

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

CURSO
BIOLOGÍA DE CAMPO

COORDINADORES

Federico Bolaños
Jorge Lobo
Daniel Briceño

GOLFITO
ENERO-FEBRERO, 1997

PRESENTACIÓN DEL CURSO

El curso Biología de Campo es un curso diseñado para estudiantes de grado y posgrado de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. Este curso tiene como principal objetivo introducir a los estudiantes al trabajo de campo en los trópicos. La metodología radica en enseñar al estudiante a formular preguntas, enfrentándolo al desarrollo adecuado de diseños experimentales, así como al análisis e interpretación de la información. La filosofía del curso es el desarrollo de proyectos cortos en historia natural sin dejar de lado el diseño de estudios a largo plazo.

Este segundo curso se realizó nuevamente en Golfito con el fin de profundizar aun más en la diversidad de especies de plantas y animales en el Refugio de Vida silvestre de Golfito, así como de conocer en detalle algunos ejemplos de relaciones planta-animal-ambiente. El curso se realizó del 8 de enero al 5 de febrero de 1997 y contó con la participación de 15 estudiantes y 14 profesores. Los estudiantes participaron en un total de 15 proyectos de grupo dirigidos por los profesores y todos hicieron un proyecto individual el cual contó con tres semanas. La mayoría de los proyectos de grupo se desarrollaron en la mañana, luego en la tarde se analizaban los datos y las noches se utilizaban para la exposición de los resultados y para conferencias de los profesores invitados. Algunos de los proyectos individuales eran diurnos otros, nocturnos. Antes de ir a Golfito se impartieron algunas conferencias introductorias al curso como lo fue la "Estadística Aplicada al Estudio de la Vegetación del Refugio de Vida Silvestre Golfito" por Edgar Gutiérrez de la Escuela de Estadística, "Clima del Pacífico Sur de Costa Rica" por Vilma Castro de la Escuela de Física, "La Geografía del Pacífico Sur de Costa Rica" por Guillermo Brenes de la Escuela de Geografía. Los coordinadores dieron un pequeño curso sobre el uso de computadoras haciendo énfasis en la Hoja Electrónica EXCEL y el paquete estadístico SYSTAT.

Este curso fue posible gracias a la colaboración de un grupo numeroso de personas a quienes deseamos externar nuestro más sincero agradecimiento.

Primero que todo a Oscar Rocha y a la Escuela de Biología por financiar y apoyar incondicionalmente la realización de este curso. A la Sección de Transportes de la Universidad, quienes hicieron posible la movilización de profesores y estudiantes a Golfito, y a Luis Castro y Rafael Aguilar quienes funcionaron como personal de apoyo en el transporte de algunos profesores. A FUNDEVI por el ágil manejo de los fondos para la realización del curso. A Claudio Barrantes y todo el personal de la Universidad de Costa Rica en Golfito por el apoyo logístico sin cuya colaboración este curso no se hubiera podido desarrollar. A la Junta Directiva de FUCIP por ceder las instalaciones en Golfito para el hospedaje de estudiantes y profesores. Nuestras más sinceras gracias a Doña Olga por su excelente comida y a Piano por su constante colaboración en el sitio.

Por último, nuestro reconocimiento y agradecimiento a todos aquellos estudiantes y profesores que aceptaron el reto, y que participaron con gran mística y entusiasmo para que este segundo curso de Biología de Campo se hiciera realidad.

Federico Bolaños

Jorge Lobo

Daniel Briceño

COORDINADORES

ESTUDIANTES

Harold Arias
Olivier Castro
Johel Chaves
Esteban Estrada
Leonel Fernández
Caty Frenkel
Gabriela Jones
Jorge Mena
Maricelle Méndez
Natalia Ramírez
Tatiana Robles
Dylana Ulate
Allison Villalobos
Cristina Villavicencio
Ju-Lin Weng

PROFESORES INVITADOS

Gilbert Barrantes
Jorge Gómez Laurito
Paul Hanson
Victor Mora
Alvaro Morales
Heike Prhöf
Mauricio Quesada
Monika Springer
Kathryn Stoner
Gerardo Umaña
Braulio Vilchez

COORDINADORES

Federico Bolaños
Jorge Lobo
Daniel Briceño

ASISTENTES

Susy Segura
Carlos Ugalde

Desconozco lo que yo pueda parecer al mundo; pero me parece a mí que sólo he sido como un niño jugando en una playa, que se divierte al encontrar de vez en cuando una guija más lisa o una concha más bonita que de costumbre, en tanto que el enorme océano de la verdad yace ante él sin ser descubierto.

Isaac Newton

INDICE

PRESENTACIÓN DEL CURSO	i
ESTUDIANTES	ii
PROFESORES INVITADOS	ii
MOTIVACIÓN	iii
INDICE	iv
FOTOGRAFIA DEL GRUPO	vii
PROYECTOS DE GRUPO	1
Aspectos generales de la composición y estructura de un Bosque Muy Húmedo Tropical e implicaciones para el manejo de especies de interés comercial. Tatiana Robles Cordero	2
Grado de herbivoría en plantas de crecimiento lento y rápido, en una Fila La Gamba. Natalia Ramírez Albán	10
Comparación de dos métodos de muestreo en insectos acuáticos en una quebrada. Allison Villalobos Solís	15
Composición y diversidad del fitoplancton de Golfito. Leonel Fernández Quirós	21
Análisis de la composición del zooplancton en muestreos horizontales utilizando dos tipos de redes. Gabriela Jones	27
Comparación de insectos acuáticos en área de sol y sombra en la Quebrada Cañaza. Dylana Ulate Fuentes	33
Presencia de perifiton en dos sitios de una quebrada. Olivier Castro Morales	1-38
Comparación de dos tipos de red en un arrastre vertical, en la abundancia y composición del Zooplancton, Golfito Puntarenas. Cristina Villavicencio Rosales	2-38
Afluencia de colibríes a inflorescencias de <i>Heliconia danielsiana</i> (Musaceae) y <i>Calathea lutea</i> (Marantaceae) en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Esteban Estrada M.	42

Análisis del comportamiento y actividad de canto de <i>Colostethus flotator</i> (Dendrobatidae) en la Quebrada La Gamba. Maricelle Méndez S.	47
Atracción química y transporte de polinarios de orquídeas por abejas euglosinas (Hymenoptera: Euglossinae). Ju-Lin Weng	52
Algunos factores que influyen en la escogencia de tienda por el murciélago <i>Artibeus watsonii</i> en la palma <i>Asterogyne martiana</i> . Harold Arias Le Claire	58
Herpetofauna de mantillo en una zona de bosque y un cacaotal. Caty Frenkel Van Gyseghem	61
Ecomorfología de siete especies de murciélagos en la Quebrada La Gamba. Jorge Mena	66
Comparación de la avifauna en bosque primario y bosque secundario. Johel Chaves Campos	71
PROYECTOS INDIVIDUALES	77
Interacciones depredador - presa en poblaciones de renacuajos de tres especies de anuros en una quebrada. Harold Arias Le Claire	78
Comportamiento de <i>Eufriesea surinamensis</i> (Hymenoptera: Apidae) en la construcción de nido y forrajeo. Olivier Castro Morales	85
Coexistencia de varias especies de Colibríes Ermitaños en un parche de <i>Heliconia danielsianna</i> . Johel Chaves Campos	92
Distribución vertical de clorofila y zooplancton en el Golfo Dulce, Costa Rica. Esteban Estrada M.	98
Estudio de una población de <i>Rhinocoryne humboldti</i> (Gastropoda: Prosobranchia) y su relación con cangrejos ermitaños. Leonel Fernández Quirós	107
Tamaño poblacional, proporción de individuos y escogencia de perchas en <i>Norops polylepsis</i> . Caty Frenkel Van Gyseghem	111
Incidencia de ectoparásitos (Diptera: Streblidae) en algunas especies de murciélagos. Gabriela Jones	117
Variación en la producción de néctar en <i>Heliconia danielsianna</i> . Jorge Iván Mena Alí	123
Análisis de la estructura de canto, tamaño de población y preferencia de percha en <i>Smilisca sordida</i> (Hylidae) en una Quebrada. Maricelle Méndez Soto	127

Interacción entre hormigas y membrácidos en las plantas de <i>Vismia sp.</i> (Hypericaceae). Natalia Ramírez Albán	134
Análisis Poblacional de <i>Carapa guianensis</i> : Evaluación del Modelo Janzen-Connell. Tatiana Robles Cordero	140
Incidencia de agallas en Piperaceas en una quebrada y una fila. Dylana Ulate Fuentes	146
Insectos acuáticos y calidad del agua en una Quebrada. Allison Villalobos Solis	154
Polimorfismo en rasgos cuantitativos de castas en zompopas (<i>Atta sp.</i>) y relación con la división de labores, Quebrada La Gamba. Cristina Villavicencio Rosales	165
Distribución y estructura de nidos de <i>Apterostigma sp.</i> (Hymenoptera: Formicidae) en vegetación riparia. Ju-Lin Weng H.	174

PROYECTOS DE GRUPO

Aspectos generales de la composición y estructura de un Bosque Muy Húmedo Tropical e implicaciones para el manejo de especies de interés comercial.

Tatiana Robles Cordero

Harold Arias (Ed.) Braulio Vilchez (Coord.)

El Bosque Muy Húmedo Tropical ocupa un área muy extensa en Costa Rica que incluye las llanuras de Sarapiquí y Tortuguero en el noroeste, y las bajuras alrededor del Golfo Dulce, también se extiende por las bajuras de la costa del Pacífico hasta la desembocadura del Golfo de Nicoya y además hay una franja bastante amplia en la zona de altitud intermedia en todas las laderas del Atlántico y también otras zonas en las bajuras del Pacífico Sur. Es un bosque muy estratificado; los árboles del dosel alcanzan 55m y troncos de gran diámetro. En el subdosel son de 30 a 40m y con troncos delgados. Los árboles del sotobosque tienen de 10 a 25m, además arbustos y gran abundancia de palmeras enanas (Hartshorn, 1991).

El bosque de este bioclima es siempre verde con muy pocas especies deciduas, muchas especies arbóreas tienen gambas. Los árboles son altos y rectos, con troncos libres de ramas durante sus primeros 20 ó 30 metros (Bolaños y Watson, 1993). Es el más rico en especies arbóreas (Hartshorn, 1991), hasta 100sp/ha (Ortiz, com.pers.), sin embargo, la mayoría son escasas en cuanto al número de individuos, Hubbell y Foster han reportado densidades menores a 1ind/ha para algunas especies (Clark y Clark, 1987). Para fines de uso de tierra este bosque presenta limitaciones, debido al exceso de precipitación que ocurre durante la mayor parte del año, el periodo efectivamente seco puede variar entre 0 y 3.5 meses. Por consiguiente los terrenos bajo esta condición ecológica son muy susceptibles a la erosión. Sin embargo para fines de la producción de biomasa son muy productivos, ya que en su condición natural inalterada presentan una gran biodiversidad (Bolaños y Watson, 1993).

Entre las especies arbóreas hay muchas de interés comercial por ser maderables, lo que ha provocado su disminución progresiva como consecuencia de la actividad maderera. Se ha estimado una pérdida entre 3.6% y 3.9% anual en los bosques lluviosos de Costa Rica debido a la presión ejercida sobre ellos (Nations y Komer, en Jiménez, 1995).

Los planes de manejo de bosques atienden a la demanda de productos forestales (Lamprecht, 1990), como consecuencia se da una corta selectiva de especies e individuos según sean los criterios del plan (Centro Científico Tropical, 1992), generalmente se utilizan criterios de volumen u otros parámetros que evidencien la cantidad del recurso en el bosque. En el sector forestal es muy utilizado el Índice de Valor de Importancia (IVI) como criterio para evaluar el potencial maderero, este índice utiliza la abundancia y la dominancia como indicadores (Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, 1982). Un IVI alto para una determinada especie indica que ocupa una gran área basal con respecto a otras especies y/o que está representada por un gran número de individuos.

Además de la actividad maderera, los planes de manejo de bosques también contemplan la posibilidad de utilizar otros productos. Un ejemplo de estos es la palmera enana "chonta", *Asterogyne martiana*, la cual es un componente común del sotobosque de bosques húmedos bajos de elevaciones de 200 hasta 400m y en laderas muy drenadas. Las plantas adultas alcanzan alturas de 2 a 5m, tienen troncos cortos y erectos, se distinguen

por sus hojas bífidas y sus inflorescencias vistosas. Por estas características *Asterogyne martiana* es ideal para uso ornamental. También es muy utilizada en la construcción de techos rústicos (Uhl y Dransfield, 1987).

El objetivo de este proyecto es establecer la composición y estructura de un Bosque Muy Húmedo Tropical y asociarlo con los criterios usados para evaluar el potencial maderero de un bosque y la extracción de la palmera *Asterogyne martiana*, en el sector de la Fila Gamba.

Métodos

El estudio se llevó a cabo del 9 al 10 de enero de 1997 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en la vertiente pacífica de Costa Rica a 250 msnm en la Fila Gamba. La precipitación anual media es de 4500mm (Vargas, 1994). El bosque se clasifica como Muy Húmedo Tropical según el Sistema de Zonas de Vida de Holdridge (Hartshorn, 1991).

Se montó una parcela de 1000 m² en dirección 150° Azimut en una ladera con pendientes oscilantes entre 2-54% medidas con un clinómetro. La parcela se dividió en 20 subparcelas de 50m².

En cada una de las subparcelas se ubicaron todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥5cm medidos con cinta diamétrica. En árboles con gambas el diámetro se midió por encima de éstas. Los árboles ubicados fueron identificados, luego se clasificaron como especies comerciales maderables y no maderables, según Jiménez y Poveda (1987).

Se realizó un estudio de estructura horizontal obteniendo el IVI para lo cual se obtuvo la frecuencia, abundancia y dominancia relativa de cada especie. también se calculó el área basal correspondiente a cada grupo taxonómico. El IVI se define según por los siguientes parámetros:

$$\text{Frecuencia relativa} = (\text{frecuencia} / \text{frecuencia total}) (100)$$

La frecuencia se refiere al número de parcelas en las que se encontró determinada especie y frecuencia total es la sumatoria de todas las frecuencias.

$$\text{Densidad relativa} = (\text{número de individuos por especie} / \text{número total de individuos}) (100)$$

$$\text{Dominancia relativa} = (\text{área basal por especie} / \text{área basal total}) (100)$$

Las sumas de estos valores relativos es lo que se conoce como IVI:

$$\text{IVI} = \text{Frecuencia relativa} + \text{Densidad relativa} + \text{Dominancia relativa}$$

$$\text{IVI total} = \Sigma \text{Frecuencia relativa} + \Sigma \text{Densidad relativa} + \Sigma \text{Dominancia relativa} = 300\%$$

Paralelamente se realizó un conteo de individuos de la palmera Chonta (*Asterogyne martiana*) presentes en las subparcelas y se calculó su abundancia en la parcela y variación entre subparcelas.

Resultados

Se localizó un total de 101 individuos en 56 especies dentro de la parcela, de los cuales se encontraron solamente 13 individuos correspondientes a 6 especies consideradas

de importancia comercial maderable: *Brossimum utile*, *Carapa guianensis*, *Hymenaea courbaril*, *Pithecellobium sp.*, *Virola koschnyi* y *Vochysia sp.*. El área basal de las especies maderables sumó 1.67m² y el de las especies no maderables sumó 2.91m².

Los valores de IVI obtenidos para las especies maderables fueron muy bajos (Cuadro N°1), a excepción de *H. courbaril*, la cual junto con *Iriartea deltoidea* y *Vitex sp.*, presentaron los valores más altos del total de especies. Para *I. deltoidea* el total de individuos es 16, por lo que la densidad relativa para esta especie es alta (15.84%), su área basal es 0.099m², lo que indica que es una especie abundante pero de diámetros pequeños. *H. courbaril*, *Vitex sp.* y *B. utile*, especies arbóreas del dosel, tienen un área basal considerable, o sea, son muy dominantes pero con una frecuencia muy baja, estando representadas por sólo 3, 2 y 4 individuos respectivamente.

El índice de valor de importancia (Figura 1) indicó que del total de individuos estudiados, el 79% corresponde a especies no maderables y 21% a especies maderables, de éste el 12% está constituido por una sola especie, *H. courbaril*, con tres individuos. El resto de las especies maderables tienen porcentajes menores a 4%.

En el censo realizado a *Asterogyne martiana* se cuantificó un total de 157 individuos, y aparece en todas las subparcelas con un promedio de 7.85 ind/subparcela y desviación estándar de 5.15. Sin embargo, hay que considerar que la especie no se distribuía homogéneamente (fig 2).

Cuadro N°1. Parámetros de abundancia y densidad para todas las especies maderables y especies no maderables con IVI mayor a 10. (Fila Gamba, 1997).

Especie	número o árboles	Área basal m ²	Frecuencia	Frecuencia relativa %	Densidad relativa %	Dominancia relativa %	IVI 0% a 300%
<i>Brossimum utile</i> *	4	0.105	4	4.445	3.960	2.298	10.703
<i>Carapa guianensis</i> *	2	0.087	2	2.222	1.980	1.906	6.109
<i>Hymenaea courbaril</i> *	3	1.347	2	2.222	2.970	29.449	34.641
<i>Pithecellobium sp.</i> *	1	0.020	1	1.111	0.990	0.445	2.546
<i>Virola koschnyi</i> *	2	0.013	2	2.222	1.980	0.292	4.494
<i>Vochysia sp.</i> *	1	0.088	1	1.111	0.990	1.915	4.016
<i>Grias sp.</i>	3	0.294	3	3.333	2.970	6.424	12.728
<i>Guarea sp.</i>	5	0.087	4	4.445	4.950	1.902	11.297
<i>Iriartea deltoidea</i>	16	0.100	10	11.111	15.842	2.178	29.131
<i>Sorocea sp.</i>	5	0.004	4	4.445	4.951	2.364	11.759
<i>Vitex sp.</i>	2	0.920	2	2.222	1.980	20.086	24.288

*Especies maderables

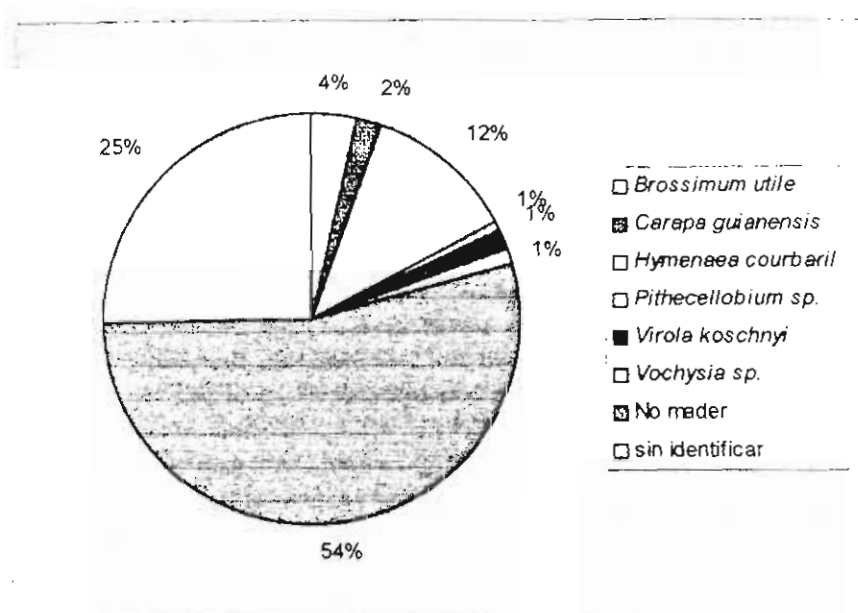


Figura 1. Porcentajes del Índice de Valor de Importancia para todas las especies encontradas. (Fila Gamba, 1997)

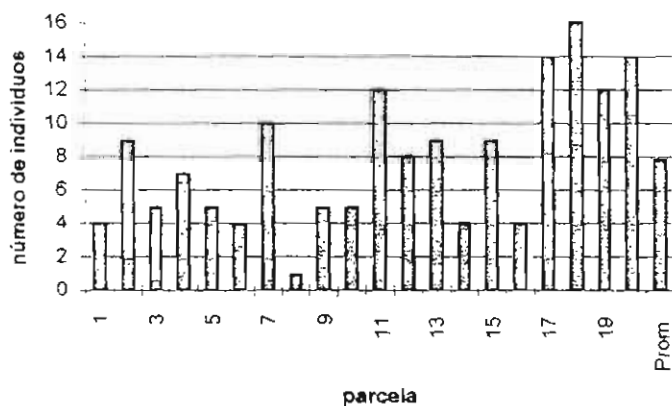


Figura 2. Número de individuos de *Asterogyne martiana* encontrados en cada parcela. (Fila Gamba, 1997)

Discusión

Las especies madereras son generalmente el objetivo de los planes de manejo de bosques, pero a la vez son las especies menos abundantes, la extracción de ejemplares de estas especies altera en alto grado su ciclo de regeneración en el bosque, para muchas especies ha habido un drástico decrecimiento en sus poblaciones (Jiménez, 1995).

Al medir el valor del bosque en base a su potencial maderero, se está dando una subvaloración del mismo, pues no se toman en cuenta las especies no maderables que son las de mayor abundancia y frecuencia (COSEFORMA, 1994).

Las especies maderables encontradas en la Fila Gamba son árboles del dosel superior que llegan a alcanzar grandes dimensiones. Estos árboles crecen muy lentamente, al menos con más lentitud de la que podría esperarse de acuerdo a las condiciones favorables (Lamprecht, 1990), cuanto mayor sea su tamaño más atractivo será el árbol para la producción de madera.

El IVI obtenido por *B. utile* e *H. cuorbaril* (Cuadro N°1), por ejemplo, hacen pensar en una posible extracción, sin embargo, al estudiar mejor la información se observa que *B. utile* tiene un área basal pequeña, o sea, está representada por individuos juveniles que no tienen las dimensiones necesarias para que su madera sea utilizada. *H. cuorbaril* está representada por sólo 3 individuos por lo que tampoco es recomendable su extracción. El resto de las especies maderables también están representadas por pocos individuos, además de tener un valor pequeño de IVI. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Clark y Clark (1987) en La Selva, para especies arbóreas en Bosque Muy Húmedo Tropical, muchas especies pero poco representadas.

Las especies no maderables también son en su mayoría arbóreas (Cuadro N°1), por lo que presentan una situación similar a las maderables. En el caso de *Vitex sp.*, el IVI es alto por tener un área basal grande, en este caso se localizaron sólo dos individuos adultos con un DAP considerable.

I. deltoidea debe su alto valor de IVI principalmente al número de individuos cuantificados dentro de la parcela, la especie es abundante pero con menor crecimiento vertical y diamétrico.

A pesar de que el porcentaje del IVI sea 21% para el total de especies maderables (fig 1), individualmente tienen porcentajes muy bajos. El mayor porcentaje es para *H. cuorbaril*, pero como se mencionó anteriormente, la población en la parcela para esta especie es de sólo 3 individuos.

Se puede concluir que el área muestreada no representa las condiciones de todo el Refugio, pues es mucho menor a la mínima recomendada en estudios de caracterización de bosques, por lo tanto a partir de los resultados obtenidos decir si se puede realizar o no la explotación no es posible. Sin embargo, los datos de pendientes levantados en el área de muestreo y la similitud del terreno observada en los recorridos realizados, son indicadores de que toda la zona es muy escarpada no apta para la extracción, tanto por el difícil acceso como por el incremento de la esconrentía y la erosión que se podría producir perjudicando notablemente el terreno. Otro factor que se debe tomar en consideración es que el Refugio es de gran importancia en la conservación de la biodiversidad de la zona y una intervención podría ponerla en peligro.

La extracción de *A. martiana* no se puede realizar sin un estudio previo de las necesidades biológicas y ciclo reproductivo de esta palmera. Su distribución en la parcela es heterogénea (fig 2), con tendencia a una distribución agregada, los sitios de mayor

densidad podrían estar sujetos a manejo pero, tomando en cuenta que *A. martiana* es una planta monoica, que presenta alternancia de sexos, o sea, de polinización cruzada obligatoria (Schmid, 1968). Sería necesario mantener en una zona sujeta a manejo una cantidad considerable de plantas en edades reproductivas que garanticen el cumplimiento del ciclo reproductivo.

En general, es imprescindible, además de cuantificar el potencial productivo y el estado poblacional de las especies de interés en un plan de manejo, conocer los requerimientos ambientales y de la biología de éstas antes de realizar cualquier estudio de factibilidad. De lo contrario no es posible determinar en qué medida afectará a las especies y al bosque el establecimiento del plan.

Bibliografía

- Bolaños, R. y Watson, V. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica. Centro Científico Tropical.
- Centro Científico Tropical. 1992. La depreciación de los recursos naturales en Costa Rica y su relación con el Sistema de Cuencas Nacionales. Instituto de Recursos Naturales.
- Clark, D. y Clark, D. 1987. Population Ecology and Microhabitat Distribution of *Dypterix panamensis*, a Neotropical Forest Emergent Tree. *Biotropica* 19:236-244.
- COSEFORMA. 1994. El manejo sostenible y la certificación del bosque natural y plantaciones forestales en Costa Rica. Documento 38. Cooperación en los Sectores Forestal y Maderero. Convenio costarricense-alemán. p.18-33.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. En Janzen, D. (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial UCR. p.124-125.
- Jiménez, Q. 1995. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INCAFO. San José. p 121.
- Jiménez, Q. y Poveda, I. 1991. Árboles Maderables Nativos de Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los Trópicos. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit. p.335-340.
- Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. 1982. Metodología para el Estudio de la Vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. p.127.
- Schmid, R. 1968. Notes on the Reproductive Biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). *Principes* 14:2-9.
- Vargas, G. 1994. El clima de Costa Rica: contraste de dos vertientes. Editorial Guayacán. San José. p.26.
- Uhl, L.H. y Dransfield, J. 1987. Genera Palmarum. The L.H.Bailey Hortorium and The International Palm Society. Kansas. p.539.

