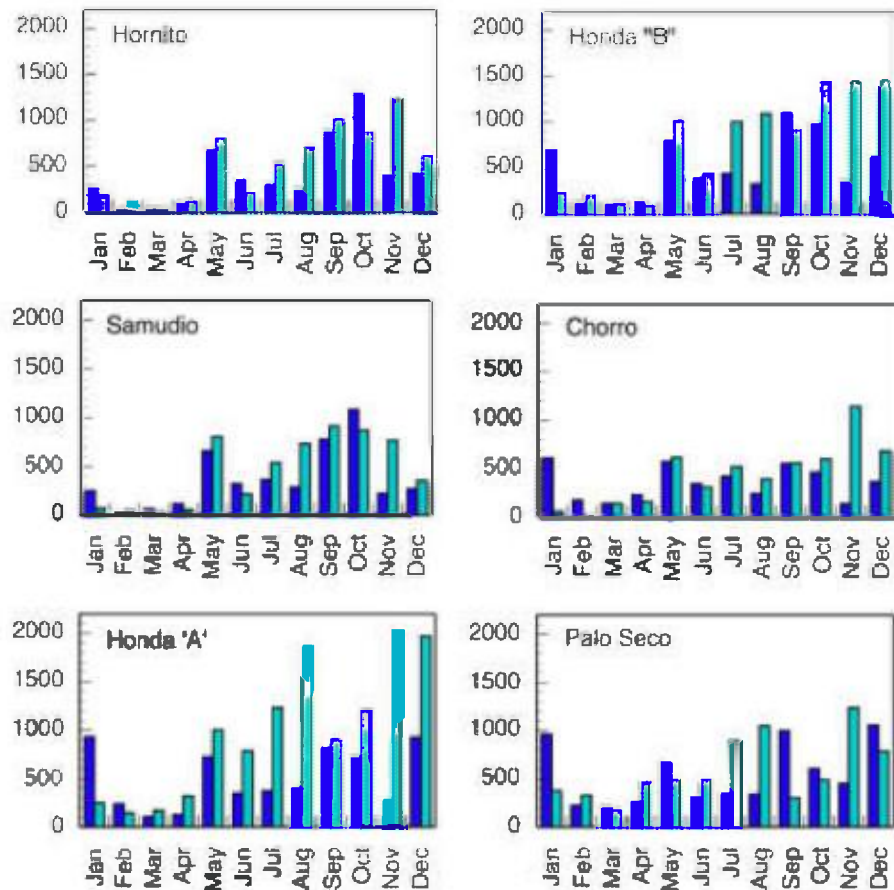


Fig. 4. Distribución de lluvia mensual en cada parcela en 2007 (barras azul oscuro) y 2008 (barras azul claro).

En Monteverde se ha notado que el número de días sin lluvia ha incrementado desde <35 días/año entre 1975-80, hasta >125 días/año entre 1993-98 (Pounds *et al.*, 1999). En Costa Rica se ha relacionado cambios en el régimen de precipitación con un incremento en la altura en que se forman las nubes, como consecuencia de un incremento en la temperatura de la superficie del mar y posiblemente, conversión de bosque a agricultura en las tierras bajas (Pounds *et al.*, 1999, Still *et al.*, 1999).

En contraste a la precipitación, las condiciones de luz no varían tanto entre las parcelas (Cuadro 2). Los sitios con la mayor apertura del bosque, y proporción de luz directa (valores mayores de luz roja: luz roja lejano) son de la parcela Samudio (donde hay mayor frecuencia de claros) y Chorro (donde el dosel es más abierto y dominado por palmas).