Anexo

Cuadro N°1. Parámetros de abundancia y densidad para todas las especies maderables y no maderables localizadas en la parcela. (Fila Gamba, Golfito, 1997)

Especie	N	Abasal	Frec	Frec rel	Dens rel	Dom rel	IVI	%
<i>Brosimum utile</i> *	4	0.105	4	4.444	3.960	2.298	10.703	3.568
<i>Carapa guianensis</i> *	2	0.087	2	2.222	1.980	1.906	6.109	2.036
<i>Hymenaea courbaril</i> *	3	1.347	2	2.222	2.970	29.449	34.641	11.547
<i>Pithecellobium sp.</i> *	1	0.020	1	1.111	0.990	0.445	2.546	0.849
<i>Virola koschnii</i> *	2	0.013	2	2.222	1.980	0.292	4.494	1.498
<i>Vochysia sp.</i> *	1	0.088	1	1.111	0.990	1.915	4.016	1.339
<i>Acacia sp</i>	3	0.035	3	3.333	2.970	0.756	7.060	2.353
<i>Ardisia sp</i>	2	0.015	2	2.222	1.980	0.339	4.541	1.514
<i>Carpotroche sp</i>	1	0.013	1	1.111	0.990	0.295	2.396	0.799
<i>Cecropia sp</i>	1	0.006	1	1.111	0.990	0.127	2.228	0.743
<i>Cryphia sp</i>	2	0.019	2	2.222	1.980	0.414	4.616	1.539
<i>Castilla sp</i>	2	0.039	2	2.222	1.980	0.861	5.063	1.688
<i>Dendropanax sp.</i>	2	0.012	2	2.222	1.980	0.258	4.461	1.487
<i>Faramea sp.</i>	1	0.005	1	1.111	0.990	0.100	2.201	0.734
<i>Grias sp</i>	3	0.294	3	3.333	2.970	6.424	12.728	4.243
<i>Guarea sp</i>	5	0.087	4	4.444	4.950	1.902	11.297	3.766
<i>Hasseltia sp.</i>	2	0.057	2	2.222	1.980	1.253	5.455	1.818
<i>Heisteria sp</i>	1	0.008	1	1.111	0.990	0.172	2.273	0.758
<i>Hipotitis sp.</i>	1	0.004	1	1.111	0.990	0.079	2.181	0.727
<i>Hipotys sp.l</i>	1	0.009	1	1.111	0.990	0.189	2.291	0.764
<i>Hernandia ap</i>	5	0.028	3	3.333	4.950	0.608	8.892	2.964
<i>Iriartea deltoidea</i>	16	0.100	10	11.111	15.842	2.178	29.131	9.710
<i>Licania sp.</i>	1	0.017	1	1.111	0.990	0.361	2.462	0.821
<i>Miconia sp</i>	1	0.049	1	1.111	0.990	1.073	3.174	1.058
<i>Protium sp</i>	1	0.003	1	1.111	0.990	0.068	2.169	0.723
<i>Psychotria sp.</i>	2	0.020	2	2.222	1.980	0.435	4.638	1.546
<i>Stemmadenia sp.</i>	1	0.004	1	1.111	0.990	0.094	2.195	0.732
<i>Symphonia globulifera</i>	1	0.004	1	1.111	0.990	0.079	2.181	0.727
<i>Sorocea sp</i>	5	0.108	4	4.444	4.950	2.364	11.759	3.920
<i>Trichillia sp.</i>	1	0.004	1	1.111	0.990	0.077	2.178	0.726
<i>Vitex sp.</i>	2	0.919	2	2.222	1.980	20.086	24.288	8.096
especie 1	1	0.002	1	1.111	0.990	0.052	2.153	0.718
especie 2	1	0.017	1	1.111	0.990	0.368	2.469	0.823
especie 3	1	0.038	1	1.111	0.990	0.828	2.929	0.976
especie 4	1	0.002	1	1.111	0.990	0.043	2.144	0.715
especie 5	1	0.004	1	1.111	0.990	0.089	2.190	0.730
especie 6	1	0.004	1	1.111	0.990	0.088	2.190	0.730
especie 7	1	0.004	1	1.111	0.990	0.077	2.178	0.726
especie 8	1	0.029	1	1.111	0.990	0.633	2.734	0.911
especie 9	1	0.058	1	1.111	0.990	1.270	3.371	1.124
especie 10	1	0.003	1	1.111	0.990	0.070	2.172	0.724
especie 11	1	0.010	1	1.111	0.990	0.208	2.309	0.770
especie 12	1	0.007	1	1.111	0.990	0.157	2.258	0.753
especie13	1	0.562	1	1.111	0.990	12.287	14.388	4.796

Cuadro 1 (Continuación)

especie 16	1	0.004	1	1.111	0.990	0.092	2.193	0.731
especie 17	1	0.013	1	1.111	0.990	0.292	2.394	0.798
especie 18	1	0.011	1	1.111	0.990	0.232	2.333	0.778
especie 19	1	0.017	1	1.111	0.990	0.368	2.469	0.823
especie 20	1	0.199	1	1.111	0.990	4.343	6.444	2.148
especie 21	1	0.003	1	1.111	0.990	0.070	2.172	0.724
especie 22	1	0.003	1	1.111	0.990	0.066	2.167	0.722
especie 23	1	0.004	1	1.111	0.990	0.089	2.190	0.730
especie 24	1	0.053	1	1.111	0.990	1.161	3.262	1.087
especie 25	1	0.002	1	1.111	0.990	0.046	2.148	0.716
total	101	4.575	90	100	100	100	300	100

*especies maderables

Grado de herbivoría en plantas de crecimiento lento y rápido, en una Fila La Gamba.

Natalia Ramírez Albán

Ju-Lin Weng(ed.), Paul Hanson (Coord.)

El bosque tropical se encuentra bajo la influencia de factores bióticos y abióticos que determinan las condiciones y recursos disponibles para el desarrollo de la gran variedad de especies de plantas que lo componen, las cuales tienen diferentes velocidades de crecimiento (Coley *et al.* 1985). Se puede de manera general, agruparlas según sean plantas de crecimiento rápido y lento (Coley *et al.* 1985). Algunas características que permiten diferenciar ambos grupos, son: primero, las plantas de crecimiento rápido o temprano producen biomasa más rápidamente, sus plántulas se establecen principalmente en lugares como claros de bosque donde hay gran intensidad de luz, tienen hojas de longevidad corta y con mayor susceptibilidad al efecto de herbivoría. Por el contrario, las plantas de crecimiento lento o tardío se establecen principalmente en el sotobosque, sus hojas tienen una longevidad mayor y acumulan compuestos secundarios que juegan un papel importante en la defensa de la planta (Whitmore, 1990).

El grado de herbivoría y la producción de defensas varía ampliamente entre las especies de plantas (Coley *et al.* 1985). Ambos grupos desarrollan estrategias para "escapar" del efecto de herbivoría ya sea por presentar menor tiempo de exposición a sus enemigos, por ejemplo crecen y se reproducen muy rápido antes de ser descubiertas en el caso de las de crecimiento rápido (r), ó por producir defensas químicas en el caso de las de crecimiento lento con la estrategia k (Hanson, 1995). Pero, se esperaría que las plantas de crecimiento rápido tengan un grado de herbivoría mayor que las plantas de crecimiento lento ya que tiene una mayor asignación de recursos hacia la defensa en las últimas (Coley, 1987); debido a que estas plantas por su afán por crecer, invierten poco en defensas químicas de las hojas, y son consumidas en mayor proporción (Coley, 1990). Encontraríamos en especies de plantas de crecimiento lento, mayor cantidad y tipos de defensas debido a que el impacto relativo de herbivoría es mayor en éstas (Dirzo y Chapin, 1987).

Es importante mencionar los hábitos alimenticios de los principales grupos de fitófagos (masticadores, minadores, raspadores, inductores de agallas y chupadores) para poder conocer sus "rastros o huellas", y de esta forma inferir si existe o no preferencia por plantas de alguno de los dos grupos. Primero, los masticadores tienen diferentes formas de dañar la hoja, las más comunes son las siguientes: consumir toda la hoja, consumir sólo la lámina dejando las venas (esqueletonizadores), hacer huecos en la lámina, o consumir sólo el borde (Hanson, 1995). Los minadores, cuyas larvas de insectos muy pequeños viven dentro de la lámina de la hoja donde excavan túneles diminutos que pueden ser circulares ó lineales, a lo largo de la vena, o al borde ocupando parte de la lámina entre otras formas (Hanson, 1995). Los raspadores se diferencian del grupo de los masticadores en que mastican sólo la superficie de la hoja; el otro grupo es el de los inductores de agallas los cuales alteran el desarrollo normal del tejido de la planta pero su desarrollo y forma es específica, existiendo amplia diferencia entre las especies inductoras (Hanson, 1995). Por último, otro grupo importante con gran efecto de herbivoría pero difícil de observar su daño es el de los chupadores de savia cuyas piezas bucales son muy modificadas (Hanson, 1995). Las plantas que se encuentran en ambientes abiertos de sucesión temprana con gran incidencia de luz, presentan muchas oportunidades para chupadores de savia, ya que, se encuentran menos defendidas porque su concentración de taninos, ligninas, y fenoles comparadas con las plantas tolerantes de sombra es menor (Coley, 1983).

En este estudio el objetivo principal es comprobar la hipótesis de que el grado de herbivoría es mayor en plantas de crecimiento rápido al comparar con plantas de crecimiento lento. Otro objetivo es diferenciar a partir de la observación del daño en la planta los posibles tipos de fitofagia según los mecanismos característicos de alimentación de algunos insectos

Métodos

Este estudio se realizó en el sendero de la Fila La Gamba que se encuentra a 250 m.s.n.m en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, los días 10 y 11 de enero de 1997, durante la estación seca (con influencia de las últimas lluvias de la estación lluviosa).

Se recorrió el sendero durante el día y se buscaron plántulas (con no menos de 10, hojas ni más de 30 hojas) de la familia Lauraceae y del género *Inga* (Fabaceae) pertenecientes al grupo de crecimiento lento, y del grupo de crecimiento rápido se buscaron plántulas de las familias Melastomataceae, Piperaceae y del género *Psychotria* (Rubiaceae). Se escogieron estos grupos, primero, por presentar ciertas características que facilitan su identificación en el campo, y segundo, por ser abundantes en el bosque.

Se analizaron todas las hojas de cada una de las plántulas de cada familia que se encontraron durante la distancia recorrida, en total 1277 para el grupo de crecimiento lento y 1728 para el de crecimiento rápido.

Cada hoja se clasificó en una de las siguientes categorías según el porcentaje de área dañada por herbivoría: 1-) hoja sana ó daño ínfimo, 2-) 1 a 25 %, 3-) 25 a 50 %, 4-) 50 a 75 %, y 5-) 75 a 100 %.

Además se identificaron los tipos de herbivoría que mostraba cada hoja según el daño causado por masticadores, minadores, raspadores e inductores de agallas.

Para comparar el grado de herbivoría en estos grupos de plantas, se utilizó la Prueba de Chi-cuadrado, que comparó la frecuencia de hojas de cada grupo según el porcentaje de área foliar dañada.

Resultados

Algunas características de los diferentes tipos de herbivoría que se observaron en las plántulas de crecimiento lento y rápido se describen a continuación. En las plantas de crecimiento lento, aproximadamente un 94% del total de hojas dañadas de *Inga sp.* fue causado por masticadores, mientras que en plantas de crecimiento rápido como las de la familia Melastomataceae, el 99% del total de hojas dañadas fue causado por este grupo, presentando rastros de esqueletonizador (masticador que deja sólo las venas). Y en *Psychotria* se encontraron ninfas de Orthoptera las cuales dejan como rastro huecos en las hojas.

Con respecto al grupo de los minadores, se observaron dos tipos de minas en diferentes hojas de ambos grupos de plantas, una en forma de serpentina y la otra en forma de parche. Y en Melastomataceae se encontró los dos tipos (serpentina y parche) en una misma hoja de algunas plántulas.

Los principales inductores de agallas que se encontraron en las plántulas de crecimiento lento y rápido, fueron los fitófagos de la familia Cecidomyiidae. Y solamente en Lauraceae presentó agallas causadas por la familia Psylloidae. En *Psychotria* se observaron dos tipos de agallas en distintos lugares de las plántulas, en hoja y tallo, y en Piperaceae en fruto y en hojas.

Solamente en las hojas de las plántulas de la familia Piperaceae no se observaron daños de raspadores. Otros rastros que se observaron fueron los de los enrolladores de hojas, encontrándose la larva o el excremento. Además, se colectaron homópteros (chupadores de floema) en Piperaceae y en *Psychotria*, entre los cuales se encontraron los llamados comúnmente escamas. En las plántulas de *Inga* no se observaron homigas.

Se calculó el promedio del porcentaje de área foliar dañada de los dos grupos, a partir de los datos colectados de cada hoja de las plantas de los distintos grupos taxonómicos. El valor promedio (\pm desviación estándar) del porcentaje de las hojas del grupo de plántulas de crecimiento lento fue de $18.32 \pm 2.07\%$ y el valor del grupo de crecimiento rápido fue de $16.54 \pm 1.27\%$, según los niveles de daño se observa una situación bastante similar entre ambos grupos. Cuando se analiza cada grupo taxonómico por separado, *Inga sp.* sobresale con un valor promedio de 20.53% seguido por *Psychotria sp.* con 16.94%, Lauraceae 16.48%, Melastomataceae 16.38% y Piperaceae 16.32% estas últimas no presentan diferencia entre sí (Fig. 1).

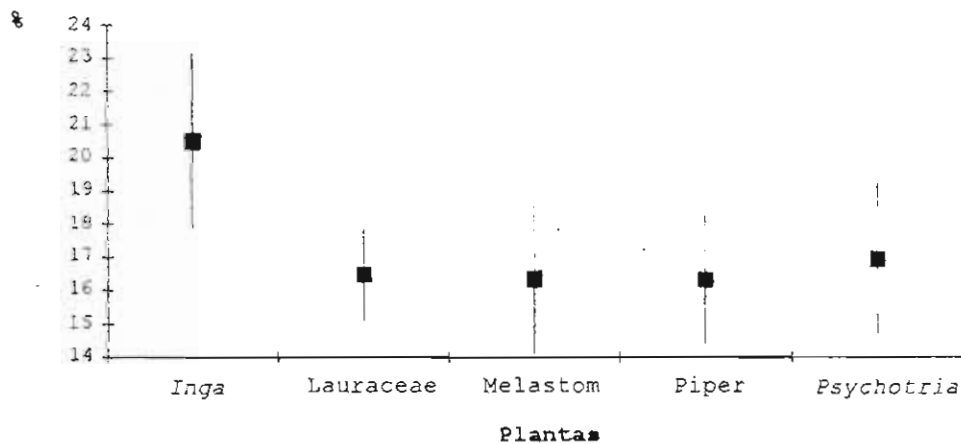


Fig.1 Comparación del porcentaje promedio del área foliar dañada \pm desviación estándar entre las hojas de las plantas de crecimiento lento y de crecimiento rápido clasificadas según género o familia.

La mayor cantidad de hojas (proporción) de ambos grupos, presentaron un daño entre 1-25 % (categoría 2) del área foliar dañada. La segunda categoría que le siguió fue en la que se encuentran las hojas sanas o con muy poco daño, y una menor cantidad de hojas en la categoría 5, hojas con gran daño ($X^2=17.999$; g.l.=4, $P < 0.005$; Fig.2). Según las proporciones de hojas, se observa la misma proporción de hojas en ambos grupos en las categorías 3 y 5, siendo en la categoría 4 donde el grupo de crecimiento lento tiene una mayor proporción de hojas que el grupo de crecimiento rápido.

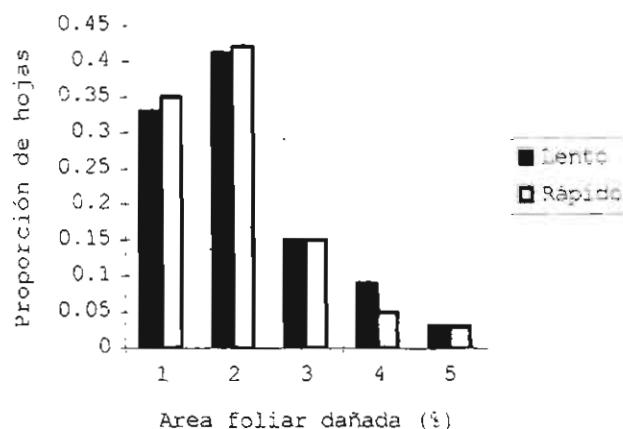


Fig. 2. Proporción de hojas de los grupos de plantas de crecimiento lento y rápido según la clasificación del porcentaje de área dañada.

Discusión

La mayoría de las hojas de ambos grupos se clasificaron con daños menores a la cuarta parte del área de la hoja. Es importante tener en cuenta que los efectos de herbivoría varían con las formas y ciclos biológicos de la planta, hábitat, fase de crecimiento, y el estado fisiológico de la planta (Marquis, 1987). Como este estudio se realizó solamente con plántulas, los resultados pueden estar influenciados por tamaño de la planta, en general, siendo mayor el impacto de herbivoría (Dirzo y Chapin, 1987). Otro factor importante es la longevidad de las hojas, además, las hojas jóvenes no tienen la misma composición química que las hojas maduras (Coley, 1983).

La hipótesis planteada no se cumple, al presentarse en *Inga sp.*, del grupo de las plantas de crecimiento lento, el valor promedio más alto del porcentaje de área foliar dañada. La mayoría, de las especies de *Inga* tienen nectarios asociados con hormigas que defienden a la planta (Janzen, 1991). Puede ser que la defensa de las hormigas dependa del estado de desarrollo y del lugar en que crezca la planta, y de la actividad de los nectarios.

Otro factor importante es la abundancia de fitófagos que se encuentran, ya que pueden ser generalistas o especialistas, de plantas de luz o de sombra (Hanson, 1995). Los daños causados por los masticadores fueron los más abundantes, porque afectan a las plántulas cuando se están desarrollando las hojas nuevas (Janzen, 1991). Debido a que el mayor contenido de agua y nitrógeno de las hojas jóvenes, puede aumentar las tasas de crecimiento de insectos (House, 1967; Reese y Beck, 1978; Scriber, 1977; Slansky y Feeny, 1977 en Coley, 1990).

Es importante tomar en cuenta que al realizarse este estudio, el método que se utilizó para medir el área foliar dañada es aproximado y muy subjetivo, pero agilizó el muestreo en el poco tiempo que se dispuso. Otro factor que influyó es la forma de escoger las especies de las plantas, ya que en unos casos se escogió a nivel de familia y a nivel de género, lo que implica la agrupación de muchos géneros, esto debido a la facilidad de identificarlos de forma rápida, pero no es lo más adecuado debido a que existen diferencias a nivel de especie, ya que la concentración de un compuesto secundario en plantas de la misma especie puede variar. Tal variación puede ser genética o debido a factores ambientales como tasa de crecimiento, historia de herbivoría entre otros (Hanson, 1995).

Con base a este trabajo, una sugerencia para futuros estudios es analizar más detalladamente el efecto de herbivoría en plantas juveniles comparando con plantas adultas de la misma especie. Y un caso interesante es el de *Inga sp.* ya que sus plántulas presentaron diferencia con las demás siendo las más afectadas por herbivoría, y podría compararse el grado de herbivoría en plántulas que poseen los nectarios activos (con hormigas) y en plántulas con nectarios inactivos como resultó en este caso.

Bibliografía

- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*. 53(2):209-233.
- Coley, P.D. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230:895-899.
- Coley, P.D. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: ¿porqué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Rev. Biol. Trop.* 35:151-164.
- Coley, P.D. 1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. p. 191-200. En *Ecología de un Bosque Tropical*. Leigh, E.G. y otros (eds.). Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, República de Panamá.
- Dirzo, R. y Chapin III F.S. 1987. Algunos problemas importantes en el estudio de las interacciones planta-herbívoro en los bosques tropicales. *Rev. Biol. Trop.* 35:207-211.
- Hanson, P. 1995. Las interacciones entre plantas y animales. Folleto del curso: Interacción planta-animal. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Janzen, D. 1991. Insectos. En *Historia Natural de Costa Rica*. Janzen, D. (ed.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. p 631-793.
- Marquis, R.J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). *Rev. Biol. Trop.* 35:133-149.
- Whitmore, T.C. 1990. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press. p.107.

Comparación de dos métodos de muestreo en insectos acuáticos en una quebrada.

Allison Villalobos Solis

Cristina Villavicencio (Ed.), Monika Springer (Coord.)

Los insectos son, en general, los animales más abundantes de cualquier sitio terrestre o de agua dulce. Los insectos acuáticos juegan un papel de vital importancia para la red trófica, ya que, junto con los peces, forman parte de la fauna dominante (Usinger 1956).

La observación de patrones de distribución y abundancia de insectos acuáticos indica que son exitosos en gran variedad de hábitats debido a la capacidad que tienen de tolerar las condiciones ambientales (Usinger 1956). Los factores que influyen sobre esta utilización pueden agruparse en cuatro categorías: 1) condiciones fisiológicas, como capacidad de obtención de oxígeno, osmorregulación y efecto de temperatura, entre otros, 2) capacidad de obtener alimento, 3) limitaciones físicas, por ejemplo carencia de estructuras para sujetarse en la corriente, y 4) interacciones bióticas como competencia y depredación (Anderson y Wallace 1984). Dentro de los microhábitats que pueden ocupar están los remansos, estar adheridos a piedras, y entre ellas, entre hojas y troncos en descomposición, en aguas de diferentes tipo de corriente y deslizándose en la superficie (Cummins y Merritt 1984).

Existen varios métodos para coleccionar organismos de este grupo y cada uno presenta sus ventajas y limitaciones y se utilizan dependiendo de las necesidades del investigador. Por ejemplo, uno de los métodos semicuantitativos es el que utiliza la red de Surber. Con este método se intenta dar medidas de la abundancia relativa de los taxa presentes en un sitio (Cuffney *et. al.*); se vuelve muy útil cuando se necesitan comparar dos o más ríos y el estudio debe tomar en cuenta determinada área de muestreo, su principal desventaja consiste en que su acceso a ciertas partes en las quebradas es limitado, por ejemplo, en sitios con muchas rocas (M. Springer, com. pers.). El método cualitativo implica coleccionar los invertebrados de todos los microhábitats posibles, intentando obtener la mayor riqueza de especies del lugar (Cuffney *et. al.*) necesario cuando se trata de hacer inventarios, por ejemplo y su principal inconveniente es que resulta subjetivo pues es el investigador quien determina los sitios a muestrear (M. Springer, com. pers.).

El objetivo de este trabajo es comparar los resultados que se obtienen con ambos métodos de muestreo comparando los mismos sitios en la quebrada Gamba.

Métodos

El trabajo se realizó los días 13 y 14 de enero en dos sitios de la Quebrada Gamba, uno en un claro y el otro en el bosque, para obtener una representación de los organismos que viven en estos dos ambientes. El primer día se utilizó el método semicuantitativo de Surber, que consiste en colocar la red sobre el fondo, contra corriente y remover el sustrato, todo el material que penetra en la red se deposita en bolsas plásticas con formalina; este procedimiento se realizó 5 veces en cada sitio y el material coleccionado se llevó al laboratorio donde se separan los organismos, ya muertos, de materiales como hojas, troncos y piedras.

El segundo día se utilizó la técnica de muestreo cualitativo, que consiste en la recolección de hojas acumuladas, piedras y otros materiales con un colador ubicado contra corriente. éstos se depositan en una bandeja y los insectos vivos se toman con pinzas suaves y se mantienen en alcohol al 70%. El colador también se desplaza sobre la superficie y entre la vegetación sumergida de la orilla.

Se procuró realizar los muestreos en todos los microhábitats que cada método permitiera. Para ambos días los organismos se identificaron hasta nivel de género con ayuda de estereoscopios y claves (Springer y de la Rosa, en preparación).

Resultados

Con el método semicuantitativo se colectó un total de 86 individuos en 16 familias de 5 órdenes, mientras que con el método cualitativo fueron 240 individuos en 28 familias de 9 órdenes (Cuadro 1). Es evidente con el método semicuantitativo la ausencia de grupos como Plecoptera, Hemiptera y Blattodea y reducciones en el número de individuos de algunos géneros de Trichoptera, Diptera y Ephemeroptera. Con el método cualitativo se colectaron 22 géneros que no se presentan en la colecta del Surber y, por el contrario, sólo se presentan tres taxa colectados con el Surber que no están representadas en la muestra cualitativa, tal es el caso de *Marilia* (Trichoptera: Odontoceridae), un organismo sin identificar de la familia Megapodagrionidae (Odonata) y otro sin identificar del orden Diptera. A pesar de estas diferencias la prueba de chi-cuadrado tanto a nivel de orden como de familia no muestra significancia ($\chi^2 = 1$, g.l. = 1, $p = 0.3$ y $\chi^2 = 4$, g.l. = 1, $p = 0.1$ respectivamente). Para la cantidad de individuos la prueba de chi-cuadrado indica que esta diferencia resulta significativa ($\chi^2 = 72.7$, g.l. = 1, $p < 0.0001$) y a nivel de géneros la diferencia se reduce pero se mantiene significativa ($\chi^2 = 3.93$, g.l. = 1, $p = 0.0474$). Analizando la cantidad de géneros únicos para cada colecta, la prueba de chi-cuadrado también demuestra significancia ($\chi^2 = 14$, g.l. = 1, $p = 0.00014$).

Cuadro 1. Lista de géneros y número de individuos colectados con ambos métodos de muestreo.

Taxa	Surber	Cualitativo
O. EPHEMEROPTERA		
Baetidae		
<i>Baetodes</i>		2
<i>gen indet</i>		1
Leptohyphidae		
<i>Tricorythodes</i>	3	2
<i>Leptohyphes</i>	13	34
Leptophlebiidae		
<i>Hagenulopsis</i>		1
<i>Thraulodes</i>	5	4
<i>Farodes</i>	1	5
<i>Traverella</i>		9
O. ODONATA		

Cuadro 1. Continuación

Taxa	Surber	Cualitativo
Calopterygidae		
<i>Hetaerina</i>	1	8
Coenagrionidae		
<i>Argia</i>	6	1
Libellulidae		
<i>gen indet</i>		1
Megapodagrionidae		
<i>sg</i>	3	
Platystictidae		
<i>Palaemnema</i>	2	1
Polythoridae		
<i>Cora</i>	1	4
O. PLECOPTERA		
Perlidae		
<i>Anacroneuria</i>		16
O. MEGALOPTERA		
Corydalidae		
<i>Corydalys</i>		1
O. HEMIPTERA		
Gerridae		
<i>gen indet</i>		9
Naucoridae		
<i>Ambrysus</i>		1
Veliidae		
<i>Rhagovelia</i>		14
<i>gen indet</i>		1
O. BLATTODEA		
<i>fam indet</i>		
<i>gen indet</i>		5
O. COLEOPTERA		
Dryopidae		
<i>gen 1</i>		1
<i>gen 2</i>		1
Dytiscidae		
<i>gen indet</i>		4
Elmidae		
<i>gen indet</i>		1
<i>Neocylleopus</i>	8	2
<i>Dicersus</i>		1
<i>Phanocerus</i>	4	4
Psephenidae		
<i>Psephenops</i>		1
Ptilodactylidae		

Cuadro 1. Continuación

Taxa	Surber	Cualitativo
<i>Achytersus</i>	2	9
Scirtidae		
<i>Elodes</i>		2
O. TRICHOPTERA		
Calamoceratidae		
<i>Phylloicus</i>	7	14
Glossosomatidae		
<i>gen indet</i>	3	4
Hydropsychidae		
<i>Leptonema</i>		12
<i>Smicridea</i>	20	43
Leptoceridae		
<i>Nectopsyche</i>	1	6
Odontoceridae		
<i>Marilia</i>	1	
Philopotamidae		
<i>Chimarra</i>		4
O. DIPTERA		
Chironomidae		
<i>gen indet.</i>	4	2
Fam indet		
<i>gen indet</i>	1	
Simulidae		
<i>Simulium</i>		8
Tipulidae		
<i>Hexatoma</i>		2
Ordenes	5	9
Familias	16	28
Géneros	19	39
Géneros únicos	3	22
Individuos	86	240

Discusión

La presencia o ausencia de un tipo de organismo en determinado muestreo tiene gran relación con la actividad de los individuos, ya que la cantidad de microhábitats a que tiene acceso cada método es diferente, así, por ejemplo, el único representante de la familia Odontoceridae colectado es de hábitos excavadores de fondos pedregosos, que son poco removidos con el método cualitativo, lo que explica que se presentara sólo en el método de Surber. Los otros dos casos colectados únicamente con el Surber tratan de organismos poco comunes (Roldán 1988).

Géneros como *Anacroneuria* (Plecoptera: Perlidae), *Simulium* (Diptera: Simuliidae) y *Corydalus* (Megaloptera: Corydalidae), colectados únicamente con el método cualitativo, habitan entre rocas, en sitios con corrientes (Roldán 1988) a los que el Surber no tiene acceso.

La diferencia en abundancia que se da para el orden Ephemeroptera, entre ambos métodos, puede deberse a que usan microhábitats específicos y algunas especies se dan en fracciones muy pequeñas de hábitat, por lo que el método más versátil para colectar este grupo es la red de mano o su sustituto el colador y la colecta directa con pinzas suaves (Edmunds et. al. 1976).

Se explica la total ausencia de hemípteros como los de las familias Veliidae y Gerridae en la muestras del Surber, ya que estos individuos se encuentran en la superficie del agua (Roldán 1988), sitio que no es muestreado con esta red.

Dentro de los grupos encontrados en menor cantidad con el Surber que con el método cualitativo, o del todo no encontrados con el Surber, se dieron casos que no pueden explicarse por sus hábitos, como *Hexatoma* (Diptera: Tipulidae), Baetidae (Ephemeroptera), Trichoptera. Podría sugerirse que se trata de deficiencia en el método semicuantitativo, ya sea por no poder colectarlos, o bien, que a la hora de separarlos en el laboratorio se pasen por alto individuos, ya que resulta difícil detectarlos cuando están muertos, es el caso de algunas especies del orden Trichoptera que viven dentro de "casitas" que construyen con piedras y otros materiales y cuando no están en movimiento resultan un perfecto camuflaje. Por otra parte, el daño de los insectos es mayor por el tipo de manipulación que requiere esta metodología, con lo que en algunos casos resulta difícil la detección (M. Springer, com. pers.)

Según los resultados se evidencia que las diferencias son bastante importantes y que deben tomarse en cuenta a la hora de diseñar otras investigaciones, pero la decisión debe basarse en lo que el investigador tenga como objetivo. Por ejemplo si se desea realizar un inventario lo más exacto posible, se puede usar el método cualitativo, sin embargo si se requiere colectas con un área determinada para comparaciones, el método de Surber disminuye el error que genera la subjetividad de un método cualitativo y, en última instancia, si se cuenta con tiempo suficiente, se pueden utilizar las dos metodologías con lo que se asegura un muestreo más confiable.

Bibliografía

- Anderson, N.H. y J.B.Wallace. 1984. Habitat, Life History, and Behavioral Adaptations of Aquatic Insects. In: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds). An introduction to the Aquatic Insects of North America. 2 edic.. Kendall/Hunt Publishing Company USA. pp: 41-73.
- Cuffney, T., M.E. Gurtz y M.R. Meador. 1993. Methods for collecting Benthic invertebrate sample as part of the national water-quality assessment program. U.S. Geological Survey. 66 p.
- Cummins, K.W. y R.W. Merritt. 1984. Ecology and Distribution of Aquatic Insects. In: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds). An introduction to the Aquatic Insects of north America. 2 edic. Kendall/Hunt Publishing Company. USA. pp: 74-86.

- Edmunds, G.F. Jr., S.L. Jensen y L. Berner. 1976. The Mayflies of North and Central America. University of Minnesota Press. Minneapolis. pp: 8-13.
- Roldán, G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mútils". Colombia. 217 p.
- Springer, M. y C. de la Rosa (eds). en preparación. Guía para la identificación de los artrópodos de agua dulce de Costa Rica. South Florida Water Management District.
- Usinger, R.L. 1956. Aquatic Insects to California. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London. pp: 3-4.

Composición y diversidad del fitoplancton de Golfito.

Leonel Fernández Quirós.

Jorge Mena (Ed.), Gerardo Umaña (Coord.).

Golfo Dulce es una estructura en forma de fiordo localizada en el Pacífico Sur de Costa Rica dentro del cual se localiza un pequeño golfo o bahía a 8°40' norte y 83°10' oeste llamado Golfito (Mata, 1995). Las características especiales de Golfito y Golfo Dulce los convierten en sitios importantes para el estudio de la vida marina y sus componentes. En este sistema el fitoplancton tiene mucha importancia pues, junto a las plantas acuáticas, contribuyen a la productividad del ecosistema de manera similar a como lo hacen las plantas en la tierra (Taylor, 1980). Conforman la mayor parte de los productores primarios en el mar (Zeitzchei, 1978).

Diversos factores van a determinar la composición del fitoplancton en un sitio determinado, como por ejemplo, calidad de agua, luz y CO₂. Pero hay también moléculas inorgánicas que influyen más visiblemente y se constituyen en los principales limitantes del fitoplancton, como algunos compuestos fosforados y nitrogenados. (Balech, 1977).

Los objetivos de este trabajo son determinar si existen diferencias en la composición del fitoplancton y en su distribución horizontal y vertical en Golfito debidas a la influencia de la entrada de agua salada del Golfo Dulce y agua dulce de los ríos aledaños, así como determinar la diversidad del fitoplancton de Golfito.

Métodos:

El trabajo se realizó los días 13 y 14 de enero de 1997 y consistió de un muestreo vertical el primer día y uno horizontal el segundo.

La primera parte se realizó en un solo sitio próximo a la boya ubicada frente a playa Cacao, con marea a media vaciante y entre 8 y 9:45 a.m. (Fig. 1). En éste se mantuvo una corriente fuerte y constante. Se midió la profundidad con un disco de Secchi desde dos puntos en el bote, uno de los lados recibía la luz del sol de forma directa y el otro no. Estas medidas se realizaron con dos métodos, uno viendo directamente y otro utilizando un visor desde la superficie del mar.

Se tomaron muestras de agua con una botella Niskin a 0m, 2m, 4m, 6m y 7m de profundidad. De cada profundidad se tomó una botella de Niskin de la cual se extrajeron 4 submuestras, dos destinadas al análisis físico-químico de NO₃, PO₄, SiO₂ (mg/l), pH y CO₂ libre; las otras dos fueron filtradas con un filtro de membrana y líquido de inmersión como clarificante para identificar y cuantificar el número de individuos por género. No se homogenizaron ni la botella Niskin ni las muestras antes de filtrar.

Para la segunda parte del proyecto se realizaron muestreos en 5 puntos de Golfito (Fig. 1) aproximadamente a la misma hora que el día anterior y a una profundidad de 2 m. De cada punto se obtuvieron 2 muestras con la botella de Niskin y de cada una se extrajo una alícuota para análisis físico-químico y otra para fitoplancton, luego de homogenizar el contenido de la botella de Niskin. Además se midió la profundidad con el disco de Secchi para cada sitio de muestreo.

Para el análisis estadístico de los datos obtenidos se realizaron índices de diversidad para cada una de las profundidades y sitios muestreados. Además se realizaron análisis de varianzas Kruskal-Wallis para estimar la significancia de las variaciones obtenidas en los valores.

Resultados:

Para los análisis físico-químicos se obtuvieron datos muy similares para las distintas profundidades muestreadas e incluso para los 5 distintos sitios escogidos dentro de Golfito (Cuadro 1).



Fig. 1. Sitios de muestreo para ambos días. Tomado de hoja cartográfica de Golfito, escala 1:50000.

Cuadro 1. Análisis fisicoquímicos de las muestras de ambos días. *Golfito, 1997.*

Muestreo	Muestra	Nitrato(ppm)	Fosfato(ppm)	CO ₂ (ppm)	SiO ₂ (mg/l)	pH	Secchi	%Salinidad*
Vertical	0 m	0.2	0.2	0	1	8	2.8	27
	2 m	0.2	0.2	0	1	8	2.52(v)	28
	4 m	0.2	0.2	0	0.5	8	2.62	27
	6 m	0.2	0.2	0	1	8	2.77	26
	7 m	0.2	0.2	0	0.5	8	2.9(v)	26
Horizontal	sitio 1	0.2	0.2	0	1.5	8	2.06	26
	sitio 2	0.2	0.2	0	1	8	2.02	26
	sitio 3	0.2	0.2	0	1	8	1.73	26
	sitio 4	0.2	0.2	0	0.5	8	2.82	27
	sitio 5	0.2	0.2	0	1	8	1.92	27

* Medidos el 24 de enero en CIMAR.

(v) Se utilizó visor.

En cuanto a la diversidad de fitoplancton se encontraron 28 grupos distintos luego de dos días con un total de 1095 células (Cuadro 2).

Cuadro 2. Grupos encontrados en distintos sitios y profundidades. *Golfito, 1997.*

GRUPOS	0 m		2 m		4 m		6 m		7 m		Sitio 1		Sitio 2		Sitio 3		Sitio 4		Sitio 5		Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Amphisolenia</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Amphora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>Anabaena</i>	1	0	0	1	0	3	2	0	0	1	1	0	0	3	1	4	0	2	0	0	19
<i>Asterionella</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	5	1	0	0	1	0	0	0	0	0	9
<i>Asterolampa</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Ceratium</i>	2	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	17	6	1	0	0	0	2	1	35
<i>Chaetoceros</i>	20	1	13	45	2	43	32	1	5	31	37	24	60	21	98	49	33	6	72	27	620
<i>Coscinodiscus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Coccolitophoridos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	5
<i>Dinophysis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Eucampia</i>	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	11
<i>Gymnodinium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	17	15	34
<i>Mastogloia</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Melosira</i>	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4
<i>Navicula</i>	3	1	0	0	1	2	3	1	1	3	7	2	0	2	0	0	1	0	4	1	32
<i>Nitzschia</i>	0	0	0	7	0	8	7	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	6	1	31
<i>Pendinium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3
<i>Pleurosigma</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	11	1	0	1	4	2	0	1	0	0	24
<i>Prorocentrum</i>	1	1	0	0	2	0	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	7	0	5	21
<i>Radiolaria</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Rhizosolenia</i>	6	0	2	0	3	0	0	1	2	4	7	3	14	2	0	0	4	0	3	5	56
<i>Skeletonema</i>	9	0	5	0	2	2	1	0	6	3	20	9	2	5	13	8	0	0	21	14	120
<i>Surirella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stephonopixis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Synedra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Thalassionema</i>	2	0	1	2	0	1	2	0	1	3	5	0	0	3	5	4	3	0	7	0	39
<i>Bacteriastrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	4
Total	47	5	35	65	16	66	56	17	25	62	105	47	98	47	133	70	54	23	152	82	1095

Los géneros más abundantes fueron de diatomeas de la clase Bacillariophyceae: *Chaetoceros* con 620 células, *Skeletonema* con 120 y *Rhizofenia* con 56. Se puede notar también en este cuadro diferencias entre las submuestras tomadas en un mismo sitio. Inclusive los totales para cada submuestreo varían mucho. En cuanto a la diversidad podemos ver como también se encuentran diferencias en la diversidad de los sitios, inclusive entre submuestras del mismo punto o profundidad (Fig.2 y 3). (Shannon: $\log_e x$).

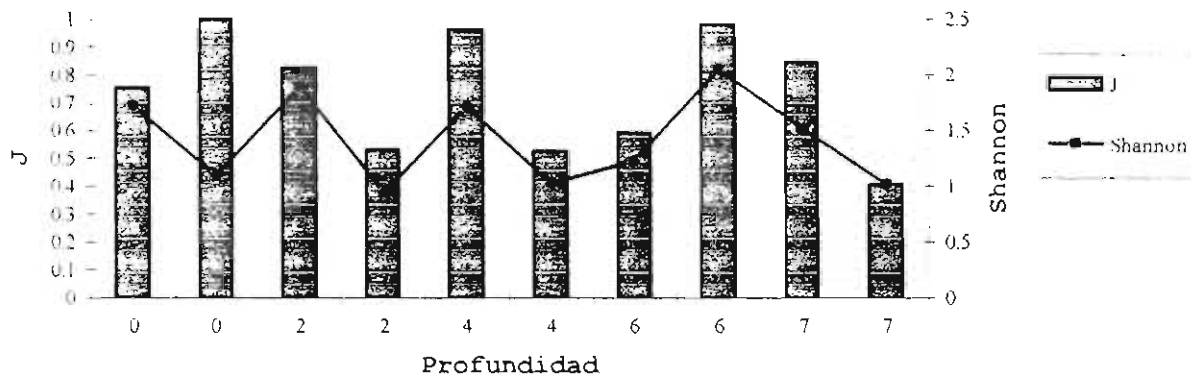


Fig. 2. Diversidad y equidad para diferentes profundidades. Golfito, 1997.

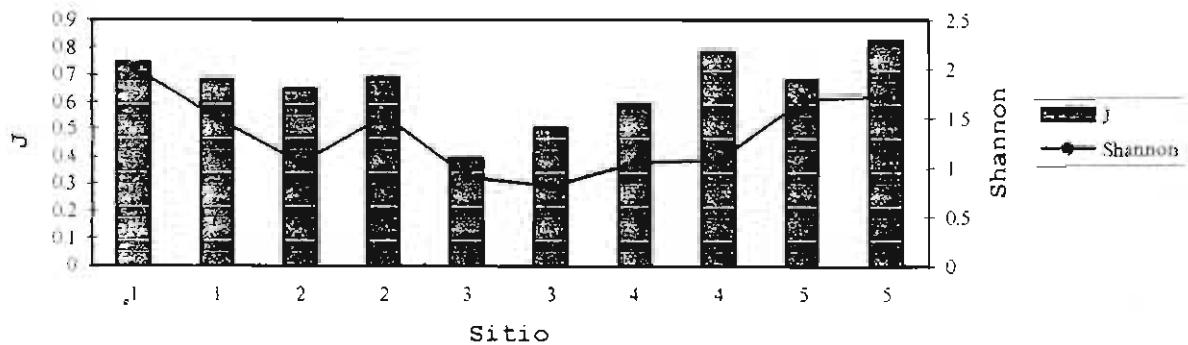


Fig. 3. Diversidad y equidad para los sitios de muestreo. Golfito, 1997.

A pesar de que las diferencias son más marcadas en las muestras tomadas el día 1 a distintas profundidades (Fig.2), las pruebas de Kruskal-Wallis realizadas según el número de especies, total de células, J y Shannon no dieron significativas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores de Kruskal-Wallis (H) para ambos días de muestreo. Golfito, 1997.

		H	p	gl
Dia 1	Total de especies	4.000	0.406	4
	N° de células	4.000	0.406	4
	J	4.000	0.406	4
	Shannon	4.000	0.406	4
Dia 2	Total de especies	4.390	0.356	4
	N° de células	4.036	0.401	4
	J	5.127	0.274	4
	Shannon	7.091	0.131	4

Del mismo modo las diferencias observadas en diferentes sitios de muestreo (Fig.3) se evaluaron igualmente con Kruskal-Wallis para Shannon, J y también para el número de especies encontradas y total de células obteniéndose que éstas diferencias tampoco son significativas (Cuadro 3).

Además es interesante notar cómo las diferencias entre submuestras de una misma profundidad (Fig.2) fueron mayores que las diferencias que se observan en la Figura 3 para submuestras tomadas en el mismo sitio. Esto se debe a que el primer día no se homogenizó la muestra en el Niskin antes de colocarla en los recipientes. Esto ocasionó que la muestra fuera más heterogénea que la que se obtuvo el segundo día luego de homogenizar el Niskin.

Discusión:

Se ha encontrado que en Golfito existe un ambiente bastante homogéneo en cuanto a su diversidad y a la calidad del agua en los distintos sitios y profundidades muestreadas. Al parecer, el movimiento de la marea moviliza la suficiente cantidad de agua como para que se estén dando las mismas condiciones, ya sea frente a Isla Pelicano o frente al muelle. Esto hace que se dé una composición de especies bastante homogénea en todo Golfito pues claramente se nota que ningún género predomina en un sólo sitio (Cuadro 2). Los géneros más abundantes fueron *Chaetoceros*, *Skeletonema* y *Rhizolenia*, todos de diatomeas de la clase Bacillariophyceae (Bold y Wynne, 1978) que se reconoce como uno de los grupos mayores de fitoplancton marino (Round, 1973).

Además es interesante notar como pruebas realizadas en la Quebrada Cañaza dan valores altos de concentración de sílice con un promedio de 4.5mg/L (Castro, 1997) comparados con los que se observan en el cuadro 1. Esto nos puede estar reafirmando la gran capacidad de mezcla de sustancias que se da en Golfito que fácilmente procesa los excesos de sustancias arrojados por los ríos.

Otro punto importante de notar es las diferencias de valores de Secchi que se observan dentro del Golfito (Cuadro 1) y fuera en Golfo Dulce, donde se encuentra un promedio de 5.58 (Estrada, 1997). Esta menor visibilidad se puede interpretar como una mayor cantidad de fitoplancton y por ende una mayor productividad dentro que fuera de Golfito. En áreas cercanas a la orilla del estuario, fenómenos de regeneración de nutrientes pueden determinar índices de productividad diferentes a los esperados en la zona central del golfo. (Brenes, y León, 1988). Es posible también que los ríos estén aportando nutrientes necesarios para el crecimiento del fitoplancton. Los detergentes sintéticos y otras sustancias vertidas al mar agregan altas cantidades de sustancias orgánicas y compuestos fosforados y nitrogenados (Balech, 1977) que estén promoviendo el crecimiento del plancton en Golfito.

Sería interesante realizar un estudio en el que se trabajaran solamente dos sitios pero obteniéndose una mayor cantidad de muestras de cada sitio, además de la utilización de métodos más sensibles para el análisis fisicoquímico para poder observar más detalladamente la homogeneidad del sitio.

Bibliografía:

- Balech, E. 1977. Introducción al fitoplancton marino. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 211p.
- Bold, H y Wynne, M. 1978. Introduction to the Algae. Structure and Reproduction. Prentice-Hall Inc. New Jersey, U.S.A. 686p.
- Brenes, C.L. y León, S. 1988. Algunos aspectos físico - químicos del Golfo Dulce. Ingeniería y Ciencias Químicas 12: 12-16.
- Castro, O. 1997. Determinación del perifiton en dos sitios diferentes. Golfito, 1997. Resultados Segundo Curso Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Este volumen.
- Estrada, E. 1997. Distribución Vertical del Zooplankton en Golfo Dulce y su relación con niveles de clorofila. Resultados Segundo Curso Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Este volumen.
- Mata, A.V. 1995. Comparación de la Macrofauna Bentónica de la Zona Eulitoral de Golfito. 1995. Resultados Primer Curso Biología de Campo. Escuela Biología, U C R. p. 156.
- Round, F.E. 1973. The Biology of the Algae. Edward Arnold Ltd. London, England. 278 p.
- Taylor, F. 1980. Basic Biological Features of Phytoplankton Cells. The Physiological Ecology of Phytoplankton. Edited by I.Morris. University of California Press. California. U.S.A. 625p.
- Zeitzschel, B. 1978. Why study phytoplankton? Phytoplankton manual. Edited by A. Sournia. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. Paris, France. 337 p.

Análisis de la composición del zooplancton en muestreos horizontales utilizando dos tipos de redes

Gabriela Jones

Maricelle Mendez (Ed.), Alvaro Morales (Coord.).

El zooplancton se ha definido como una comunidad de organismos pelágicos con un tamaño que va desde los 2 μ m hasta aprox. 200mm. Los componentes principales del zooplancton consisten de mesoplancton (200 μ m - 2 mm) que incluye cladóceros, copépodos y larvas, así como de macroplancton (2 - 20 mm) compuesto por pterópodos, copépodos, euphausiidos y quetognatos (Omori e Ikeda, 1984).

La cuantificación de la dinámica del ecosistema requiere medidas de los niveles tróficos, grupos funcionales y las especies dominantes (Davis y Wiebe, 1985).

Omori e Ikeda (1984) señalan numerosas variaciones en la composición del zooplancton en un amplio espectro de escalas temporales y espaciales. Algunas variaciones pueden ser debido a crecimiento, reproducción, muerte y migración en poblaciones, otros podrían deberse a efectos aleatorios. Es por esto, que un único método de colecta que involucra un volumen grande de agua difícilmente logra muestrear la composición total de zooplancton de un área, ya que factores como mecanismo y frecuencia de muestreo, grado de evasión de la red, así como migraciones horizontales o verticales de las especies tienen influencia en la densidad verdadera y distribución del zooplancton.

Este estudio tiene como objetivo principal la estimación de los componentes principales del zooplancton comparando dos tipos de redes diferentes en cuanto al diámetro de boca y abertura de poro.

Métodos

Las muestras de plancton se colectaron los días 14 y 15 de enero de 1997 en dos estaciones, una en el Golfo y otra frente a Punta Voladera con dos repeticiones por sitio. En cada estación se utilizó una red de arrastre Hessel de 280 μ m y una Pleuston de 1000 μ m de abertura de poro. El muestreo superficial (aprox. 1m de profundidad) se hizo durante 5 min. a una velocidad constante de 1nudo.

Después de cada barrido, las redes fueron lavadas con agua de mar para concentrar el plancton dentro del copo final de la red, para luego transferirlo a un frasco de vidrio. En la fijación de las muestras se agregó 5 ml de formalina al 20% para cada una. Para análisis posteriores, las muestras fueron divididas dependiendo de la biomasa total de plancton a un máximo de 1/128 de la muestra original usando un separador de Folsom. Las submuestras se separaron en grupos taxonómicos, cuantificándose el número de individuos y se estimó la abundancia expresada como individuos por m³ de agua filtrada.

Se comparó el número de individuos / taxón para las muestras, mediante un análisis de varianza donde se estudió el efecto de el tipo de red y el sitio de muestreo sobre esta variable. El índice de Shannon y el de similitud de Morisita se utilizaron para estimar respectivamente la diversidad de cada sitio y comparar las muestras en cada estación.

Resultados

Los componentes principales del zooplancton son los copépodos, larvas de crustáceos y los quetognatos (Figs. 1 y 3).

No se encontraron diferencias significativas en cuanto al efecto de el tipo de red ($F=3.185$, $gl=1/57$, $P=0.080$) ni para los sitios de muestreo ($F=2.847$, $gl=1/57$, $P=0.097$).