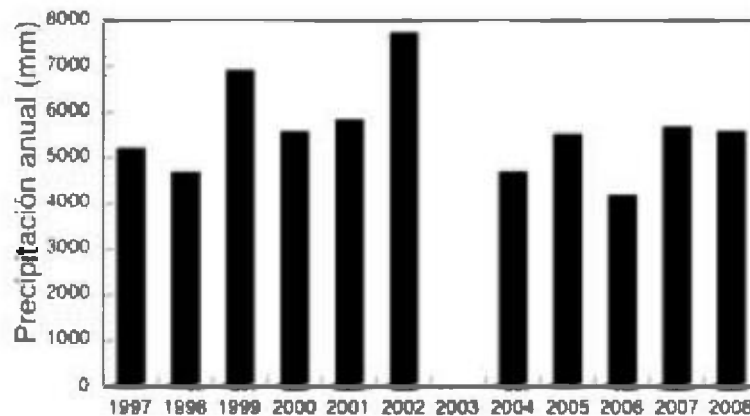


Fig. 5. Datos de precipitación anual en la Estación Científica Jorge Arauz, Reserva Forestal Fortuna (1100 m s.n.m). No hay datos para el año 2003. Datos: Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

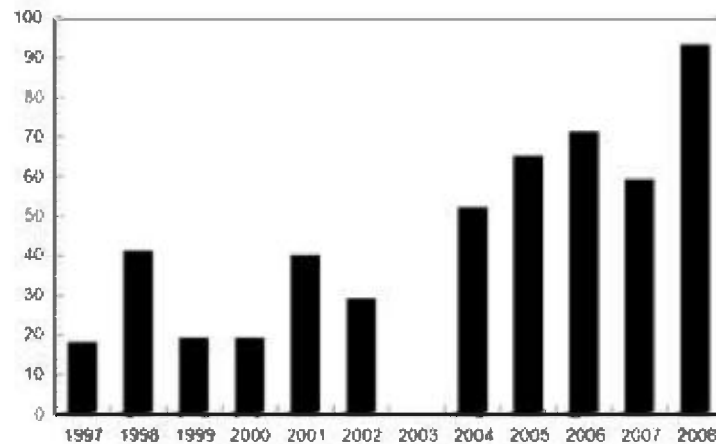


Fig. 6. El número de días por año que no hubo ninguna precipitación en la Estación Científica Jorge Arauz, Reserva Forestal Fortuna (1100 m s.n.m). No hay datos para el año 2003. Datos: Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

Desarrollo de conexiones entre educación, investigación, y conservación

Los datos de las parcelas proveen información básica sobre la identidad, distribución y abundancia de las especies de plantas en Fortuna, y la dinámica de poblaciones a través del tiempo. Estos datos son una base para desarrollar un programa de investigación en ecología y conservación. Por ejemplo, durante los últimos cinco años, estos datos han impulsado tres proyectos nuevos en Fortuna: i) un estudio a largo plazo sobre las consecuencias en el incremento de la deposición de nitrógeno en el funcionamiento del ecosistema (Dra. Marife Corre, Univ. Gottingen), ii) un estudio de tesis de doctorado sobre la importancia de la neblina en el uso de agua de las bromelias (Dra. Mónica Mejía, Univ. Cambridge), iii) un estudio de tesis de doctorado sobre la ecología y la fisiología de palmas (Dra. Kelly Andersen, Univ. Illinois).

Las parcelas permanentes también sirven como una herramienta para la educación. El presente proyecto ha ayudado a fomentar la relación existente entre la Universidad de Illinois y la Universidad Autónoma de Chiriquí (UNACHI). En marzo del 2007 y 2008, Prof. Dalling y Prof. Caballero organizaron un curso de ecología de campo para estudiantes de licenciatura de la UNACHI y Universidad de Panamá utilizando las instalaciones de ENEL Fortuna y con financiamiento de SENACYT y ENEL Fortuna. Los estudiantes adquirieron experiencia en formular hipótesis, realizar una investigación, analizar los datos y escribirlos para su publicación en una revista científica. Información sobre la distribución de especies y las condiciones ambientales en las parcelas ayudó a los estudiantes a diseñar estudios para comparar procesos biológicos como dispersión de semillas, herbivoría, y características morfológicas de plantas en diferentes áreas de la reserva.