En el cuadro 1 se presentan los valores para el índice de Shannon y equidad.

Cuadro 1: Número de taxa, número de individuos(N), índice de Shannon(H) y equidad para cada muestreo. Golfito, 1997.

Muestreo	Número de taxa	N	H	J
Pta. Voladera 1	16	559	2.5789	0.6447
Pta. Voladera 2	20	3507	3.3243	0.7692
Golfito 1	24	1574	3.1184	0.6801
Golfito 2	16	269	3.1886	0.7971

Se encontraron diferencias en la diversidad de las muestras tomadas frente a Pta. Voladera (Cuadro 1) con la menor similitud entre sitios (22.4%). Ambas muestras comparten 12 especies y la muestra Pta. Voladera 2 presenta un mayor número de taxa y de individuos para este sitio. La mayor similitud (91.6%) entre muestras es para Golfito 1 y 2, la diversidad es semejante en ambas (Cuadro 1).

Discusión

Wangelin y Wolff (1996) observaron para el Golfo Dulce un espectro de biomasa desarrollado y uniforme, dominado por zooplancton gelatinoso, quetognatos grandes y ostracodos. Esto sugiere un mejor desarrollo de la comunidad planctónica que es trofodinámicamente compacta.

Las dos redes empleadas muestran una dominancia de ciertos grupos, los cuales coinciden con el estudio antes mencionado. Importante es notar la diversidad de taxa presentes que se obtienen ya sea en mayor ó menor grado de acuerdo al tipo de red (Anexo).

La estación frente a Pta. Voladera es el único sitio que presenta diferencias en la diversidad de sus muestras así como una menor similitud, aparentemente esto pueda deberse a un error de muestreo o a la influencia de marea en la salida del Golfito. Es probable que en este sitio, haya una mayor influencia de corrientes marinas, lo que puede afectar la distribución de los organismos.

Hardy (1956) señala la migración vertical como un mecanismo potencialmente importante por el cual los organismos planctónicos pueden regular su posición horizontal. De esta forma, es ampliamente conocido que si el período de migración vertical está exactamente sincronizado con el período de mareas resulta un mecanismo de transporte particularmente eficiente (Hill, 1991).

Ambos tipos de redes empleadas mostraron diferencias en cuanto a los grupos de taxa muestreados a pesar de no haber diferencias estadísticas entre ellas, así por ejemplo con la red Pleuston se capturó ctenoforos, medusas y copépodos de mayor tamaño, los cuales no se capturaron con la red Hessel. Organismos de menor tamaño como los ostrácodos no fueron retenidos con la red Pleuston (Figs. 2 y 4).

El zooplancton incluye organismos con motilidad bastante desarrollada , por lo tanto , pueden evadir activamente las redes que se emplean ; asimismo la disminución del área en la boca de la red baja la cantidad de agua filtrada (Boltovsky , 1981); el tamaño del poro, también es uno de los factores importantes de considerar a la hora de muestrear, ya que un organismo muy pequeño fácilmente se colará por un poro de mayor tamaño; para que éste sea retenido debe ir unido, por ejemplo, a una maraña de materia orgánica (A. Morales com. pers.).

Para examinar la biomasa de zooplancton en cierta área es conveniente hacerlo con diferentes tipos de redes , tamaños de mallas y diferentes estrategias de muestreo para comparar los patrones de distribución (Schwoerbel, 1975 ; Boltovsky,1981; Omori & Ikeda , 1984 ;Allison & Wishner, 1986). Por otro lado , es importante determinar si el muestreo hecho sólo durante el día podría subestimar significativamente la composición y abundancia del zooplancton del lugar (Buskey ,1993).

Bibliografía

- Allison, S. K. y K. F. Wishner. 1986. Spatial and temporal patterns of zooplankton biomass across the Gulf Stream . *Marine Ecology - Progress series* 31: 233-244.
- Andrew, N. L y B.D. Mapstone. 1987. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanogr. Mar . Biol. Ann. Rev.*25:39-90.
- Boltovsky, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino . Public. especial del INIDEP. Mar de Plata , Argentina. 936 pp.
- Buskey, E.J. 1993. Annual pattern of micro - and mesozooplankton abundance and biomass in a subtropical estuary. *Journal of Plankton Research* 15 (8): 907- 92.
- Davis, C. S. y P. H. Wiebe. 1985. Macrozooplankton biomass in a warm - core gulf stream ring: time series changes in size structure, taxonomic composition, and vertical distribution. *Journal of Geophysical Research* 90(c5):8871-8884.
- Hill, A.E .1991. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Marine Biology* 111:485-492.
- Omori, M. y T. Ikeda. 1984.*Methods in Marine Zooplankton Ecology*. John Wiley & Sons. Canada. 332 pp.
- Schwoerbel, J. 1975. *Métodos de hidrobiología*. H. Blume ediciones.Madrid. 262 pp.
- von Wangelin, M y M. Wolff. 1996. Comparative biomass spectra and species composition of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya , Pacific coast of Costa Rica.*Rev. Biol. Trop.* 44(3):135-155.

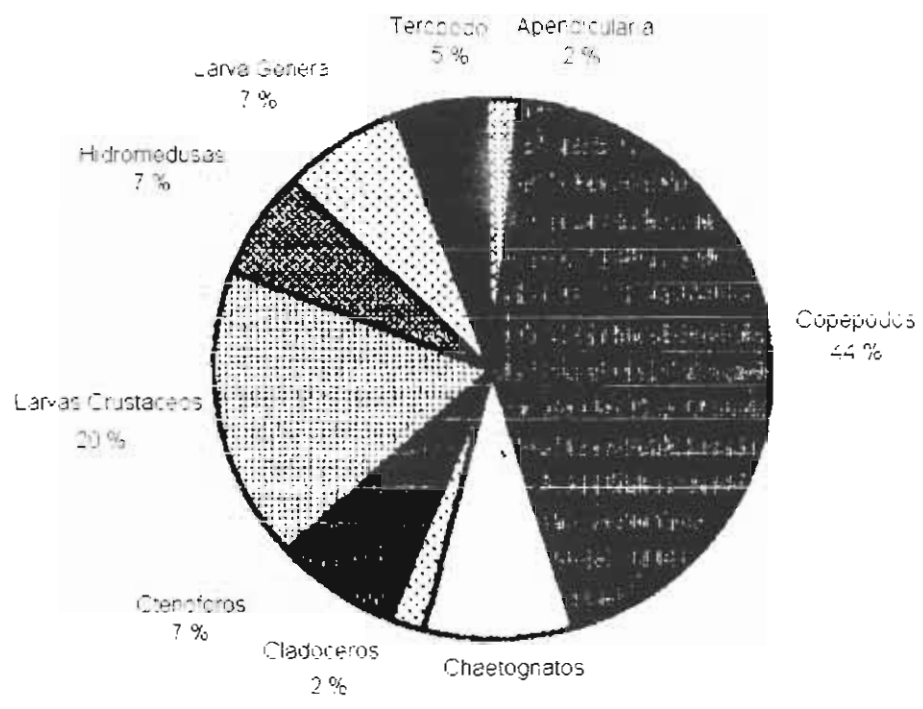


Fig. 1: Grupos dominantes del zooplancton (%) muestreados con la red Pleuston Frente a Punta Voladera. Golfo Itto 1997.

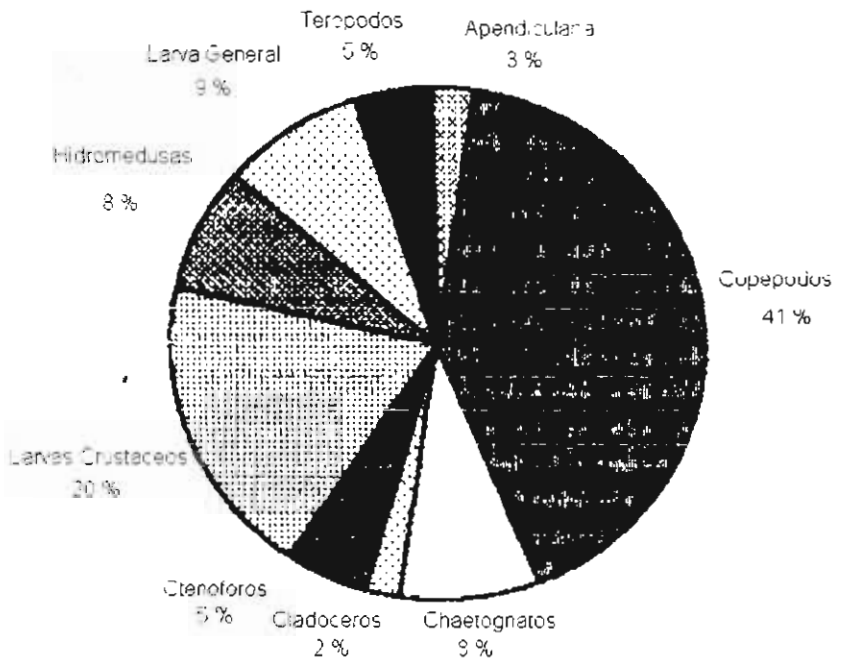


Fig. 2: Grupos dominantes del zooplancton (%) muestreados con la red Pleuston en Golfo Itto. Golfo Itto 1997.

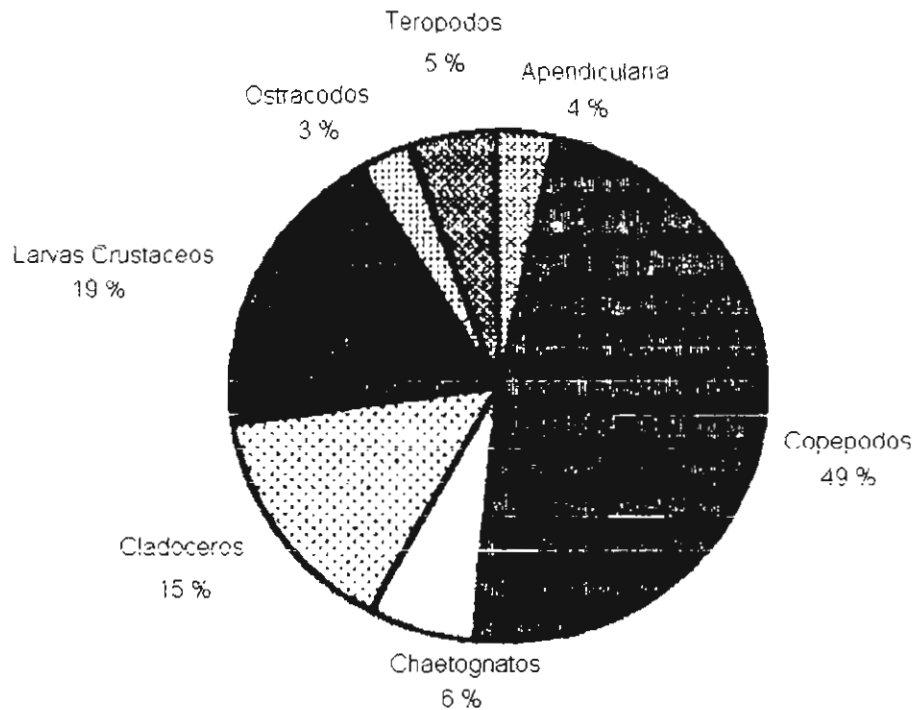


Fig. 3: Grupos dominantes del zooplancton (%) muestreados con la red Hessel Frente a Punta Voladera, Golfo 1997.

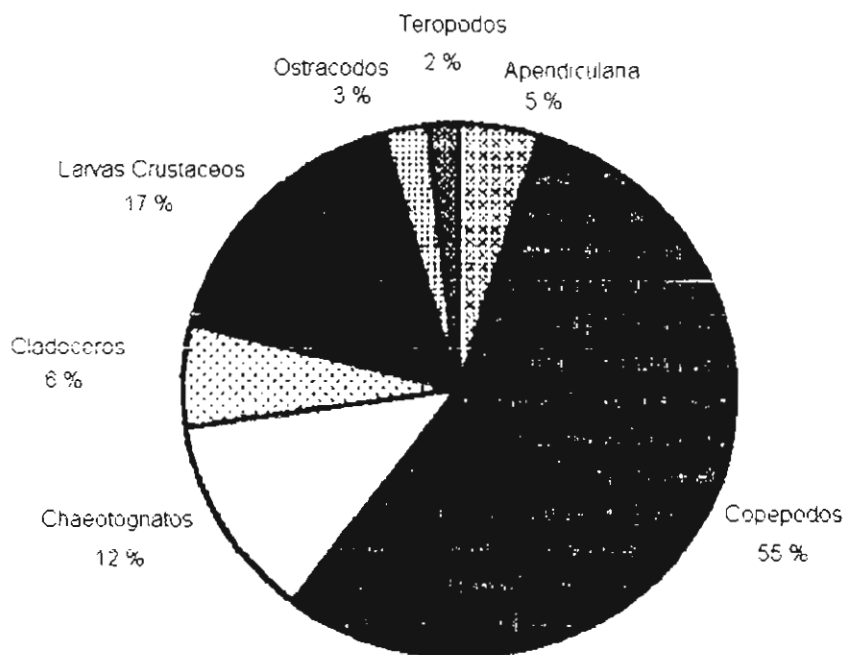


Fig. 4: Grupos dominantes del zooplancton (%) muestreados con la red Hessel en Golfo, Golfo 1997.

Anexo

Grupo	Red Hessel	Red Pleuston
Apendicularios	X	X
Calanidos	X	X
Cavolinidos	X	X
Chaetognatos	X	X
Cladóceros	X	X
Coryacaeus	X	
Ctenóforos		X
Cypris	X	
Hidromedusas	X	X
Huevo crustaceo	X	
Ictioplankton	X	X
Larva poliquetos	X	X
Misis	X	X
Nauplios de Cirripedios	X	
Nauplios de Copépodos	X	
Ostrácodos	X	
Radiolarios	X	
Terópodos	X	X
Zoeas	X	X

Comparación de insectos acuáticos en área de sol y sombra en la Quebrada Cañaza

Dylana Ulate Fuentes

Caty Frenkel (Ed.) Monica Springer (Coord.)

Los insectos constituyen un grupo grande y predominantemente terrestre de organismos, y sólo cerca del diez por ciento o menos de las especies son acuáticas (McCafferty 1983). Los insectos han desarrollado diversas adaptaciones acuáticas, reflejando su exitosa invasión en el agua.

En general existen dos diferentes hábitats acuáticos en donde se desarrollan estos artrópodos. Lóticos: son aquellos sitios en donde el agua corre, tales como ríos y arroyos. La turbulencia de esas corrientes brinda un medio natural de aereación del agua, provocando así la oxigenación necesaria para la vida animal y hábitats lénticos: son aquellos donde el agua está estancada, tal como sucede en los lagos (McCafferty 1983). Los ríos son especialmente susceptibles a influencias externas y por lo tanto son infinitivamente variables.

También, se clasifican de acuerdo con el hábito alimentario de los insectos acuáticos (Merrit y Cummins 1979), existen sistemas generales de clasificación relacionados. De esta manera encontramos insectos trituradores, colectores, raspadores, perforadores, depredadores y parásitos que a su vez, según McCafferty (1983), pueden ser situados dentro de cuatro grandes categorías: carnívoros, detritívoros, herbívoros, y parásitos. Así mismo todas estas, exceptuando la última, se subdividen en macróvoros o micróvoros según el tamaño del alimento que ingieren.

Los insectos acuáticos macróvoros incluyen en su alimentación a otros insectos acuáticos, invertebrados, algas filamentosas, plantas vasculares acuáticas, detritos y animales o insectos muertos. La mayoría de estos, asimilan partículas mayores a 10 micrones cúbicos mientras que los micróvoros se alimentan de organismos microscópicos tales como algas unicelulares, bacterias, algunos hongos y zooplacton, o partículas pequeñas de detritos.

La temperatura tiene un efecto profundo en los organismos acuáticos como un factor directo en procesos fisiológicos y como un limitante en la disolución del oxígeno (Usinger 1956); además la intensidad de la luz parece ser un factor importante en la determinación de la distribución y productividad de las algas en los ríos (Robinson y Samuel 1987).

El siguiente trabajo se desarrolló con el fin de comparar la macroinvertebrados acuáticos en áreas sombreadas y áreas soleadas en la Quebrada Gamba y la Quebrada Cañaza.

Métodos

El estudio se realizó durante los días 13, 14, 15 de enero, en la Quebrada Cañaza y la Quebrada Gamba, Golfito. Se muestrearon dos sitios distintos en la Quebrada Cañaza, bajo dos condiciones: sol y sombra, durante un día; en la Quebrada Gamba se estudió un solo sitio pero durante dos días seguidos e igualmente bajo condiciones de sombra y sol.

En la Quebrada Gamba se utilizó un día el método Surber y el siguiente día el método cualitativo o colecta directa. Se muestreó durante cincuenta minutos tratando de cubrir tres microhábitats: remanso, corriente fuerte y corriente leve. En la Quebrada Cañaza se utilizó el método cualitativo solamente, muestreando durante diez minutos cada microhábitat en sol y sombra en los dos sitios de estudio.

Se calculó chi-cuadrado para conocer las desviaciones en las distribuciones de los órdenes que tuvieron mayor cantidad de familias: Coleoptera, Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, y Trichoptera, tanto en sol como en sombra de ambas quebradas. Se calculó el Índice de Shannon con \log_2 para conocer la diversidad de los sitios en sol y sombra. La t-student se utilizó para comparar el promedio de géneros presentes en sol y sombra de cada quebrada.

Resultados

Se encontró un total de 53 especies de 12 órdenes de macroinvertebrados acuáticos. (Ver cuadro).

En la Quebrada Gamba se encontraron 11 órdenes de insectos para un total de 42 especies y 319 individuos. Los órdenes más comunes fueron Coleoptera, Ephemeroptera, Odonata y Trichoptera. Se encontraron pocos individuos de Blattodea, Hydrocarina y Megaloptera (ver cuadro).

Cuadro. Géneros de insectos acuáticos, según río, método sitio y condición de muestreo. Golfito, 1997.

ESPECIE	RÍO LA GAMBA				RÍO LA CAÑAZA			
	METODO				METODO			
	Cualitativo		Surber		Cualitativo		Cualitativo	
	Condición				Condición			
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra
<i>Blattodeasfsg</i>	5	0	0	0	3	11	12	0
<i>ColeopteraDryopidae</i> g1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>ColeopteraDryopidae</i> g2	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>ColeopteraDytiscidae</i> g	0	4	0	0	32	10	0	0
<i>ColeopteraElmidae</i> Dicersus	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>ColeopteraElmidae</i> Neocyloepus	0	0	5	5	0	0	0	0
<i>ColeopteraElmidae</i> Planocerus	0	2	4	2	0	0	0	0
<i>ColeopteraElmidae</i> Pseudodisersus	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>ColeopteraElmidae</i> g	0	0	1	0	0	0	0	6
<i>ColeopteraHydrophilidae</i> g	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>ColeopteraPsephenidae</i> Psephenops	0	1	0	0	0	0	3	1
<i>ColeopteraPtilodactylidae</i> Anchytarsus	0	5	4	2	0	0	0	3
<i>ColeopteraScirtidae</i> Elodes	0	2	0	0	0	0	1	1
<i>ColeopteraStaphylinidae</i> gen. undet	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Collembolasfsg</i>	0	0	0	0	0	0	3	1
<i>DipteraChironomidae</i> g	0	2	2	2	1	0	0	1
<i>DipteraDolichopidae</i> g	0	0	0	0	11	6	2	1
<i>DipteraPsychodidae</i> Marvina	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dipterasfsg</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>DipteraSimuliidae</i> Simulium	0	1	7	0	0	1	0	7
<i>DipteraTipulidae</i> Hexatoma	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>EphemeropteraBaetidae</i> Baetodes	0	1	1	0	0	0	0	6
<i>EphemeropteraBaetidae</i> Camelobaetis	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>EphemeropteraBaetidae</i> gen. undet.	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>EphemeropteraBaetidae</i> g	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>EphemeropteraLeptohyphidae</i> Leptohyphes	0	16	30	3	0	0	0	17
<i>EphemeropteraLeptohyphidae</i> Tricorythodes	0	2	0	1	4	1	3	0
<i>EphemeropteraLeptophlebiidae</i> Farrodes	0	2	3	0	0	0	0	1
<i>EphemeropteraLeptophlebiidae</i> Hagenulopsis	0	0	1	0	1	0	2	0

Cuadro 1 (CONTINUACIÓN)

Ephemeroptera Leptophlebiidae Thraulodes	0	4	0	0	1	0	0	41
Ephemeroptera Leptophlebiidae Traverella	0	0	9	0	0	0	0	0
Hemiptera Germdaesg	0	7	2	0	3	3	4	2
Hemiptera Naucoridae Ambrysus	0	0	1	0	0	0	2	0
Hemiptera Velidae Rhagovelia	0	3	11	0	0	0	2	18
Hemiptera Velidaeesg	0	1	0	0	1	1	1	0
Hydrocarrinasfsg	0	1	0	0	0	0	1	1
Lepidoptera Pyralidae Penophila	0	0	0	0	0	0	1	1
Megaloptera Corydalidae Corydalus	0	1	0	1	0	0	0	0
Odonata Calopterygidae Hetaerina	0	2	6	6	0	0	0	0
Odonata Coenagrionidae Argia	0	0	1	0	3	0	0	0
Odonata Libellulidaeesg	0	1	0	0	0	0	0	0
Odonata Megapodagrionidae Heteragrion	0	0	0	0	2	11	6	1
Odonata Megapodagrionidae Philogenia	0	0	0	3	1	0	1	0
Odonata Megapodagrionidaeesg	0	0	0	2	8	8	2	0
Odonata Platystroctidae Palaemnema	1	0	0	0	0	1	0	1
Odonata Polythoridae Cora	0	4	1	0	11	2	7	0
Plecoptera Perlidae Anacroneturia	5	11	0	7	8	3	23	11
Trichoptera Calamoceratidae Phylloicus	7	7	0	2	1	0	0	2
Trichoptera Glossosomatidaeesg	3	1	1	0	7	3	11	0
Trichoptera Hydropsychidae Leptonema	6	6	0	7	0	0	0	3
Trichoptera Hydropsychidae Smicridea	28	15	13	1	20	18	37	5
Trichoptera Leptoceridae Nectopsyche	0	6	0	0	0	0	0	1
Trichoptera Odonoceridae Marilia	0	0	1	0	0	0	0	0
TOTAL	57	111	105	46	119	111	124	140
SH-LYNON*	0.7386	0.6995	-	-	0.8436	0.8523	-	-

*El resultado corresponde para el total de las áreas de sol y de sombra en las quebradas correspondientes

Los Coleoptera tuvieron mayor presencia en la condición sombra (24) que en la condición sol (21). En este sitio, no se encuentran diferencias en cuanto a la preferencia de hábitats de los coleópteros ($X^2=11.82$, g.l.=12, $p>0.05$)(ver cuadro).

En los órdenes Odonata (9 individuos en sol, 19 en sombra), y Plecoptera (5 individuos, 11 en sombra, ver cuadro) tampoco se encuentran diferencias entre el orden de macroinvertebrado y la preferencia de hábitat ($X^2=10.70$, g.l.=7, $p>0.05$, y $X^2=2.25$, g.l.=1, $p>0.05$, respectivamente).

Del O. Ephemeroptera hubo 44 individuos en condición de sol y 31 en condición de sombra, y del O. Trichoptera también hubo mayor representatividad en sol (61 individuos) que en sombra (54 individuos)(ver cuadro). En estos hay variación de los individuos de cada orden en función al hábitat : respectivamente $X^2=23.60$, g.l.=9, $p<0.05$ y $X^2=16.21$, g.l.=7, $p<0.05$.

En la Quebrada Cañaza se hallaron 11 órdenes de macroinvertebrados totalizando 52 especies y 494 individuos. Al igual que en la Quebrada Gamba, los órdenes más comunes fueron Coleoptera, Ephemeroptera, Odonata y Trichoptera (ver cuadro).

Los individuos del O. Coleoptera estuvieron en mayor presencia en las áreas soleadas (37 ind.) que en las áreas sombreadas (28 ind.). Se encuentran diferencias entre los individuos de este orden y la preferencia de hábitat ($X^2=27.52$, g.l.=12, $p<0.05$).

Del O. Ephemeroptera 11 individuos estuvieron en áreas de sol y 70 en áreas de sombra; existen diferencias en cuanto a la selección de hábitat ($X^2=36.80$, g.l.=9, $p<0.05$).

Se observa que del orden Odonata se encuentran 41 ind. en condición de sol y 24 ind. en condición de sombra hallándose preferencia de hábitat por parte de los organismos del orden ($X^2 = 20.82$, g.l.=7, $p < 0.05$).

En los órdenes Plecoptera (31 ind. en sol y 14 en sombra) y Trichoptera (77 ind. en sol y 39 ind. en sombra) también se encontraron diferencias en la presencia de los individuos de estos grupos y la condición sol o sombra ($X^2 = 6.42$, g.l.=1, $p < 0.05$), respectivamente. Ver cuadro.

Con el Índice de Shannon (ver cuadro) se puede observar que para la Quebrada Gamba, las áreas soleadas son más diversas que las sombreadas; lo contrario ocurre para la Quebrada Cañaza.

Al aplicar la prueba t-student a las dos condiciones de cada quebrada se encontró que no existen diferencias en cuanto a la cantidad de géneros de macroinvertebrados presentes en cada una. Para la Q. Gamba (t-student = 0.40, g.l.=60, $p > 0.05$) y para la Q. Cañaza (t-student = 1.40, g.l.=59, $p > 0.05$).

Discusión

En la Quebrada Cañaza se encontraron diferencias significativas entre los individuos del O. Plecoptera y la preferencia de hábitat, hallándose una mayor cantidad de individuos en sol. En la Quebrada Gamba, para las preferencia de hábitat de los organismos de este orden, las diferencias no fueron significativas, aunque se encontró mayor número de individuos en sombra que en sol. Es posible que la toma de muestra haya afectado los resultados en ambas quebradas, por que se sabe que estos organismos aparecen en todos los cuerpos de agua fresca naturales o artificiales que tengan un adecuado abastecimiento de O_2 disuelto (McCafferty 1983). En áreas sombreadas la temperatura del agua es menor y la disolución del oxígeno mayor.

A pesar de que las diferencias entre la preferencia de hábitat (sol / sombra) no son significativas para el O. Odonata en la Q. Gamba, en este sitio se encontraron más individuos en sombra que en sol. Posiblemente esto se deba a que la preferencia de temperatura es un importante mecanismo de regulación en animales ectotérmicos cuya temperatura corporal es influenciada fuertemente por las temperaturas ambientales (Leggott y Pritchard 1986). En la Quebrada Cañaza se encontraron más organismos en las áreas soleadas que en las de sombra y las diferencias son significativas. Errores con el método utilizado podría ser la causa de estos resultados.

En la Quebrada Gamba, como se esperaba, en las áreas soleadas se encontró mayor número de individuos del O. Ephemeroptera y este resultado es significativo. Lo contrario sucede en la Q. Cañaza donde es significativo el que los individuos estén en mayor cantidad en la sombra. Posiblemente exista alguna influencia del tipo de captura, ya que según Merrit y Cumming (1979), los efemerópteros son micróvoros colectores de partículas suspendidas de materia orgánica y raspadores de perifiton.

Al igual que los efemerópteros, los tricópteros son más abundantes en áreas soleadas. Los resultados son significativos para ambas quebradas. Los tricópteros se alimentan de materia vegetal y algas adheridas a las rocas (Roldán 1988). La penetración de la luz es un factor limitante en las zonas fotosintéticas, por lo que el perifiton es más abundante donde exista mayor penetración solar.

El hecho de que en la Quebrada Cañaza se encontraran diferencias significativas por la preferencia de hábitat probable que se deba a que estos organismos necesitan aguas limpias con altas concentraciones de oxígeno y temperaturas medias (Roldán 1988). Se podría decir que en áreas con sombra la temperatura es más baja comparada con las áreas soleadas, lo que beneficia la disolución de oxígeno.

Respecto a los hemípteros, conocidos como los patinadores, existe un problema de metodología, ya que la cantidad de captura depende del esfuerzo y esta última no fue estandarizada por lo que no se pueden interpretar los resultados.

Al ser las áreas de sombra menos alteradas que las áreas soleadas (Monica Springer com pers), es posible que en estas existan más microhábitats, tales como hojas en descomposición, adecuados para la existencia de ciertos organismos, provocando, a la hora del experimento, diferencias entre un sitio y otro, aunque los resultados del Shannon para la Q. Cañaza expresan que las diferencias entre sol y sombra no son significativas debido posiblemente al método utilizado ya que, como se mencionó antes, es muy subjetivo.

Las pruebas t-student expresan que no existen diferencias significativas entre sol y sombra en ambas quebradas con respecto al número de individuos presentes. Estos resultados quizás estén relacionados con factores tales como la eutroficación del cauce de las quebradas, ya que la diferencia de los elementos disueltos en el agua podría convertirse en un factor que altere el comportamiento de los organismos.

Para posteriores investigaciones se sugiere la aplicación de esta metodología, en claros dentro del bosque en donde la incidencia de alteraciones antropogénicas sea mínima.

Bibliografía

- Leggott, M. y Pritchard, G. 1986. Thermal preference and activity thresholds in populations of *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae) from habits with different thermal regimes. *Hydrobiologia*. 140: 85-92.
- McCafferty, W.P. 1983. *Aquatic entomology*. Jones and Bartlett Publisher. USA. 448 pp.
- Merrit, R.W. y Cummins, K.W. 1979. *An introduction to the aquatic insects of North American*. Kendall, Hunt Publishing Company. USA. 441pp.
- Robinson, C. y Rushforth, S. 1987. Effects of physical disturbance and canopy cover on attached diatom community structure in an Idaho Stream. *Hydrobiologia*. 154: 49-59.
- Roldan, P.G. 1988. *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. Fondo Fen Colombia, Colciencias. Universidad de Antioquia. 217pp.
- Usinger, R. 1956. *Aquatic insects of California*. University of California Press. London. 508pp.

Presencia de perifiton en dos sitios de una quebrada

Olivier Castro Morales

Johel Chaves (Ed.), Gerardo Umaña (Coord.)

El impacto residencial, el desarrollo agrícola y la deforestación afectan los ecosistemas acuáticos, disminuyendo los nutrientes en las comunidades de perifiton, produciendo cambios en el pH (Morgan 1987, Freeman 1989).

El término perifiton se utiliza para designar todas aquellas comunidades, animales y vegetales que viven adheridas a sustratos vegetales, rocas o cualquier tipo de material natural o artificial sumergidos (Roldán, 1992). Este se puede clasificar dependiendo el sustrato donde se encuentre (Porter 1993, y Roldán 1992).

El perifiton es importante en los ecosistemas acuáticos porque contribuyen con un 70-80% de la productividad total, recicla una gran cantidad de nutrientes y además se utiliza como indicadores de agua. (Roldán, 1992); Talf (1964); Welch, *et. al.* (1988). Algunas especies utilizadas, son aquellas que toleran la alta acidez tal como al *Oscillatoria sp* y *Characium*, mientras que otras crecen solamente en medios oligotróficos y oxigenados como *Fragilaria sp*, *Achnanthes pinnata*, *diatomea hiemada*. (Roldán, 1994, Williams 1964).

Determinar la presencia de perifiton en dos sitios, uno expuesto al sol y otro no, identificar los principales componentes del perifiton, describir las características físico-químicas de los sitios de muestreo. son los objetivos planteados en la presente investigación.

Métodos

El estudio se realizó el 15 de enero de 1997, en la quebrada Cañaza, del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gofito, Puntarenas. En el sitio se escogieron dos lugares con características topográficas similares pero uno sombreado y otro expuesto al sol. En cada uno de los sitios se marcaron cinco transectos perpendiculares al río con una distancia de dos metros entre uno y otro; se utilizó como cuadrícula un visor de 15.7 cm de diámetro, para determinar la presencia de perifiton.

Se recolectaron muestras de perifiton presentes para su posterior identificación en el laboratorio. En cada sitio se midió el pH, temperatura, oxígeno disuelto, dióxido de carbono, nitratos, sulfatos, silicatos, dureza del agua y velocidad de la corriente.

Resultados

El pH fue el mismo para ambos sitios como también lo son los nitratos, fosfatos y dureza del agua. La concentración de oxígeno fue mayor en el lugar sombreado, mientras que la temperatura del agua fue mayor en el lugar soleado, al igual que los silicatos. La velocidad promedio del agua así como la concentración de dióxido de carbono fueron mayores para el sitio no expuesto al sol (cuadro 1).

Los géneros del perifiton encontrados en el sitio Expuesto al sol son: *Chroococcus*, *Denticula* y *Lyngbya* y para el sitio no expuesto al sol: *Navicula*, *Chroococcus*, *Cladophora*, *Bacterias*, *Hifas*, *Euglena*. Teniendo el sitio soleado menor diversidad de géneros.

La diferencia de número de perifiton presente por sitio no fue significativa, ($X^2 = 0.514$, $gl = 1$,

p = 0.474) (fig. 1).

Discusión

Se realizó la medición de nutrientes tales como: fosfatos, nitratos y silicatos porque estos son factores importantes en el desarrollo del perifiton (Porter *et.al.* 1993).

En el lugar soleado fue donde se presentó mayor cantidad de silicatos probablemente debido al efecto de la erosión que presentaba el sitio.

El lugar de estudio presentó condiciones básicas con un pH de 8, en ambos sitios. El aumento en los niveles de pH y concentración de nitrato afectan a las comunidades de perifiton (Morgan 1987) Siendo el pH básico donde mejor se desarrollan las comunidades de perifiton, ya que bajo estas condiciones los nutrientes están más disponibles (Roldán, 1992).

En el lugar soleado se obtuvo una menor concentración de oxígeno disuelto en el agua probablemente se debe a que presentó una mayor temperatura, porque la solubilidad del oxígeno aumenta conforme disminuye la temperatura (Roldán 1992).

Las mediciones de dióxido de carbono en el campo fueron muy variadas debido a la dificultad de apreciar el viraje de la fenolftaleína a color rosado lo cual se toma muy subjetiva, pudiéndose producir errores de hasta un 50% o más (Roldán 1992).

El sitio no expuesto al sol presentó un mayor número de géneros, y una mayor cantidad de observaciones donde el perifiton estaba presente (fig.1) sin embargo esta última diferencia no es significativa. Este sitio estaba compuesto por rocas grandes y hojas, siendo el preferido por el perifiton (Porter, *et. al.* 1992).

En el lugar soleado se presentó una cantidad menor de géneros al contrario de resultados obtenidos por Robinson y Rushforth (1987); Kelly (1983), en sus trabajos mencionan que la intensidad de la luz puede ser un factor importante en la determinación y productividad de algas en un riachuelo y que la producción de perifiton puede ser inhibida por una baja intensidad de la luz típico de las quebradas, donde están cubiertas por el dosel. Una posible explicación es que en el lugar expuesto al sol exista una mayor competencia por el sustrato y se establezcan únicamente aquellos géneros más aptos para soportar exposiciones mayores al sol.

Un error de muestreo en este estudio fue realizar un conteo de la diversidad de géneros del lugar y no la abundancia.

Cuadro 1. Condiciones físico-químicas determinadas en el agua de la quebrada la Cañaza, para dos sitios diferentes. (Golfito, 1997).

Lugar	velocidad (m/s)	Temp	pH	Oxígeno	Dureza (ppm)	Nitrato	Fosfato	Silicatos	CO2
Sombra	0.63	23	8	8.2	68	0.2	0.2	4	7
	0.25	-	-	-	68	0.2	0.2	4	4
Sol	0.36	24	8	7.8	68	0.2	0.2	5	4
	0.40	-	-	-	68	0.2	0.2	5	3

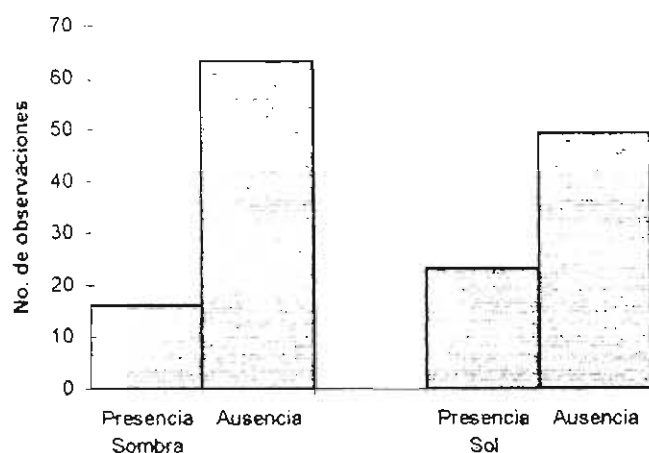


Fig. 1. Presencia de perifiton en dos sitios diferentes de la quebrada Cañaza. (Golfito, 1997)

Bibliografía

- Freeman, M. 1986. The role of nitrogen and phosphorus in the development of *Cladophora glomerata* (L.) Kützing in the Manawatu River, New Zealand. *Hidrobiología*. 131 : 23-30.
- Kelly, M. 1983. Light and the annual variation of oxygen-and carbon-based measurements of productivity in a macrophyte-dominated river. *Limnology and oceanography*. 28: 503-515.
- Morgan, M. 1987. Impact of nutrient enrichment and alkalization on periphyton communities in the New Jersey in Barrens. *Hidrobiología*. 144 : 233-241.
- Porter, D., Cuffney, T., Gurtz, M. y Meador M. 1993. Methods for Collectin Algal Samples as Part of the National Water-Quality Assessment Program. North Carolina. U.S.A. 39 p.
- Robinson C. y Rushforth S. 1987. Effects of physical disturbance and canopy cover on attached diatom community structure in an Idaho stream. *Hidrobiología*. 154 : 49-59.
- Roldán, P. 1992. Fundamentos de Limnología Neotropical. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 521.
- Webb, K. y Merritt, R. 1987. The influence of diet on the growth os *Stenonema vicarium* (Walker) (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Hidrobiología*. 153: 253-259.
- Welch, E., Jacoby, J., Homer, R., y Seeley, M. 1988. Nuisance biomass level of periphytic algae in streams. *Hidrobiología*. 157 : 161-168.
- Williams, L. 1964. Possible relation between plankton-diatom species numbers and water-quality estimates. *Ecology*. 45: 809-823.

Comparación de dos tipos de red en un arrastre vertical, en la abundancia y composición del Zooplancton, Golfo Puntarenas.

Cristina Villavicencio Rosales

Esteban Estrada M. (Ed), Alvaro Morales (Coord.)

Tanto los océanos como los lagos de agua dulce contienen una inmensa diversidad de organismos microscópicos que son libres nadadores o están suspendidos en el agua, los cuales se les denomina plancton. Este grupo de organismos se divide en fitoplancton (vegetal) y zooplancton (animales). (Schwoerbel, 1975).

Las comunidades de plancton juegan un papel importante en la dinámica trófica del océano. Esta comunidad que incluye plantas y animales, forma interacciones con los niveles de alto nivel trófico, como son los peces (Omori e Ikeda 1984).

El plancton pelágico es llevado por corrientes, pero poseen la capacidad de desplazarse entre estratos horizontales y a lo largo de una capa vertical (Omori e Ikeda 1984). La distribución se define en estratos horizontales dependiendo de factores fisicoquímicos, pero algunos organismos pueden realizar una extensiva migración hasta llegar a grandes profundidades en el océano (Swoerbel 1975, Hossfeld B et al 1994). Para el estudio del plancton se utilizan diferentes métodos de colecta, uno de ellos es el arrastre con redes de diferente tamaño de poro, que filtran un volumen determinado seleccionado por el investigador, dependiendo de que organismos pretende estudiar. El rango de organismos que se desea coleccionar va en función directa al tamaño de la red. Sin embargo, no todos los organismos son retenidos, aun cuando sean de mayor tamaño que el poro de la red. Otros factores que están asociados con este método son pérdida de organismos por evasión de la red y la eficiencia de la filtración influenciada por velocidad del arrastre o colmatación (Boltovoskoy 1984).

El objetivo del presente estudio es comparar el tipo de red en el arrastre vertical con la composición y abundancia de zooplancton. Como segundo objetivo se realizará una comparación general entre arrastres vertical y horizontal, con los dos tipos de red.

Métodos

El estudio se realizó en el Golfo Dulce en el sector frente a Punta Voladera, con un 1/8 de nubosidad, poco oleaje y marea baja. Se hizo un muestreo de arrastre vertical a velocidad constante, por método manual. Se utilizaron dos redes, una de 280 micras de poro (Hensen) y la otra de 10000 micras (Pleuston). De cada una se tomaron dos muestras. El muestreo con 280 micras se realizó desde los 40 metros de profundidad y el segundo se inició a los 30 metros.

Las muestras se fijaron en formalina al 5% y posteriormente en el laboratorio se pasaron a alcohol al 70%. Para la identificación de los organismos se tomó una fracción de la muestra por medio del separador de Folsom. Los grupos se identificaron y se cuantificó el número de organismos de cada grupo para las dos redes. Se comparó con el arrastre horizontal con los tipos de red, por medio de la composición y abundancia de organismos. El arrastre horizontal se hizo durante 5 minutos a velocidad constante en el mismo sitio, para los dos tipos de red.

En el arrastre vertical y horizontal se toma una muestra con unidad métrica diferente, metro cúbico y metro cuadrado respectivamente. La abundancia de organismos en la columna de agua fue determinada tomando 1/8, 1/16, 1/32 o 1/64 de la muestra que se colectó, con el resultado obtenido se estimó el total de individuos en el arrastre por red.

La diversidad y similitud de las muestras se analizaron con los índices de Shannon y Morisita. Además se compararon los porcentajes de cada tipo de organismos, clasificados taxonómicamente, para cada arrastre y tipo de red.

Resultados

Los organismos más comunes colectados en el arrastre vertical con la red de 280 μ m fueron de Ostrácoda y Copépoda; seguido por el de Ictioplancton, el cual consistió principalmente de huevos y larvas. Los radiolarios presentan un porcentaje alto en la red de 1000 μ m (20.6%), pero no en la 280 μ m (5.3%), ambos del arrastre vertical.

Organismos como Hidromedusas (comparadas con radiolarios en el tamaño) se encontraron en ambas redes pero en porcentajes bajos, analizando los dos tipos de redes fue mayor en la de 1000 μ . Los ctenóforos solo se encontraron en la red 1000 μ en el arrastre vertical y horizontal. Las zoeas a pesar de un porcentaje bajo, se encontraron tanto en cada tipo de arrastre como ambas redes (Cuadro 1).

El índice de Morisita (Cuadro 2) indica que en el arrastre vertical de 1000 μ parece diferente los dos tipos de red es alta y comparten 18 grupos de los encontrados en cada una de las redes. Sin embargo la abundancia de organismos dentro de los diferentes grupos es mucho mayor en la red de 280 μ m que en la red de 1000 (Cuadro 1). Por otro lado la estimación de la cantidad de individuos en la columna de agua fue de 170667 individuos en la muestra con la red de 280 μ y para el vertical de 1000 μ m fue de 8160, se debe tomar en cuenta que los arrastres fueron desde diferentes profundidades (con la red de 1000 μ fue de 30 m y la red de 280 μ m desde 40 m).

El índice de Shanon (Cuadro 3) indica que los tipos de arrastres y red tienen el grado de diversidad similar. Los grupos encontrados tienden a ser comunes entre los tipos de arrastre, aunque la abundancia es diferente. Por ejemplo, en las Zoeas se puede observar que el porcentaje fue muy alto en la red de 280 μ m horizontal comparado con la vertical con el mismo tipo de red (Cuadro 1).

Discusión

El muestreo vertical con red se lleva a cabo filtrando el agua desde una profundidad determinada. Se espera obtener una muestra representativa de organismos de la columna, por lo que se estima el número de individuos por unidad de volumen (Omori e Ikeda 1984). Pero esta estimación presenta ciertos problemas que están asociados con este método y que son posibles explicaciones de los resultados generados en este estudio.

Una de las características importantes para el muestreo con las redes de plancton es el tamaño del poro, de esto depende el rango de organismos que se capturan en la red. Por ejemplo, los copépodos y los ostrácodos con la red de 280 μ (que el tamaño de poro es pequeño) presentó un porcentaje alto con respecto a la red de 1000 μ m (Omori e Ikeda 1984, Hossfeld H et al. 1994). Muchas especies de copépodos están asociados en diferentes profundidades tanto durante el día como en la noche, lo que explica también que estos organismos se encontraran en arrastre vertical, horizontal y en los tipos de redes (Sameoto 1986).

Las hidromedusas y ctenóforos no fueron tan abundantes, debido a que no necesariamente se retienen todos los organismos superiores al tamaño del poro en la red (Boltovoskoy 1981). Esto podría deberse al fenómeno de colmatación, cuando la red deja de comportarse como una superficie filtrante y comienza a comportarse como un cuerpo sólido, afectando así la composición en el arrastre especialmente en los arrastres verticales y oblicuos (Boltovoskoy 1981). En estos el arrastre, filtran

menos agua al final del recorrido. Otro de los factores de este comportamiento, que puede además ir paralelo a la colmatación, es la evasión de la red por los organismos mayores con movimientos independientes de la corriente y que pueden trasladarse a otro punto o evadir la red (Omori 1984, Boltovskoy 1981). Esto ocurre cuando aumenta el frente de presión delante de la red, lo que hace que aumente las posibilidades de evasión por parte de los organismos.

Boltovskoy (1981) menciona que los radiolarios con menos de 0.150 mm de ancho se encuentran en muestras colectadas con redes 0.250 mm. Ello se debe a que los organismos pequeños pueden adherirse a otros grandes o a material que hace que se enreden (Boltovskoy 1984). Esto explicaría porque en la red de 1000 μm se encontró radiolarios.

Los arrastres horizontales capturan más individuos por grupo debido a que la mayoría de los organismos se distribuyen en capas o estratos de temperaturas definidas como termoclina (Fragopoulou y Lykakis, 1990). Estas condiciones limitan a los organismos a determinada profundidad y se encuentran pocos grupos comparando con un arrastre vertical. En estos resultados se debe tomar en cuenta que en la comparación de los arrastres vertical y horizontal a nivel de abundancia se habla de metro cúbico y metro cuadrado respectivamente, pero sí nos determina los grupos encontrados entre los arrastres. Debido a que cada uno de los arrastres tiene objetivos de análisis diferentes para el investigador.

Por otro lado ambos arrastres tienen casi todos los grupos en común, puede deberse a migraciones verticales que se caracterizan en muchas especies como en copépodos (Fragopoulou y Lykakis, 1990). Otro punto a considerar es la definición del grupo taxonómico. En algunos fue amplia debido que dentro de cada grupo que se clasificó se encuentran numerosas especies que presentan una variedad de patrones en la distribución vertical. En los copépodos, por ejemplo, algunas especies que solo está a ciertas profundidades y que en un arrastre horizontal no se encontraría o especies que tienen migración diurna o nocturna (Fragopoulou y Lykakis, 1990).

Bibliografía

- Boltovskoy D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico suboccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Inidep. Mar del Plata, Argentina. P 71-83.
- Fragopoulou N., Lykakis J. J. 1990. Vertical distribution and nocturnal migration of zooplankton in relation to the development of the seasonal thermocline. *Marine Biology*. 104: 381-387.
- Hossfeld H, Molina H y Morales A. 1994. Informe de investigación del Proyecto Victor Hensse. Zooplankton.
- Omori M. Y Ikeda T. 1984. *Methods in Marine Zooplankton Ecology*. John Wiley & Sons. New York.
- Sameoto D. 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution of mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Marine Biology*. 93: 263-279.
- Schwoerbel J. 1975. *Métodos de Hidrobiología*. Blume. Madrid. p 43-53.

Cuadro 1. Porcentaje de individuos encontrados en un arrastre vertical y horizontal, con dos tipos de red. La red 280 micras y la de 1000 micras.

Grupos	280- H	1000- H	280- V	1000- V
Apendicularia	4.4	1.9	3.5	2.3
Copépodos	47.7	37.8	42.8	25.2
Ctenóforos	0.0	7.1	0.0	8.8
Hidromedusas	0.7	6.5	1.5	16.3
Ictioplancton	0.5	6.0	12.5	0.3
Ostrácodos	2.6	0.0	8.8	2.9
Radiofarios	1.8	1.4	5.3	20.6
Zoeas	13.8	11.0	2.25	11.8
Otros	28.6	28.3	23.6	17.8
TOTAL	100	100	100	100

Cuadro 2. Matriz de similitudes en la composición taxonómica entre los dos tipos de muestreo, Golfito Puntarenas. Arriba de la diagonal está la equidad y abajo de la diagonal el número de grupos que comparten.

Arrastre	Ver. 280	Horz. 280	Ver. 1000	Horz. 1000
Ver. 280	23	.9320	.616	.9118
Horz. 280	16	18	.6403	.9360
Ver. 1000	16	13	20	.7191
Horz. 1000	13	12	13	16

Cuadro 3. Índice de Shanon para los tipos de arrastre y malla, Golfito Puntarenas. H: es el índice de Shannon, N; la estimación de la abundancia de los individuos y S:

Arrastre	H	N	S
Ver. 280	3.0430	330240	23
Horz. 280	2.6259	5702	18
Ver. 1000	3.0832	22027	20
Horz. 1000	3.1503	264	16

Afluencia de colibríes a inflorescencias de *Heliconia danielsiana* (Musaceae) y *Calathea lutea* (Marantaceae) en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica.

Esteban Estrada M.

Allison Villalobos (Ed.), Mauricio Quesada (Coord.)

Varios autores han propuesto que cuando existen periodos de floración simultáneos entre especies semejantes, puede ocurrir competencia entre ellas para lograr una mayor atracción de polinizadores (Levin & Anderson, 1970; Stiles, 1975). Entre los factores que más influyen en estos casos están la forma, longitud y coloración de las flores, así como la composición del néctar floral y los frutos; lo cual ha sido de gran importancia en la especialización y coevolución que se ha dado entre algunos grupos de aves con las flores y frutos que ellas visitan (Thompson, 1994). Dentro del grupo de las heliconias existe una notable sucesión en los picos de floración de la mayoría de sus especies (Stiles, 1975; Whitmore, 1990), logrando establecer un mecanismo en el que pueden compartir sus polinizadores entre ellas y algunas otras plantas. Sin embargo, cuando se da el caso de que especies diferentes tienen periodos de floración semejantes; la cantidad, composición y la concentración de néctar presente en la flor son factores de gran importancia para la atracción de especies polinizadoras.