La oportunidad de colaborar con estudiantes de licenciatura en Fortuna en los censos ha proveído la oportunidad de darles apoyo en sus tesis de investigación. Dos estudiantes, David Navarro y Leidys Rodríguez han completado sus tesis de licenciatura estudiando los patrones de distribución de helechos en las parcelas durante la repetición de los censos de las parcelas. Otro estudiante se encuentra completando sus tesis de licenciatura monitoreando la caída de hojarasca en las diferentes parcelas.

Finalmente, se resalta la importancia de mantener programas permanentes de investigación y educación como herramientas críticas para el manejo y la conservación de las áreas protegidas en Panamá. Por ejemplo, datos de crecimiento y biomasa del bosque en las parcelas proveerá información sobre el almacenamiento y captación de carbono, esta información puede ser valiosa para futuros créditos de carbono bajo los posibles acuerdos de cambio climático.

Datos de la distribución de los taxa y los diferentes tipos de bosque en Fortuna han sido valiosos para aconsejar en la colocación de torres de transmisión de energía a través de la reserva, de esta manera se minimizo los efectos sobre la biodiversidad. Se espera que en el futuro, esta investigación ayude a entender y mitigar los efectos del cambio climático en las comunidades del bosque de Fortuna.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de los estudiantes de la Universidad Autónoma de Chiriquí, y de la Universidad de Panamá: Antonio Aguilar, David Brassfield, Blexein Contreras, Evelyn Sanchez, Leidys Rodríguez, David Navarro, Nelly Ramos, Rodolfo Rojas, Tania Romero, Didimo Ureña, Carmen Velásquez y Kiria Serrano por su dedicación trabajando en condiciones difíciles para coleccionar los datos reportados aquí. Además agradecemos mucho la ayuda en el campo de los Señores Evidelio Garcia, Fernando Garcia, Carlos Espinosa, Salomón Aguilar, Mónica Mejía, Marcos Ríos y el apoyo de la empresa ENEL-Fortuna para subsidiar los gastos de alojamiento en la Reserva Forestal Fortuna.

REFERENCIAS

- Andersen, K.M., B.L. Turner & J.W. Dalling. 2009. 'Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests', *Journal of Biogeography*, doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02192.x
- Bubb, P., I. May, L. Miles & J. Sayer. 2004. *Cloud forest agenda*. UNEP-WCMC, Cambridge, UK.

D'Arcy, WG. 1977. Endangered landscapes in Panama: the threat to plant species. En: *Extinction is forever* (Prance y Elias, ed), New York Botanic Garden, USA.

Foster, P. 2001. Potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth Science Review* 55:73-106.

Gentry, AH. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. En: *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forests* (Churchill et al., ed), New York Botanic Garden, USA.

Hamilton, L.S., J.D. Juvik & F.N. Scatena. 2004. Tropical Montane Cloud Forests. Springer. Berlin 407 pages.

Henderson, A., S.P. Churchill & J. Luteyn. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 229:44-45.

Kappelle, M. & AD. Brown. 2001. '*Bosques nublados del neotrópico*'. Edit. INBIO, Costa Rica.

Phoenix, GK., WK. Hicks, S. Cinderby & JCI. Kuylenstierna, *et al.*, 2006, 'Atmospheric N deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts' *Global Change Biology*, vol. 12, pp. 470-476.

Pounds, JA., Fogden. MPL, & Campbell, JH 1999, 'Biological response to climate change on a tropical mountain'. *Nature*, vol. 398, pp. 611-615.

Pounds, JA, Bustamante, MR, Coloma, LA, Consuegra, JA *et al.*, 2006, 'Widespread amphibian from epidemic disease driven by global warming'. *Nature*, vol. 439, pp.161-167.

Ray, DK, Nair, U, Lawton. RO, Welch, RM. & Pielke, RA 2006. 'Impact of land use on Costa Rican montane cloud forests' *Journal of Geophysical Research*, vol. 111, pp.102-10.

Still, CJ, Foster, PN, & Schneider, SH 1999. 'Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests'. *Nature*, vol. 398, pp. 608-610.

Tanner, EVJ, Vitousek, PM, & Cuevas, E. 1998, 'Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains'. *Ecology*, vol. 79: 10-22

Recibido febrero de 2010, aceptado marzo de 2010.