Aunque el néctar posee una gran cantidad de compuestos químicos, sus principales componentes son los azúcares fructosa, sacarosa y glucosa, ya sea en forma independiente o mezclados entre sí (Baker, 1975; Martínez del Río *et al.*, 1992; Stiles & Freeman, 1993). El néctar de las flores polinizadas por colibríes generalmente poseen una alta concentración de sacarosa, mientras que el de las flores polinizadas por aves paserinas está compuesto principalmente de hexosas (Martínez del Río *et al.*, 1992). Al parecer esto tiene una gran relación con los sistemas de digestión y absorción de estos azúcares que posean los polinizadores, sin embargo, en el caso de los colibríes, este no parece ser el caso, ya que ellos poseen una tasa de asimilación de estos azúcares igualmente alta (> 97%) (Martínez del Río, 1990).

En este trabajo se pretende dar a conocer las estrategias de atracción a colibríes en dos especies de monocotiledóneas que poseen picos de floración y visitantes semejantes, por medio de la cantidad y concentración de néctar presentes en cada una de ellas y su relación con el número de visitas de polinizadores recibidas; esto con el fin de determinar si realmente existe competencia por polinizadores entre las mismas.

Métodos

Area de estudio: El presente trabajo se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, ubicado al sur de la provincia de Puntarenas, a orillas del río La Gamba. Dicha zona se encuentra dentro de la categoría de Bosque Tropical Húmedo, según el sistema de Holdridge (1967), y esta compuesta por una mezcla de parches de vegetación primaria y secundaria. En la zona de estudio se trabajó en un parche de vegetación secundaria.

Metodología: Se escogieron dos parches plantas, el primero de ellos con plantas de *Calathea lutea*, una marantácea de inflorescencia espigada y brácteas en forma de espiral (Gentry, 1993). El segundo parche estaba compuesto de *Heliconia danielsiana* la cual se caracteriza por poseer inflorescencias colgantes de brácteas rojas y pubescentes.

La toma de datos se hizo durante tres días, entre las 7:00 y las 12:00 horas, durante los cuales se tomaron datos del número de flores por inflorescencia, la cantidad de néctar por flor y su concentración, utilizando micropipetas y refractómetro manual respectivamente; también se tomaron datos de el número de visitas de colibríes a cada planta y su tiempo de permanencia en ellas. Para la identificación de especies visitantes se utilizó como base el texto de Stiles (1989).

Durante el último día también se hicieron mediciones experimentales de visitas a colibríes a flores de una misma planta con diferentes concentraciones de sacarosa. Para ello se escogieron tres flores por cada inflorescencia a las que se les inyectó agua en la base del estilo de cada flor, con el fin de "purgar" la flor y eliminar todo el néctar presente. Posteriormente se inyectaron soluciones de sacarosa de concentración conocida a cada flor; la primera de ellas de 10%, la otra de 47% y la tercera se dejó con el agua solamente. El resto de las flores de cada inflorescencia fueron eliminadas.

Resultados

La concentración de azúcares en las dos especies de plantas no fue significativamente diferente, sin embargo resultó ser levemente mayor en la marantáceas; mientras que el volumen de néctar en las flores sí fue bastante mayor en las heliconias (Tabla 1). Por otra parte, las heliconias presentaron generalmente una sola inflorescencia, mientras que en *Calathea* el número de inflorescencias fue significativamente mayor ($F=33,28$, $g.l.= 1,32$, $P < 0,05$), pero las heliconias presentaron un mayor número de flores por inflorescencia (Fig 2).

Cuadro 1. Promedio de concentración y volumen de néctar de las plantas estudiadas, Golfito, 1997.

Especie	n	Cn (%)	SE	Vol (uL)	SE
<i>Heliconia danielsiana</i>	17	31,75	1,723	47,824	5,031
<i>Calathea lutea</i>	17	32,83	1,723	9,482	5,031

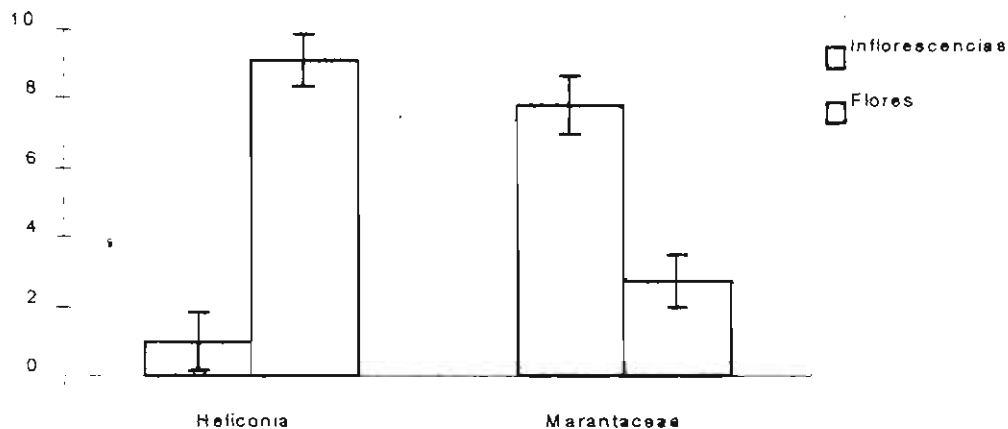


Fig. 2. Cantidad de inflorescencias por planta y de flores por inflorescencia en las dos especies de plantas estudiadas. Golfito, 1997.

En cuanto al número y tiempo de las visitas a las flores de heliconias ($n=13$), se pudo observar que aunque hubo una mayor visitación a las heliconias; el análisis estadístico no resultó significativo,

pero las heliconias también tuvieron un mayor tiempo de visitas a sus flores, lo cual si resultó bastante significativo ($F = 5,46$ g.l. 1,24 $P < 0,05$) (Figura 3).



Fig.3 Visitas de colibríes a las Heliconias y Marantáceas durante el tiempo de estudio. Golfito, 1995.

La visitación de colibríes por especie resultó interesante ya que se pudo observar una sucesión en los picos de visita a las dos especies estudiadas; también se pudo ver que los picos de actividad de las especies de colibríes observadas fue distinto, aunque en algunos casos coincidían en las heliconias. Los colibríes que fueron observados visitando más a *Heliconia danielsiana* y *Calathea lutea* fueron *Phaetornis longemarus*, *Threnetes ruckeri* y *Glaucis aenea*, principalmente; aunque este último fue visto pocas veces visitando las marantáceas (Fig 4 y 5). El más probable polinizador de las plantas de *Heliconia*, el colibrí de pico curvo *Euxoteres aquila* fue observado algunas veces rondando los parches, sin embargo no fue visto en las flores. Sin embargo, si se observaron visitas a heliconias de *Phaetornis superciliosus*, otro posible polinizador.

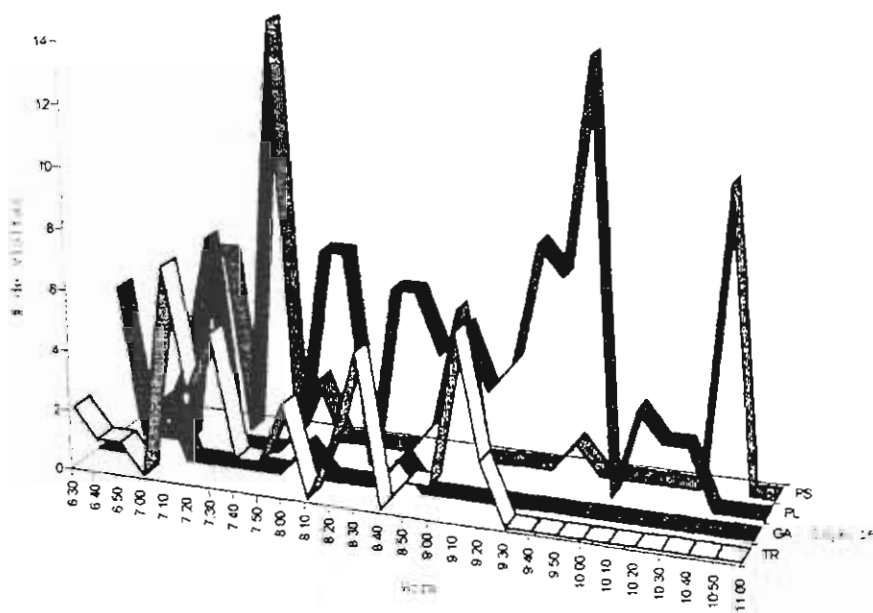


Fig.4 Visitación de las especies de colibríes a las Heliconias durante el tiempo de estudio; PL=*Phaetornis longemarus*, PS=*Phaetornis superciliosus*, GA=*Glaucis aenea*, TR=*Threnetes ruckeri*. Golfito, 1997.

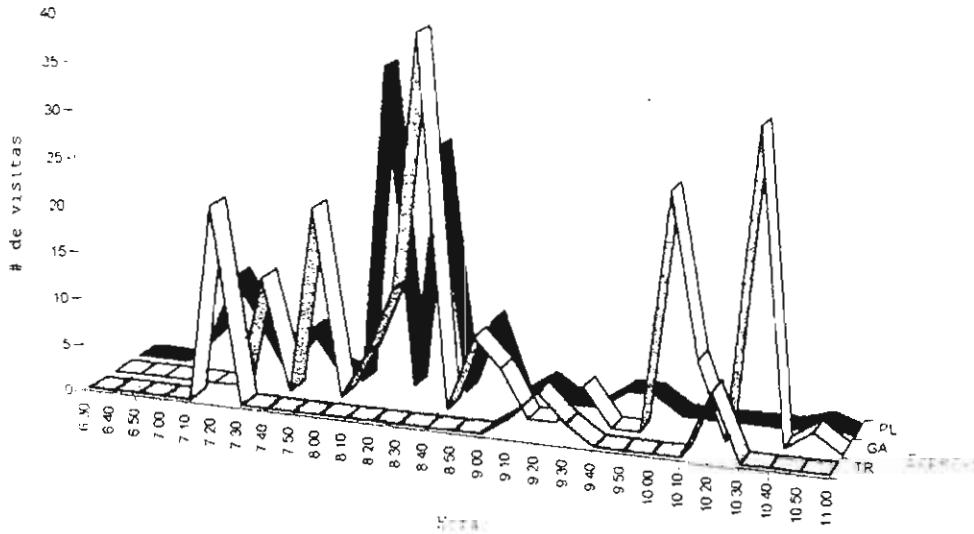


Fig.5 Visitación de las especies de colibríes a las Marantáceas durante el tiempo de estudio; PL=*Phaetornis longuemareus*, GA=*Glaucis aenea*, TR=*Threnetes ruckeri*. Golfito, 1997.

En los tratamientos con diferentes concentraciones de sacarosa realizados a las plantas de *Heliconia*, se pudo observar que hubo una mayor visitación a las flores tratadas con mayor concentración de sacarosa, mientras que las flores que tenían agua fueron las que tuvieron menos visitas. Asimismo, las flores con mas sacarosa fueron las que tuvieron más tiempo de visitas (Tabla 2). Se hizo el mismo tratamiento a las flores de *Calathea*, sin embargo éstas no fueron visitadas por colibríes durante el tiempo de estudio.

Cuadro 2. Promedio de cantidad y tiempo de visitas de colibríes a *Heliconia danielsiana* durante el tiempo de estudio. Golfito, 1997.

Tratamiento	n	# de visitas	SE	Tiempo de visitas (s)	SE
1 (0%)	12	4,5	1,131	14,25	4,073
2 (10%)	12	6,583	1,131	16	4,073
3 (47%)	12	9,25	1,131	32,083	4,073

Discusión*

Se pudo observar en los datos anteriores que las heliconias tuvieron un mayor éxito de atracción de colibríes, probablemente debido a la mayor cantidad de néctar en sus flores; a pesar de que las marantáceas tuvieron una concentración levemente mayor de azúcares. De esta forma la estrategia de la heliconia de tener pocas inflorescencias por planta, pero con más flores y de mayor tamaño, con un volumen de néctar alto parece ser más efectiva para la atracción de colibríes. Sin embargo, a través de observaciones personales se pudo observar que los parches de *C. lutea* eran más comunes y extensos que los de *H. danielsiana*. Esto puede resultar contradictorio con los resultados obtenidos, pero es posible que el mayor número de visitas a las heliconias no implique un mayor éxito de polinización y que lo que se esté dando mas en *H. danielsiana* es un efecto de mayor visita por colibríes robadores de néctar. Esto puede ser debido a que su cámara de néctar se encuentra mucho más expuestas que en la *Calathea*, lo cual permite que los colibríes que no posean un pico lo suficientemente curvo y largo como para introducirlo correctamente en la flor, también puedan

aprovechar este recurso mediante la perforación de su base. Por el contrario, los individuos que visitan las marantáceas deben introducir su pico en la flor correctamente, ya que debido a la estructura de la inflorescencia, es muy poco probable el robo de néctar. Este fenómeno del robo de néctar puede resultar en la disminución del número de visitas de los verdaderos polinizadores; sin embargo, para confirmar este argumento es necesario realizar más estudios sobre el robo de néctar en heliconias. Por otra parte, es probable que la polinización de las marantáceas esté siendo llevada a cabo principalmente por parte de abejas euglosinas (Endress, 1994) pero éste aspecto no fue cuantificado en este estudio.

El mayor número de visitas de colibríes a las flores tratadas con una mayor concentración de sacarosa también coincidieron con los mayores tiempos de visita, lo cual indica que los colibríes prefieren flores con mayor concentración de sacarosa, a diferencia de otras aves nectarívoras que prefieren otros tipos y concentraciones de azúcares (Martínez del Río & Karasov, 1990). Estas afirmaciones coinciden con otros estudios realizados anteriormente (Stiles, 1976; Freeman *et. al.* 1985).

Podemos concluir que *Heliconia dalnesiana* es la especie más eficiente en atraer las diferentes especies de colibríes, lo cual no necesariamente indica que tengan un mayor éxito de polinización. También se puede decir que las especies de colibríes que las visitan prefieren flores que posean una mayor concentración de sacarosa, un mayor volumen de néctar, y un mejor acceso al mismo, de acuerdo a su estructura floral.

Referencias

- Baker, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.
- Endress, P.K. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press.
- Freeman, C.E., R.D. Worthington & R.D. Corral. 1985. Some floral-nectar compositions from Durango and Sinaloa, Mexico. *Biotropica* 17: 319-313.
- Levin, D. A. & W.W. Anderson. 1971. The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Am. Nat.* 104:345-354.
- Martínez del Río, C. 1990. Sugar preferences in hummingbirds: The influence of subtle chemical differences on food choice. *Condor* 92: 1022-1030.
- Martínez del Río, C.H.; H.G. Baker & I. Baker. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544-551.
- Martínez del Río, C. & W.H. Karasov. 1990. Digestion strategies in nectar and fruit-eating birds and the composition of plant rewards. *Am. Nat.* 136: 618-637.
- Stiles F.G. 1975. Ecology, flower phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, F.G. 1989. *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Chicago University Press.
- Stiles, F.G., & C.F. Freeman. 1993. Patterns in floral nectar characteristics in some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25(2): 191-205.
- Thompson, J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago University Press.
- Whitmore, T.C. 1992. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press.

Análisis del comportamiento y actividad de canto de Colostethus flotator (Dendrobatidae) en la Quebrada La Gamba.

Maricelle Méndez S.

Gabriela Jones R. (Ed.), Heike Prhöl (Coord.)

La familia Dendrobatidae es endémica del Nuevo Mundo, grupo de distribución estrictamente tropical (Savage, 1968). Dos de los géneros de ésta familia (*Dendrobates* y *Phyllobates*) son bien conocidos por sus tóxicas secreciones (Roulin, 1835; Posada-Arango, 1869; en Savage, 1968). Un tercer grupo de especies algunas veces ubicadas en el género *Phyllobates*, otras en los géneros *Prostherapis* (el cual ya no existe), *Hyloxalus* o *Colostethus* por antiguos investigadores, son usualmente pequeñas con líneas claras longitudinales en el dorso. Estas ranas no son conocidas como tóxicas (Savage, 1968).

Las ranas de ésta familia exhiben complejos comportamientos sociales y son excelentes sujetos para este tipo de estudios (Wells, 1977a, 1978, Wells, 1980).

Llamadas distintivas son producidas por machos de todas las especies. Estos presentan un único saco vocal interno. Los machos cantan durante el día, usualmente desde la base de un arbusto o árbol u otros sitios (Jaeger et. al, 1976).

Straughan (1973) considera que la función primordial del canto es la de atraer hembras (Bolaños, 1990). Además de cumplir las funciones de aislamiento interespecífico y demarcación de los territorios (Shiøtz, 1973).

Colostethus flotator fue descrito originalmente para elevaciones moderadas (1370 m.) sobre la costa Pacífica del Volcán Chiriquí, Panamá (Savage, 1968). Sin embargo actualmente se sabe que se distribuyen entre los 1100 y 1400 m. a lo largo de las costas Atlántica y Pacífica desde Talamanca hasta Chiriquí. Esta especie es una segunda forma, aliada a las poblaciones costeras de *C. nubicola*, que fue descrita por Dunn (1931a) como *flotator*, de ésta especie es conocida su ocurrencia desde el Sur-Oeste de Costa Rica al Oeste de Panamá Sur hasta, al menos, el Este central de Panamá a elevaciones por debajo de los 900 m.s.n.m. (Savage, 1968).

Con este trabajo se pretende observar diferentes componentes del comportamiento de *C. flotator* durante la mañana, tales como : movimiento, canto, alimentación, interacción macho-hembra y cuidado parental. Así mismo analizar la actividad de canto tanto durante los diferentes días de muestreo como por hora para cada día y evaluar la duración de los cantos a diferentes horas, de los individuos en estudio.

Métodos

El estudio se llevó a cabo los días 17, 18 y 19 de enero, en la Quebrada La Gamba, Golfito. Se marcaron dos transectos a lo largo de la quebrada, de aproximadamente 500 m cada uno. También se localizaron cuatro individuos de *C. flotator*, que se asumió eran diferentes, pues los individuos no fueron marcados; en áreas aledañas a la quebrada para estudiar su comportamiento.

Se realizaron caminatas a lo largo de los transectos (uno aguas arriba y otro aguas abajo) cada hora, desde las 6:30 hasta las 12:30 horas, contando los cantos que se lograran escuchar al realizar el recorrido una vez. Además se observó el comportamiento de diferentes individuos tomando en cuenta ciertos componentes como fueron movimiento, alimentación, canto, interacción macho-hembra y cuidado parental, para ello se utilizaron métodos como : a- Presencia y Ausencia (se definen intervalos de observación y se reporta si una determinada conducta es ejecutada o no, para el caso de *Colostethus flotator* se tomaron intervalos de 15 minutos), b- Muestreo Focal de un Animal (se observan diferentes conductas en un sólo individuo, para este estudio se realizaron observaciones desde las 8:00 hasta las 12:00), c- Muestreo de Ocurrencia Total (donde se cuantifican todas las veces que se presenta una conducta dentro de un intervalo de distancia o tiempo, para este trabajo se cuantificaron las conductas observadas por períodos de 15 minutos).

El estudio de la duración de los cantos se determinó midiendo con un cronómetro el tiempo en segundos, que duraban los cantos cada vez que los individuos realizaban esta acción, durante los períodos de observación.

Para el análisis estadístico se realizaron diferentes análisis de varianza (ANDEVA) para conocer las diferencias entre los transectos, por día y hora en cuanto a canto. Se obtuvo los diferentes promedios de los datos analizados para estimar la actividad de canto y duración de los mismos.

Resultados

En el análisis de los diversos componentes del comportamiento se observó un máximo de actividad de canto de 0800 a 0900 horas con un mínimo entre 1000 y 1100 horas. En cuanto al movimiento, este presenta un mínimo entre las 0900 y las 1000 horas y un máximo entre las 1000 y las 1100 horas que se mantiene constante. Durante el tiempo de canto los individuos tendían a esconderse poco y la alimentación fue casi nula, mientras que la interacción macho-hembra observada descendió paralela a la actividad de canto (fig. 1).

Se encontraron diferencias significativas en la actividad de canto, tanto por día como por hora y transecto, según los análisis de varianza (Día : $P= 0.013$, $F= 5.13$; Hora : $P= 0.003$, $F= 4.81$; Transecto : $P= 0.027$, $F= 5.47$). El canto por día a lo largo de los transectos fue mayor para el día 1, disminuyendo gradualmente para los días siguientes (cuadro 1).

Fueron escuchados más cantos para el transecto de aguas arriba ($X= 4.55$, D.E.= 3.81) que para el de aguas abajo ($X= 2.88$, D.E.= 1.41) y se presentaron en mayor cantidad para las primeras horas de la mañana, que para las horas al final de la misma (cuadro 2).

Las diferencias para la duración del canto por hora y día fueron significativas por hora ($P= 0.00$, $F= 8.72$), mientras que por día no se encontraron diferencias ($P= 0.175$, $F= 1.76$). Los cantos más largos se presentaron durante el inicio de la mañana y para el final de la misma la duración fue mucho menor (cuadro 3).

Discusión

El comportamiento de *C. flotator*, al ser analizado en componentes globales como los utilizados, aparenta ser de actividad poco intensa y según Jaeger et. al (1976), estos animales presentan períodos discretos de actividad, que se dan en la mañana y en la tarde en un rango relativamente corto de la posible iluminación del día, situación que puede

demostrarse sólo para la mañana en este trabajo (fig.1), donde es posible observar la baja actividad que mantienen estos individuos, como se puede observar en el estudio de Wells (1980).

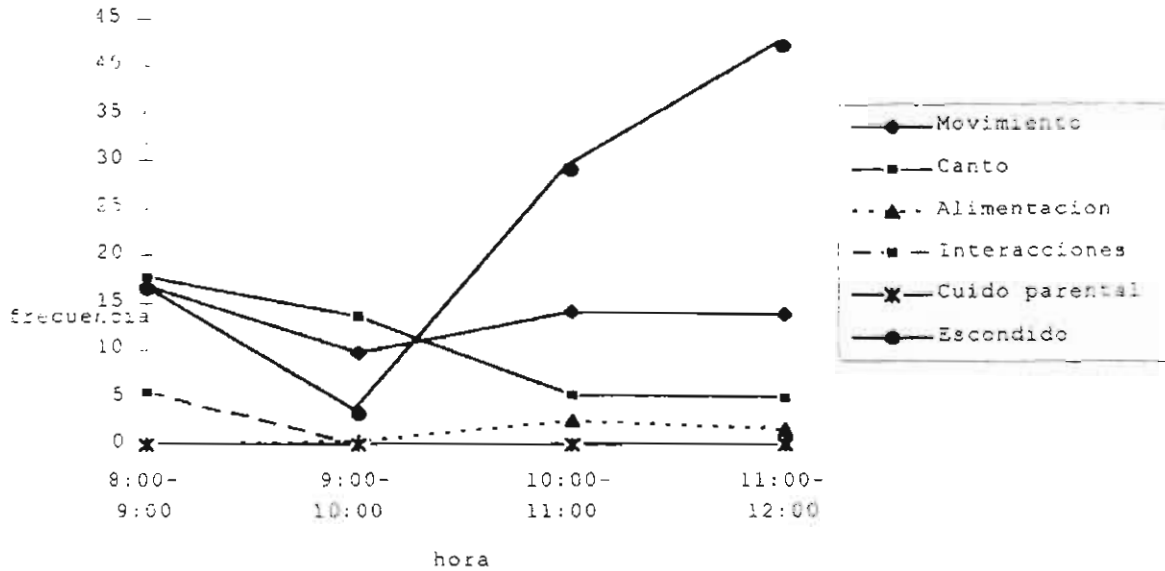


Fig. 1. Frecuencia de actividad de *C. flotator* para diferentes componentes de comportamiento. Quebrada La Gamba, Golfito. 1997.

Cuadro 1. Promedios y desviaciones estándar para la actividad de canto durante el día a lo largo de los transectos.

Día	Promedio	Desv.estánd.
1	5.83	3.26
2	3.0	2.76
3	2.83	2.29

Cuadro 2. Promedios y desviaciones estándar de la actividad de canto por hora a lo largo de los transectos.

Hora	Promedio	Desv. estándar.
630	6.00	2.37
730	5.83	3.76
830	4.16	2.59
930	2.66	2.50
1030	2.16	1.47
1130	1.50	1.38

Cuadro 3. Promedios y desviaciones estándar para la duración del canto por hora.

Hora	Promedio	Desv. estánd.
700	11.17	5.42
800	14.6	7.74
900	9.71	5.48
1000	5.19	4.31
1100	7.95	6.09

Para las observaciones del primer día la actividad de canto fue más intensa, debido posiblemente a que el día anterior se dieron pequeñas lluvias en horas de la tarde, lo que ayudó a mantener húmedo su hábitat, lo cual, según Duellman y Trueb (1986) y Jaeger et al. (1976) es importante dentro en la ecología de *C. flotator*, y en la actividad de forrageo particularmente.

Estos individuos cantan más al inicio de la mañana que al final de la misma, lo que se podría explicar desde dos puntos de vista, primero: que al inicio de la mañana los machos se encuentren estableciendo su territorio o bien demarcándolo para que otros machos lo reconozcan, así como también para la atracción de hembras a dicho territorio, cosa que le ayudaría a dedicar una cantidad de tiempo mayor a la reproducción si logra atarar una hembra desde tempranas horas de la mañana (Bolaños, com. pers.); segundo: se habla de un descenso en la actividad dependiendo de la intensidad de la luz a través del día (Jaeger, et. al., 1976): cuando la luz aumenta, hacia el medio día, la actividad decrece, y para el último descenso de la misma este se da paralelo al decrecimiento en la intensidad de la luz (Jaeger, et. al., 1976), o sea al final del día la actividad volvería a experimentar una baja, lo que es muy lógico si pensamos en que *C. flotator* es diurno. Punto que sería una buena explicación a las diferencias encontradas entre ambos transectos, al menos durante la mañana, pues el de aguas arriba presentaba una vegetación más densa, lo que no dada mucha oportunidad de entrada a la luz, fenómeno que favorece una mayor actividad.

En cuanto a la duración promedio de los cantos, que fue significativamente mayor al inicio de la mañana, es posible darle explicación de la misma forma que a la actividad de los individuos, aunque podría ser también que esté influyendo el primer punto de los antes citados.

Para este tipo de estudios es necesario tomar en cuenta muestreos con mayor cantidad de individuos, así como observaciones más prolongadas en el tiempo (mañana, tarde y estacionales) para evaluar diferencias de actividad, además de otros factores como temperatura, luz, precipitación y otros factores que serían de gran importancia.

Bibliografía

- Bolaños, F. 1990. Actividad de canto y territorialidad en *Dendrobates granuliferus* Taylor 1958, Costa Rica. Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica. 46 pp.
- Duellman, W. y Trueb, L. 1986. Biology of Amphibians. Mc-Graw-Hill Publishing Company, London, Inglaterra. p. 198.

- Jaeger, R.G., Hailman, J. P. & L. Jaeger. 1976. Bimodal Diel Activity of Panamanian Dendrobatid Frog, *Colostethus nubicola*, in Relation to Light. *Herpetologica* 32: 77-81.
- Savage, J. M. 1968. The Dendrobatid frogs of Central America. *Copeia* 1968: 745-776
- Schietz, A. 1973. Evolution of anuran mating calls: Ecological aspects. En: Evolutionary biology of anurans. J. L. Vial (Ed.). University of Missouri Press. U.S.A. pp.311-319
- Wells, K. D. 1977a. The social behavior of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25: 666-693.
- Wells, K. D. 1980a. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica* 36: 189-199.

Atracción química y transporte de polinarios de orquídeas por abejas euglosinas (Hymenoptera: Euglossinae)

Ju-Lin Weng

Olivier Castro (ed.), Jorge A. Lobo (Coord.)

Las abejas Euglossinae están ampliamente distribuidas en el Neotrópico y sus interacciones con las flores de orquídeas están bien documentadas (Dressler 1982a), principalmente la estrecha relación que existe entre los machos con la fragancia de las flores. Esta relación aparece en al menos cuatro géneros de estas abejas con 30 géneros de orquídeas y algunos géneros de Araceae y Gesneriaceae (Dressler 1968). Dentro de la familia Orchidaceae, estas interacciones han permitido la evolución de varios mecanismos, en que los polinarios son colocados en posiciones estratégicas para la optimizar la transferencia de una flor a otra (Dressler 1968).

Las flores visitadas por las abejas machos carecen de néctar pero poseen mucha fragancia. Análisis cromatográficos demuestran que el olor de las orquídeas son mezclas de varios compuestos (desde 7 a 10). Tanto la naturaleza del compuesto como su proporción en la mezcla varían enormemente de una especie a otra, pero existe atrayentes generales entre ellas (Dodson et al. 1969). Datos experimentales indican que un 70% de los machos euglosinas son atraídas por Eugenol y 1,8-Cineol o Eucaliptol (Williams citado en Barth 1991, Dodson et al. 1969).

Los machos de abejas euglosinas poseen modificaciones en las estructuras de las patas, especializadas para el raspado y almacenaje de los aceites esenciales. No se sabe con certeza su verdadera función, pero se cree que los compuestos son modificados y utilizados como feromonas (Dressler 1982a). La especificidad del polinizador parece ser incentivado por el atrayente, por lo que en el presente trabajo se pretende: 1) Determinar la llegada de individuos, por especie, a cuatro compuestos químicos como atrayentes de las abejas euglosinas y dos de sus mezclas. 2) Comparar la efectividad entre atrayentes puros y mezclas. 3) Observar los polinarios transportados por diferentes especies de abejas y 4) Determinar la posición del polinario en el cuerpo de la abeja.

Métodos

El trabajo fue realizado en la Fila La Gamba (250 m.s.n.m.) y la Quebrada Gamba (aprox. 150 m.s.n.m.) localizados en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Goffito, Puntarenas, durante los días 17, 18 y 19 de enero de 1997.

Durante los primeros dos días, se muestró de las 8:00 a las 12:00 hrs a la orilla de la Quebrada Gamba. Se utilizaron 4 atrayentes puros: 1,8-Cineol, Vanillina, Salicilato de Metilo, Skatol, y dos mezclas: 1,8-Cineol-Vanillina y 1,8-Cineol-Salicilato de Metilo. Se colgaron bolas de gasas esterilizadas impregnadas con cada tipo de atrayente a dos metros sobre el suelo a lo largo de una línea horizontal, y se colgó cada una a una distancia de un metro entre sí. Todos los individuos que posaron sobre las bolas con atrayentes fueron capturados con bolsas plásticas y se identificó y cuantificó el número de individuos por especie y atrayente. Se comparó los totales de individuos capturados por compuestos químicos puros con el total capturados por las mezclas.

El último día, desde las 8:00 hasta las 13:00 hrs se colocaron 1,8-Cineol, Vanillina y Salicilato de Metilo (Ungüento Cofal de la Casa Comercial CEFALA, S.A.) como atrayentes sobre la Fila Gamba. Se capturaron y cuantificaron sólo los individuos portadores de polinarios y se determinó el tipo y la posición del polinario sobre cada abeja. Se dividió el cuerpo de la abeja en 6 sectores para la ubicación

de los polinarios de las orquideas: sector 1: parte superior de la cabeza; sector 2: parte inferior (ventral) de la cabeza; sector 3: parte dorsal del tórax - mesosoma; sector 4: parte ventral del tórax - mesosoma; sector 5: parte dorsal del abdomen - metasoma; y sector 6: parte ventral del abdomen - metasoma.

Resultados

Con los compuestos puros se obtuvo un total de 117 individuos de 16 especies en 3 géneros diferentes (Cuadro 1), de los cuales un 72% del total de individuos fueron atraído por 1,8-Cineol, 19% por Salicilato de Metilo, 6% por Vanillina y 3% por Skatol. El principal atrayente fue 1,8-Cineol con 68 individuos entre las especies *Euglossa dodsoni*, *Eg. imperiales* y *Eg. tridentata*. Ocho especies (16 individuos) tuvieron una preferencia completa hacia un solo compuesto (Cuadro 1). El resto de las especies fueron atraídas a más de un compuesto. El compuesto menos visitado fue Skatol que atrajo sólo 3 individuos.

Las abejas del género *Euglossa* representó un 96,4% del total de individuos identificados, el resto corresponden a 2 especies de los géneros *Eulaema* y *Exaerete*.

Un total de 17 individuos (7 especies) fueron atraídas por la mezcla de 1,8-Cineol-Vanillina, mientras que 84 individuos fueron atraídos por 1,8-Cineol y 8 para Vanillina (Fig. 1). Cuatro individuos de 3 especies (*Eg. purpurea*, *Eulaema meriana* y *Exaerete smaragdina*) fueron únicamente atraídas por 1,8-Cineol y 1 individuo (*Eg. cybelia*) para Vanillina, pero no hacia su mezcla. Excepto para un número igual de individuos (2) de la especie *Eg. heterosticta* que llegaron a Vanillina y a la mezcla, como un total, esta última atrajo un número menor de abejas en comparación con 1,8-Cineol puro.

Un total de 36 individuos de 8 especies fueron atraídas por la mezcla de Salicilato de metilo-1,8-Cineol, de las cuales 3 especies (*Eg. allosticta*, *Eg. cybelia* y *Eg. heterosticta*) no fueron registradas para los compuestos puros utilizados para preparar la mezcla, pero sí fueron atraídas hacia otras aromas (Vanillina y Skatol) (Cuadro 1). Se capturó un número mayor de individuos con la mezcla en las especies *Eg. sapphirina* (11) y *Eg. championi* (7) con respecto a la cantidad obtenida con las escencias puras. La figura 1 muestra que esta mezcla atrajo menos abejas que 1,8-Cineol puro.

Durante los días de muestreo en Quebrada Gamba, un 69% de las abejas capturadas fueron atraídas hacia los compuestos puros y el restante hacia las 2 mezclas preparadas. La prueba de heterogeneidad sugiere que hay diferencia significativa en la cantidad atraída hacia los compuestos puros y el total obtenido por las mezclas ($X^2 = 0,1444$, 1 g.l., $p < 0.01$).

Sobre Fila Gamba se colectó un total de 41 individuos (13 especies en 2 géneros: *Euglossa* y *Eulaema*), sobre los cuales se encontraron un total de 73 polinarios clasificados en 7 tipos (Cuadro 2 y Fig. 2) localizados en diferentes sectores del cuerpo de la abeja (Cuadro 3).

Los tipos de polinarios más numerosos fueron del tipo b (23%) y tipo E (47%) (cuadro 2). Cada abeja acarrea desde uno a cinco polinarios, y dos individuos de las especies *Eg. tridentata* y *Eg. imperialis* llevaban hasta dos tipos diferentes. La posición más común fue en el sector 4, con un 45%, que incluye parte de la lengua, el protórax y las patas. En el sector dorsal de tórax se encontró 19% de los polinarios, muchos de los cuales pegados en el escutelo. Un 29% de éstos fueron encontrados en el sector 1. En un individuo (*Eg. flamma*) se encontró 5 polinarios adheridos en la cara y el clipeo. Sobre dos de las especies más populares (*Eg. sapphirina* y *Eg. tridentata*) se encontraron una gran cantidad de polinarios de un tipo en particular (Cuadro 2). Se encontraron siete especies transportando un sólo tipo de polinario (Cuadro 2), entre ellos se destaca *Eg. sapphirina* con la exclusividad de 16 polinarios del tipo E. En la posición ventral de tórax fueron localizados la mayor cantidad de polinarios (33). Los tipos B, D, F y G fueron encontrados en un sólo sector delimitado en el trabajo y en el sector 2 sólo se encontró polinarios tipo E.

Discusión

Los resultados experimentales coinciden con los trabajos realizados en Mesoamérica, en que más del 70% de las abejas son atraídas hacia 1,8-Cineol al compararlo con otros compuestos puros (Dodson et al. 1969). Al ser éste un atrayente general para las especies capturadas, su rango de atracción es el mayor pero menos específico de entre todos los compuestos utilizados.

Un significativo comportamiento numérico sugiere que los compuestos puros son más generalistas, probablemente dirigida por la gran cantidad de abejas que llegaron al 1,8-Cineol. La combinación de dos atrayentes modifica el potencial de atracción de un compuesto puro. Se dió un notorio decrecimiento de la efectividad de 1,8-Cineol con respecto a las dos mezclas, en ambos casos, éste siempre es más efectivo estando puro. Pero, algunos datos indican la posibilidad de que una mezcla incremente la atracción de algunas especies, como es el caso de *Eg. sapphirina*, que se capturaron 4 abejas más con la mezcla de 1,8-Cineol y Salicilato de Metilo que el compuesto puro; siendo ésta una de las excepciones de preferencia hacia 1,8-Cineol junto con *Eg. championi*. Estas 2 especies demostraron que las mezclas pueden cambiar el patrón de atracción de los compuestos puro, aumentando su capacidad de atracción. Al igual que la clara disminución de efectividad de las mezclas con respecto al Cineol y un aumento con respecto a Vanillina y Metilo (sobre la mayoría de las especies), sugieren que la producción de mezclas en la naturaleza podrían incrementar la especificidad del atrayente, modificando el comportamiento de las abejas.

Los polinarios son paquetes localizados estratégicamente para ser adheridos al cuerpo del insecto; a pesar de no encontrar un marcado patrón de ubicación de cada tipo de polinario con respecto al cuerpo de la abeja, 4 tipos fueron encontrados en una zona particular. Aquellos que comparten el sector de localización fueron de un tamaño parecido, con la excepción de los 3 tipos de polinarios localizados en el sector ventral del tórax. Es importante mencionar que en este sector se incluyen partes móviles como las patas y una parte de la extensa lengua, lo cual puede favorecer la promiscuidad de ubicación. En el sector dos fueron localizados sólo del tipo más pequeño, adheridos sobre la lengua y el clipeo, donde son fáciles de ser removidos por acicalamiento y reubicados en las patas, esto podría explicar la gran cantidad de polinarios tipo E encontrados en ellas.

Las flores que producen polinarios del tipo B parece ser preferido por *Eg. tridentata* ya que un 88% del tipo de polinario fueron localizados sobre la cabeza. Con el número de individuos obtenidos, difícilmente se puede denotar alguna especificidad entre especies excepto en *Eg. sapphirina* hacia la orquídea con polinarios tipo E (100% preferencia); pero, a la vez, se observa que este mismo tipo es transportado por otras 5 especies de abejas, por lo que probablemente sea una excepción a la fidelidad de las orquídeas que menciona Dressler (1968). La distribución no específica del polinario tipo E entre las 6 especies portadoras y su abundancia, a veces hasta de 5 unidades por individuo, parece indicar muy poca especificidad en cuanto al atrayente que produce la flor. En *Eg. tridentata*, numéricamente la preferencia hacia las flores de los polinarios tipo B es mayor a los tipos A y F. Todo esto parece indicar que muchas flores producen compuestos a diferentes proporciones que justifica una preferencia o que no se encontraban abiertas suficientes flores para observar la igualdad.

No se capturó ninguna abeja del género *Eulaema* y *Exaerete* con las mezclas y sus representantes fueron numéricamente pobres entre las abejas identificadas; nuevamente, éste sugiere ser un mecanismo efectivo para limitar los visitantes, ya que algunas especies de estos géneros fueron comúnmente observados en áreas cercanas. Una vez que el número de especies de abejas haya sido reducido por el atrayente producido por la orquídea, otros mecanismos de aislamiento como la forma y el tamaño pueden ser efectivo en cuanto a la especificidad del polinizador (Dodson et al. 1969). Sobre Fila Gamba, sólo se colectaron 2 individuos de *Eu. meriana* y los polinarios son diferentes, uno (tipo A) fue encontrado en el fémur de la primera pata derecha y el otro (tipo C) adherido en el escutelo (sector dorsal del tórax). No se puede determinar preferencia alguna, pero teniendo en cuenta el gran tamaño de *Eu. meriana* al igual que las especies del género *Exaerete*, las flores visitadas por estas especies deberían favorecer a sus visitantes con estructuras que les permiten alcanzar el atrayente y a

su vez colocarles los polinarios. Otros portadores del polinario tipo C son de un tamaño parecido pero menor que *Eu. meriana*, pero al compartir un sector en común (dorsal del tórax y escutelo) indica que las estructuras florales juegan un papel importante.

Bibliografía

- Barth, F. 1991. *Insects and Flowers. The biology of the partnership.* Princeton University Press. U.S.A. 408 pp.
- Dodson, C.H., R.L. Dressler; H.G. Hills; R.M. Adams y N.H. Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, 164:1243-1249.
- Dressler, R.L. 1968. Observations on orchids and euglossine bees in Panama and Costa Rica. *Revi. Biol. Trop.*, 15:143-183.
- ___. 1982a. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13:273-394.
- ___. Polinización por abejas euglosinas. En De Alba, G. Y R. Rubino (eds.). 1982b. *Evolución en los trópicos.* Editorial Universidad. Panama. pp. 27-34.
- Janzen, D.H., P.J. DeVries, M.L. Higgins, L.S. Kimsey. 1982. Seasonal and site variation in Costa Rican Euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forest. *Ecology*, 63:66-74.
- Real, L.(ed.). 1983. *Pollination Biology.* Academic Press, Inc. U.S.A. pp. 169.
- Van der Pijl, L., C.H. Dodson. 1966. *Orchid flowers, their pollination and evolution.* Univ. of Miami Press U.S.A. pp. 214.

Cuadro 1. Número de individuos por especie atraídos por compuestos puros, Quebrada La Gamba, R.N.V.S. Golfito, 1997.

Especie	ATRAYENTES PUROS				TOTAL
	Cineol	Metil	Skatol	Vanillina	
<i>Eg. allosticta</i>	0	0	1	0	1
<i>Eg. championi</i>	4	5	0	0	9
<i>Eg. cybelia</i>	0	0	1	1	2
<i>Eg. deceptrix</i>	2	0	0	0	2
<i>Eg. dodsoni</i>	31	0	0	1	32
<i>Eg. erythrochlora</i>	0	3	0	0	3
<i>Eg. gorgonensis</i>	5	0	0	0	5
<i>Eg. heterosticta</i>	0	0	0	2	2
<i>Eg. imperialis</i>	25	2	1	0	28
<i>Eg. mixta</i>	0	1	0	0	1
<i>Eg. purpurea</i>	1	0	0	0	1
<i>Eg. sapphirina</i>	1	7	0	1	9
<i>Eg. tridentata</i>	12	0	0	3	15
<i>Eg. villosiventris</i>	0	1	0	0	1
<i>Eu. meriana</i>	1	2	0	0	3
<i>Ex. smaragdina</i>	2	1	0	0	3
TOTAL	84	22	3	8	117
PORCENTAJE	72	19	2	7	100

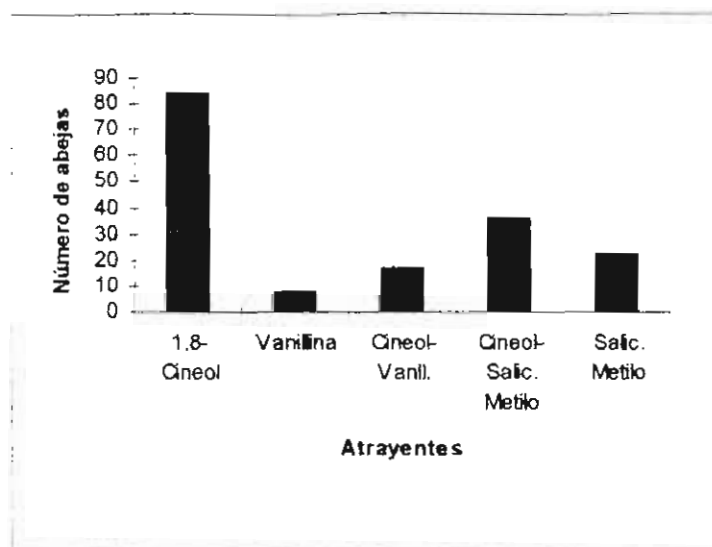


Fig. 1. Número de abejas atraídas por 3 compuestos puros y dos mezclas. Quebrada Gamba, Golfito. Enero, 1997.

Cuadro 2. Tipo de polinarios y especie de abeja que los transportan. Fila Gamba, 1997.

ESPECIE	TIPO DE POLINARIO							TOTAL
	A	B	C	D	E	F	G	
<i>Eg. asarophora</i>	0	0	0	0	0	3	0	3
<i>Eg. championi</i>	0	0	2	1	0	0	0	3
<i>Eg. cybelia</i>	0	0	0	0	4	0	0	4
<i>Eg. dodsoni</i>	0	0	0	1	2	1	1	5
<i>Eg. flammea</i>	0	0	0	0	5	0	0	5
<i>Eg. gorgonensis</i>	0	1	0	0	5	0	1	7
<i>Eg. heterosticta</i>	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Eg. imperialis</i>	0	0	2	3	2	0	0	7
<i>Eg. sapphirina</i>	0	0	0	0	16	0	0	16
<i>Eg. tridentata</i>	1	15	0	0	0	1	0	17
<i>Euglossa sp. 1</i>	2	0	0	0	0	0	0	2
<i>Euglossa sp. 2</i>	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Eulaema meriana</i>	1	0	1	0	0	0	0	2
TOTAL	5	17	5	5	34	5	2	73

Eg. = *Euglossa*.

Cuadro 3. Número de polinarios por tipo y localización sobre el cuerpo de la abeja. Fila Gamba, 1997.

TIPO DE POLINARIO								
LOCALIZ.*	A	B	C	D	E	F	G	TOTAL
1	0	17	1	0	1	0	2	21
2	0	0	0	0	5	0	0	5
3	3	0	1	5	0	5	0	14
4	2	0	3	0	28	0	0	33
TOTAL	5	17	5	5	34	5	2	73

*Sectores de localización de polinarios en el cuerpo de la abeja: 1= parte superior de la cabeza, 2= parte inferior de la cabeza, 3= parte dorsal del tórax y 4= parte ventral del tórax.

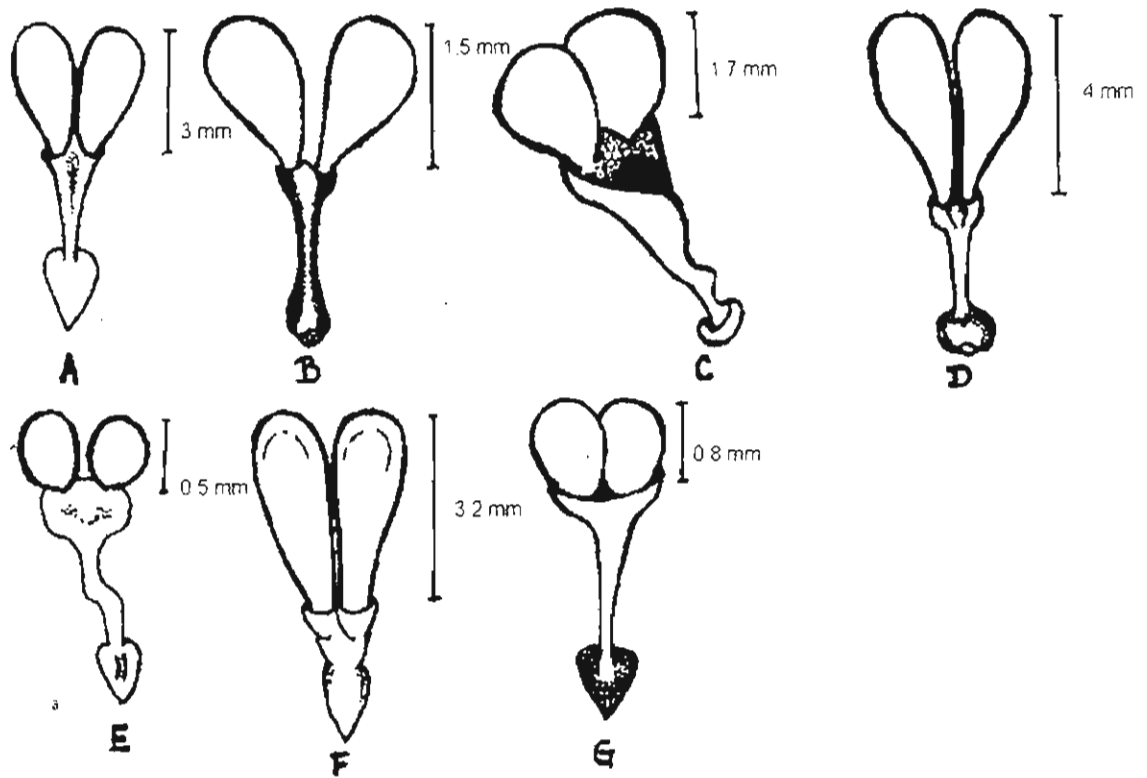


Fig.2. Tipos de polinarios encontrados en 41 abejas euglosinas. Fila La Gamba, 1997.

Algunos factores que influyen en la escogencia de tienda por el murciélago *Artibeus watsonii* en la palma *Asterogyne martiana*.

Harold Arias Le Claire

Natalia Ramirez Albán (Ed.), Kathryn Stoner (Coord.) .

Unas catorce especies de murciélagos del Neotrópico, de la subfamilia Stenodermatinae, (Phyllostomidae), se reportan como constructores de tiendas (Timm y Lewis, 1991). Cada especie tiene uno o más estilos distintos para realizar modificaciones en hojas y formar lo que se conoce como tiendas (Timm, 1987). Esta alteración en las hojas le provee a los murciélagos un buen escondite, protegiéndoles de depredadores, lluvia, viento, altas intensidades de luz y proporciona un buen refugio tanto a juveniles como para hembras grávidas y lactantes (Timm y Clauson, 1990). Solo se conoce de un reporte veraz de depredación en tiendas, por parte del mono ardilla (*Saimiri oerstedii*), que ha sido observado inspeccionando las y alimentándose de *Artibeus watsonii*; se considera a estos monos como una de las fuentes principales de mortalidad (Boinski y Timm, 1985). El género *Artibeus* (Phyllostomidae), con unas 15 especies ampliamente distribuidas en el Neotrópico, comprende un grupo de murciélagos modificadores de hojas; tal como *A. watsonii* que construye sus tiendas en plantas como *Geonoma cuneata*, *G. oxycarpa*, *G. congesta*, *Musa x paradisiaca*, *Anthurium ravenii*, *Heliconia imbricata*, *H. latisphata*, *Calathea insignis*, *Carludovica palmata*, *Cocos nucifera*, *Bactris wendlandia* y *Asterogyne martiana*, entre otras (Timm, 1987). Se debe mencionar que los estilos de corte que realiza esta especie incluye uno en forma de V en palmas bifurcadas, cortes elongados en forma de J en hojas de heliconias y plátanos y cortes poligonales en *Carludovica* (Timm, 1987).

En estudios de Timm y Lewis (1991), se concluye que varias especies de murciélagos seleccionan entre diferentes especies de plantas y entre hojas de edades específicas, para construir sus tiendas; además de que prefieren los árboles de alturas superiores al promedio, sin ser los más altos. Con base en esto el presente estudio tiene como objetivo determinar si el largo, altura y diámetro del peciolo de la hoja de la palma *A. martiana* influye en la escogencia por *A. watsonii* de hojas para hacer tiendas. Además de establecer si existe un patrón de escogencia según la orientación de las tiendas.

Métodos

El estudio se realizó el 24 de enero de 1997, en la quebrada La Gamba ubicada en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gofito, a una altitud aproximada de 170 m.

Se realizó un recorrido de aproximadamente 1 km a lo largo del cauce de la quebrada, localizando las palmas (*A. martiana*) con tiendas, a una distancia máxima de 10 m de cada margen. Luego de localizada cada palma con tiendas, se ubicó la palma sin tienda más cercana, con el fin de comparar palmas con y sin tiendas.

Para cada palma con tiendas y su correspondiente vecina se les cuantificó el número de hojas; a cada hoja se le midió el largo y el diámetro del peciolo. Del total de tiendas encontradas (80), solo a 37 se les pudo medir la altura a la cual se encontraba la hoja respecto del suelo, por tanto solo se midió la altura de 37 hojas de las correspondientes palmas vecinas.

Para el análisis de diámetros de peciolos y el largo de las hojas se realizó un análisis de variancia anidado en planta, comparando hojas modificadas en tienda y hojas no modificadas.

También se determinó la orientación de las hojas con tiendas, en relación al norte magnético.

Resultados

En total se encontraron 80 palmas *A. martiana*, para un total de 80 hojas modificadas en tiendas en 40 plantas. Para las plantas con tiendas se tiene un promedio de altura de hojas de 2.455 ± 0.509 m (\pm desv. est.) y en las plantas sin tienda de 1.73837 ± 0.410 m. Aunque las hojas con tiendas se encuentran a mayor altura, las diferencias no son significativas ($t=1.56$, $gl=72$, $p=0.062$).

Con respecto a los diámetros del pecíolo de hojas modificadas en tienda y sin tiendas; se tiene un promedio de 1.356 ± 0.193 cm para las hojas modificadas y 1.061 ± 0.218 cm para las no modificadas. Al comparar estas variaciones se encuentran diferencias significativas ($F=4.1107$, $gl=1/74$, $p<0.0001$), al igual que comparando el efecto entre las plantas ($F=11.3695$, $gl=83/74$, $p=0.0012$).

En cuanto al largo de las hojas, las tiendas presentan un promedio de 1.190 ± 0.155 m y las no modificadas tienen 0.969 ± 0.260 m; para estos valores se presentan diferencias significativas ($F=6.372$, $gl=1/74$, $p<0.0001$); así como al considerar la variación entre las plantas ($F=20.0$, $gl=83/74$, $p<0.0001$).

Con respecto a la orientación de las tiendas, el cuadro 1 presenta el número de tiendas según su distribución con respecto al norte magnético. Encontrándose más tiendas en dirección SO (intervalo $181-270^\circ$). Sin embargo las diferencias no son significativas ($\chi^2=5.367$, $gl=3$, $p=0.1467$).

Cuadro 1: Número de tiendas en *A. martiana*, según su orientación en categorías respecto del norte magnético. (Golfito, 1997)

Categorías de orientación	Número de tiendas
0-90°	18
91-180°	20
181-270°	31
270-360°	18

Discusión

Los resultados aquí expuestos muestran las preferencias de *A. watsonii* por hojas de pecíolos gruesos, hojas largas y en el caso de la altura con respecto al suelo se presenta una tendencia hacia hojas más altas, a pesar de no ser significativa. Se conoce que las especies de murciélagos que usan hojas modificadas como sitios de percha diurna, enfrentan las ventajas y desventajas asociadas a esta estrategia. Una ventaja que incluye el perchado en tiendas, es la habilidad de cambiar el sitio de perchado según los cambios en la disponibilidad de alimento y en el clima o el incremento en infecciones por ectoparasitos (Timm y Lewis, 1991). Esto de algún modo convierte a las tiendas en un recurso limitante. Si consideramos que las tiendas son de importancia en la sobrevivencia de algunas especies, siendo críticas para juveniles, hembras lactantes y grávidas; en ese sentido este recurso se vuelve indispensable y vital para especies que perchán obligatoriamente en hojas modificadas.

Con base en esta dependencia, es de esperar que los individuos de estas especies presenten un comportamiento selectivo con respecto a las hojas donde construyen sus tiendas.

El que *A. watsonii* esté seleccionando hojas de peciolo grueso se puede explicar en función de sus hábitos de perchado grupal, con un máximo de 5 o 6 individuos por tienda (Timm, 1987). Por lo que construir tiendas en hojas vigorosas produciría tiendas de mayor durabilidad y resistencia al peso, conveniente para los hábitos de esta especie. Lo que se podría relacionar con su posible sistema de apareamiento poligínico, de manera que las tiendas podría convertirse en un factor determinante en la escogencia de las hembras por machos con mejores tiendas (Kunz *et al*, 1994).

Una preferencia por hojas largas, se podría fundamentar en que éstas darían una mayor área de protección contra condiciones climáticas y menor exposición ante depredadores. Entonces, aquellos individuos con estas preferencias podrían aumentar su éxito ante condiciones adversas y hasta cierto punto una ventaja selectiva en cuanto a sobrevivencia (Kunz *et al*, 1994).

En lo que respecta al alto en que se encuentran las hojas, las preferencias de los murciélagos se muestran positivas hacia hojas relativamente altas, pero no las más altas. Debido a que éstas últimas los expondrían a condiciones climáticas adversas, así como a depredadores. Por otro lado las hojas muy cercanas al suelo los dejarían vulnerables ante depredadores terrestres (K. Stoner com. pers.). Estas condiciones extremas, también afectarían la accesibilidad de la tienda.

Con respecto a la orientación de las tiendas, se nota como *A. watsonii* no tiene un comportamiento selectivo aparente, lo que se puede basar en una buena selección de tienda; que sólo se vería afectada por factores microclimáticos, y no por factores relacionadas con la ubicación espacial de la tienda. Además las condiciones imperantes en el sotobosque y en el subdosel del bosque tropical contienen una gran variedad de microclimas y con estos se presentan factores de gran influencia sobre las tiendas.

Con estos fundamentos, se expone como mediante recursos limitantes y procesos selectivos se puede moldear el comportamiento de las especies, provocando patrones y criterios de respuesta, dirigidas hacia un mejor aprovechamiento de recursos.

Con los datos expuestos, se muestra como *A. watsonii* presenta comportamientos en respuesta a presiones selectivas, como por ejemplo la escogencia de hojas de *A. martiana*, para la construcción de tiendas. La depredación y factores climáticos afectan dicho comportamiento al grado de presentar características específicas en las tiendas utilizadas como percha diurna.

Bibliografía

- Boinski, S. y R. Timm. 1985. Predation by squirrel monkeys and double-toothed kites on tent-making bats. *Am. J. Primatol.* 9: 121-127
- Kunz T. H., M. S. Fujita, A. P. Brooke, y G. F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and Paleotropical bats. *J. Mamm. Evo.* 2: 57-78.
- Timm, R. 1987. Tent construction by bats of genera *Artibeus* and *Uroderma*. *Field. Zoology* 39: 187-212.
- Timm, R. y B. Clauson. 1990. A roof over their feet. *Nat. Hist.* 3: 55-58.
- Timm, R. y S. Lewis. 1991. Tent construction and use by *Uroderma bilobatum* in coconut palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. *Am. Mus. Nat. Hist.* 206: 251-260.

Herpetofauna de mantillo en una zona de bosque y un cacaotal.

Caty Frenkel Van Gyseghem

Dylana Ulate (Ed.) , Federico Bolaños (Coord.)

Los anfibios y reptiles son componentes conspicuos de la comunidad de vertebrados en el neotrópico (Guyer 1990). En las zonas bajas de América Central, la fauna es de las de mayor riqueza conocida (Duellman y Trueb 1994, Duellman 1988) y la diversidad de especies es mayor en los bosques húmedos que en los secos (Duellman 1988). El concepto general es que la abundancia de la herpetofauna del mantillo aumenta a mayor altitud, mientras que la riqueza y equitabilidad de especies disminuye (Brown y Alcalá 1961, Scott 1976, Heatwole 1982, Duellman y Trueb 1994).

El mantillo provee hábitat para diversa fauna de invertebrados, cuya abundancia se correlaciona con el patrón estacional de deposición de mantillo generalmente mayor al final de la estación seca o con su profundidad (Guyer 1994). La cantidad de depredadores a su vez se correlaciona con la abundancia estacional de invertebrados y ranas y lagartijas son componentes abundantes de la fauna de depredadores (Guyer 1994).

Muchos factores influyen la densidad, diversidad o biomasa de las comunidades tropicales y de anfibios y reptiles, entre ellos está la humedad, profundidad del mantillo, elevación (Scott 1976, Fauth *et al* 1989), condiciones climáticas (Duellman 1990, Duellman y Trueb 1994), competencia, depredación, alimento y sitios de anidamiento y crianza (Duellman 1990).

Los objetivos de este trabajo son determinar la diversidad y abundancia de especies de anfibios y reptiles en el mantillo del bosque y un cacaotal a la orilla de la Quebrada Gamba, así como estudiar si existen diferencias entre las dos zonas y dentro de cada zona.

Métodos:

El muestreo se realizó en El Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, el 24 de Febrero de 1997 de las 08:00 a las 14:00 horas. Se hicieron siete cuadrículas de mantillo de 8 x 8 m separadas entre si 4m en el cacaotal y en una zona del bosque aledaños a la Quebrada La Gamba. Se removió todo el mantillo de las cuadrículas desde los bordes hacia el centro y se capturaron e identificaron todos los anfibios y reptiles encontrados, se les midió la longitud hocico ano con una regla y se determinó el sexo si era posible, después fueron liberados. También fueron considerados en el muestreo los individuos encontrados a una altura por debajo de 1 m.

Se determinó la abundancia de especies compartidas por ha. La diversidad y similitud para ambos sitios se realizó mediante las pruebas de Diversidad de Shannon (con log10) y el índice de Morisita respectivamente. Al índice de diversidad se le aplicó Jackknife para calcular un análisis de variancia y determinar si hay diferencia entre ambos lugares. Con una prueba de t student se analizó si existía diferencia significativa en el número de especies e individuos entre el cacaotal y la zona de bosque muestreada y con la prueba de Kolmogorov Smirnov, el número de especies e individuos por esfuerzo (área de las cuadrículas acumulado).

Los promedios obtenidos en los resultados se indican con la desviación estándar.

Resultados:

Para las zonas muestreadas, se encontró una mayor abundancia de las especies que son compartidas en el cacaotal que en el bosque, siendo *Eleutherodactylus stejnegerianus* el que se

encontró más veces en el primero y *Norops polylepis* en el segundo; solo cuatro especies se encontraron en ambos lugares. La cantidad de individuos encontrados fue mayor en el cacaotal (33) que en el bosque (11) (cuadro 1).

Cuadro 1: Individuos por especie (abundancia) encontrados en el cacaotal y el bosque. Golfito. Enero, 1997.

Taxa	Cacaotal	Bosque
Amphibia		
Bufonidae		
<i>Bufo melanochloris</i>	3	0
Centrolenidae		
<i>Centrolene prosoblepon</i>	0	2
Dendrobatidae		
<i>Colostethus flotator</i>	10	0
<i>Colostethus talamancae</i>	2	1
Leptodactylidae		
<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	13	2
<i>Eleutherodactylus vocator</i>	3	1
Reptilia		
Polychridae		
<i>Norops capito</i>	0	1
<i>Norops polylepis</i>	2	3
Corytophanidae		
<i>Corytophanes cristatus</i>	0	1
Total	33	11

La diversidad fue mayor en el bosque ($H = 2.66$) que en el cacaotal ($H = 2.30$), aunque entre las dos zonas no se encontraron diferencias significativas ($F = 0.44$, g.l. = 1,9, $p = 0.52$). Sin embargo, en promedio, la similitud dentro de cada sitio es 0.55 ± 0.25 en el cacaotal y 0.05 ± 0.24 en el bosque, siendo el segundo más heterogéneo que el primero ($F = 13.15$, g.l. = 1,41, $p = 0.001$). Entre ambos lugares existe una similitud de un 46%.

Se encontraron más individuos y especies por cuadrícula y acumulados por área en el cacaotal. Hubo un promedio de 4.71 ± 3.54 individuos por cuadrícula en el cacaotal y 1.57 ± 1.72 individuos en el bosque ($T = 1.0$, g.l. = 9, $p = 0.17$), y 3.14 ± 1.68 especies por cuadrícula en el cacaotal y 1.43 ± 1.51 en el bosque ($T = 0.1$, g.l. = 9, $p = 0.46$).

En la figura 1 y 2 se muestran las especies e individuos acumulados por esfuerzo (área acumulada de las cuadrículas) respectivamente, para el cacaotal y el bosque, y se observa que no hay una diferencia significativa entre lugares (D máx especies = 0.14, $p = 1.0$ y D máx individuos = 0.57, $p = 0.19$). En la figura 1 se observa que las especies parecen llegar a una asíntota.

Discusión:

Se encontraron más individuos en el cacaotal que en el bosque (cuadro 1). Por el contrario, la diversidad es mayor en el bosque (aún no siendo significativo). Esto concuerda con resultados obtenidos en estudios realizados en La Selva (ver Heinen 1992, Lieberman 1986).

Una posible causa que explique la mayor abundancia en el cacaotal es la mayor profundidad del mantillo en esa zona debido a que el cacao es una especie decidua (Hansen 1983) y puede haber más alimento disponible. El tipo de cobertura de bosque puede influenciar la herpetofauna del mantillo, el tipo y cantidad de mantillo puede afectar la disponibilidad de artrópodos que les sirve de alimento (Heinen 1992)

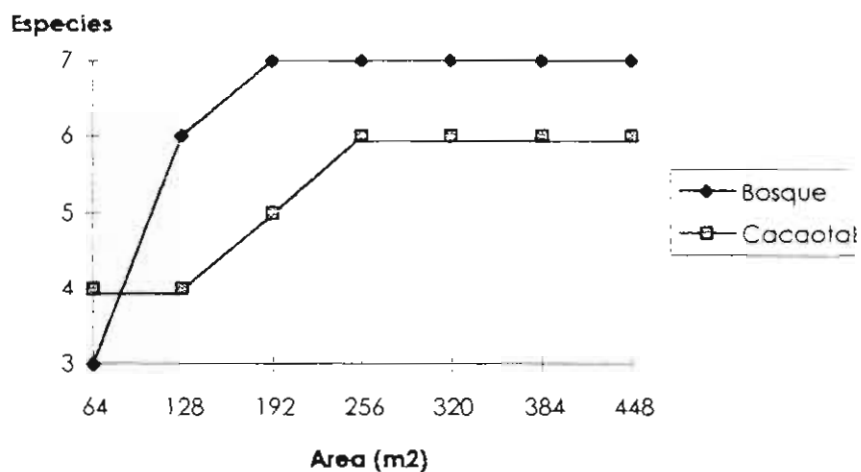


Figura 1: Especies acumuladas por área muestreada. Golfito. Enero, 1997.

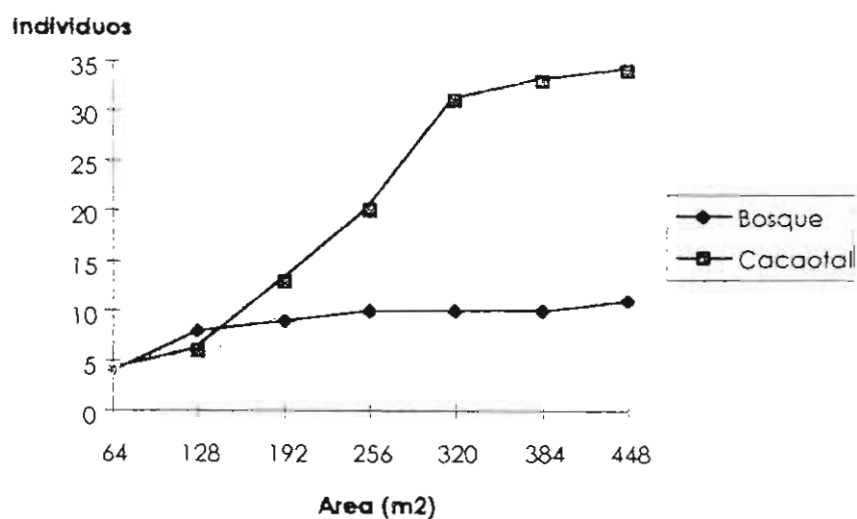


Figura 2: Individuos acumulados por área muestreada. Golfito. Enero, 1997.

La intervención de un ecosistema puede disminuir la diversidad de especies debido a que algunas se ven favorecidas más que otras (Margalef 1963, Lieberman 1986), este sería el caso del

cacaotal. Si algunas especies son incapaces de vivir en plantaciones activas de cacao, se necesitará cierto tiempo antes que la diversidad aumente después de ser abandonado (Heinen 1992). Una alta abundancia y baja riqueza de herpetofauna en hábitats alterados ha sido observado por Inger (1980). La mayor diversidad de herpetofauna del bosque podría entonces explicarse por ser un lugar poco o no alterado.

La heterogeneidad microespacial es importante para explicar la diversidad dentro de un hábitat, esto incluye heterogeneidad horizontal, vertical y cualitativa de elementos físicos y bióticos del ambiente (Duellman y Trueb 1994). Esto puede también ser una razón de la mayor diversidad y menor similitud dentro del bosque.

Al no haber diferencias significativas en la cantidad de individuos pero sí en las especies entre ambas zonas, donde en promedio hay más en el cacaotal, podría inferirse que muchas de las especies encontradas en este estudio pueden vivir en el cacaotal siendo una zona alterada, y que es menor la cantidad de especies que no habitan ese lugar, aunque haya una significativa similitud entre el cacaotal y el bosque.

El número de especies acumuladas por área muestreada en ambas zonas no es significativo (Fig 1), llegando a un valor máximo de siete especies acumuladas en el bosque y seis en el cacaotal, formando lo que pareciera ser una asíntota poblacional, pero es necesario aclarar que con el reducido número de cuadrículas muestreadas en zonas relativamente pequeñas y en un solo día, no es posible alcanzar la cantidad máxima de individuos para esas zonas.

Comparando con la cantidad de ranas y lagartijas de la Península de Osa, consideradas como de mantillo, existen aproximadamente 20 especies de lagartijas y 31 de ranas (Scott, Savage y Robinson 1991, Guyer 1994, Donnelly 1994) mientras que en este estudio solo se encontraron 3 de los primeros y 6 de los segundos. Como ejemplo se puede mencionar el caso de los dendrobátidos, para Osa se esperan encontrar cinco especies en tres géneros (Donnelly 1994), y solo se observaron dos especies de un género, no se vio *Dendrobates granuliferus* ni *D. auratus* que también están reportados para esta zona (Savage y Villa 1986).

Si este mismo estudio se realizara en otra época del año, podría compararse la abundancia de la herpetofauna, ya que varía la cantidad de mantillo y como consecuencia la abundancia y densidad de individuos (Donnelly 1994).

A pesar de que hay más individuos acumulados en el cacaotal, no es un valor que permita hacer significativa la diferencia con el bosque (Fig 2), posiblemente porque ambos presentan condiciones apropiadas para que vivan individuos. Se necesitaría un muestreo mayor, abarcando mayor área, para ver si las diferencias se vuelven significativas.

Es posible concluir que existe diferencia en cuanto a diversidad, cantidad de especies y abundancia entre lugares, no así para el número de individuos y que esto está influenciado por aspectos como: tipo de bosque, cantidad de mantillo, cantidad de artrópodos que sirven de alimento, competencia, humedad y depredación.

Sería recomendable hacer muestreos en diferentes lugares a través de un período más largo y que incluya mediciones de cantidad de mantillo, temperatura, humedad y cantidad de alimento.

Bibliografía:

Brown, W.C. y A.C. Alcala. 1961. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forests of Cuernos de Negros, Philippine Islands. *Ecology* 42: 628-636.

- Donnelly, M.A. 1994. Amphibian diversity and natural history. In: McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespenheide, and G.S. Hartshorn. (Eds.). *La selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. Chicago. 199-209.
- Duellman, W.E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American Tropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 79-104.
- Duellman, W.E. 1990. Herpetofauna in neotropical rain forest: comparative composition, history, and resource use. In: Gentry, A. (Ed.). *Four neotropical rainforests*. Yale University Press. New York. 455-508.
- Duellman, W.E. y Trueb, L. 1994. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press. London: 670 pp.
- Fauth, J.E., B.I. Crother, y J.B. Slowinski. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 21: 178-185.
- Guyer, C. 1990. Herpetofauna of La Selva. In: Gentry, A. (Ed.). *Four neotropical rainforests*. Yale University Press. New York. 371-385.
- Guyer, C. 1994. The reptile fauna: Diversity and ecology. In: McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespenheide, and G.S. Hartshorn. (Eds.). *La selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. Chicago. 210-216.
- Hansen, M. 1991. Chocolate (Cacao). En D.H. Janzen (Ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 81-83.
- Heatwole, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages. In: N.J. Scott, Jr (Ed.). *Herpetological communities: A symposium of the society for the study of amphibians and reptiles and the herpetologists' league*. August, 1977. U.S. Fish and wildlife Res. Report No. 13. 1-19.
- Heinen, J.T. 1992. Comparisons of the leaf-litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24: 431-439.
- Inger, R. 1980. Relative abundances of frogs and lizards in forests of Southeast Asia. *Biotropica* 12: 14-22.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the herpetofauna of a neotropical rain forest. *Acta Zool. Mex* 15: 8-41.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *Amer. Natur.* 97: 357-374.
- Savage, J.M. y Villa, J.R. 1986. Introduction to the herpetofauna of Costa Rica. Society for the study of Amphibians and Reptiles. USA. 207 pp.
- Scott, N.J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- Scott, N.J., Savage, J.M. y Robinson, D.C. 1991. Lista de reptiles y anfibios. En D.H. Janzen (Ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 372-379.

Ecomorfología de siete especies de murciélagos en la Quebrada La Gamba.

Jorge Mena

Leonel Fernández (Ed.), Kathryn Stoner (Coord.)

El orden Chiroptera es el único orden de mamíferos voladores (Mora y Moreira, 1984). La capacidad de vuelo ofreció la posibilidad de explotar un nicho desocupado, así como sus recursos; dentro de ese nicho, la especialización hacia cierto tipo de recurso (frugívoro, insectívoro, nectarívoro, carnívoro y otros) permitió la coexistencia de las distintas especies de murciélagos (Hilje, 1976). Dicha especialización requirió de una serie de importantes modificaciones anatómicas, bioquímicas y fisiológicas que les permiten a los murciélagos, además de volar, explotar sus recursos exitosamente.

La sustentación y la propulsión son provistas por diferentes partes de las membranas alares y diferentes masas musculares: el plagiopatagio y el uropatagio proveen sustentación, y la punta del ala genera la propulsión para el vuelo (Fleming, 1988). Diferentes familias de quirópteros difieren en su estilo de vuelo según el hábito alimenticio en que se especialicen. Los determinantes anatómicos del estilo de vuelo incluyen a los parámetros carga del ala, la razón ancho/largo (aspect ratio) y el índice de sustentación (tip index) (Fleming, 1988).

La carga del ala es la masa del murciélago dividido entre el área de sus alas; se expresa en Newton/m^2 . Murciélagos fuertes y de vuelo rápido tienen una carga de ala mayor que los más lentos y de vuelo más maniobrable. El aspect ratio describe el ancho del ala relativo a su amplitud y se calcula como $2(\text{largo antebrazo} + \text{largo dedo } 3)^2 / \text{área del ala}$. Un aspect ratio alto representa a murciélagos rápidos y de alas angostas, mientras que aquellos de vuelo maniobrable y de alas anchas poseen un aspect ratio menor. El índice de sustentación (calculado como $\text{largo dedo } 3 / \text{largo antebrazo}$) describe la capacidad de revoloteo. Un índice de sustentación alto provee alta maniobrabilidad de vuelo, mientras que valores bajos indican más bien velocidad en el vuelo (Fleming, 1988).

Los filostomátidos poseen un vuelo moderadamente alto y altamente maniobrable. La subfamilia Phyllostominae poseen un índice de sustentación bajo, un aspect ratio y una carga de ala promedio. Los Carollinae tienen un índice de sustentación alto, un aspect ratio bajo y una baja carga de ala. Los Stenoderminae tipo *Artibeus* tienen un índice de sustentación bajo y un aspect ratio alto; la carga del ala es muy alta. Por último, los Desmodontinae poseen una carga de ala muy alta, un aspect ratio muy bajo y un índice de sustentación bajo (Fleming, 1988).

El objetivo de este trabajo fue el describir la morfología del ala de las especies de murciélagos capturados, relacionándola con el tipo de alimentación por medio de los parámetros arriba explicados.

Métodos

El estudio se realizó los días 25 y 26 de enero, desde las 4:30 pm y hasta las 11:00 pm. Se colocaron redes de niebla en distintos sitios en la Quebrada La Gamba (fig. 1); cinco redes el primer día y siete el segundo.

Los murciélagos capturados fueron identificados y marcados con un collar codificado; se determinó peso, largo del antebrazo y del tercer dedo. En una hoja limpia se trazó el ala de cada individuo y se estimó su área con un acetato marcado cada 5 mm. Se realizó una corrección de las variables área de ala, largo de antebrazo y largo del tercer dedo dividiéndolas entre la raíz cúbica del

peso; de esta manera, se elimina el efecto del tamaño sobre la forma del ala. Se calculó la carga del ala, la razón ancho/largo y el índice de sustentación. Se realizó un análisis de componentes principales de las variables con el fin de resumirlas en dos componentes no correlacionados. Los parámetros se analizaron con una comparación gráfica.

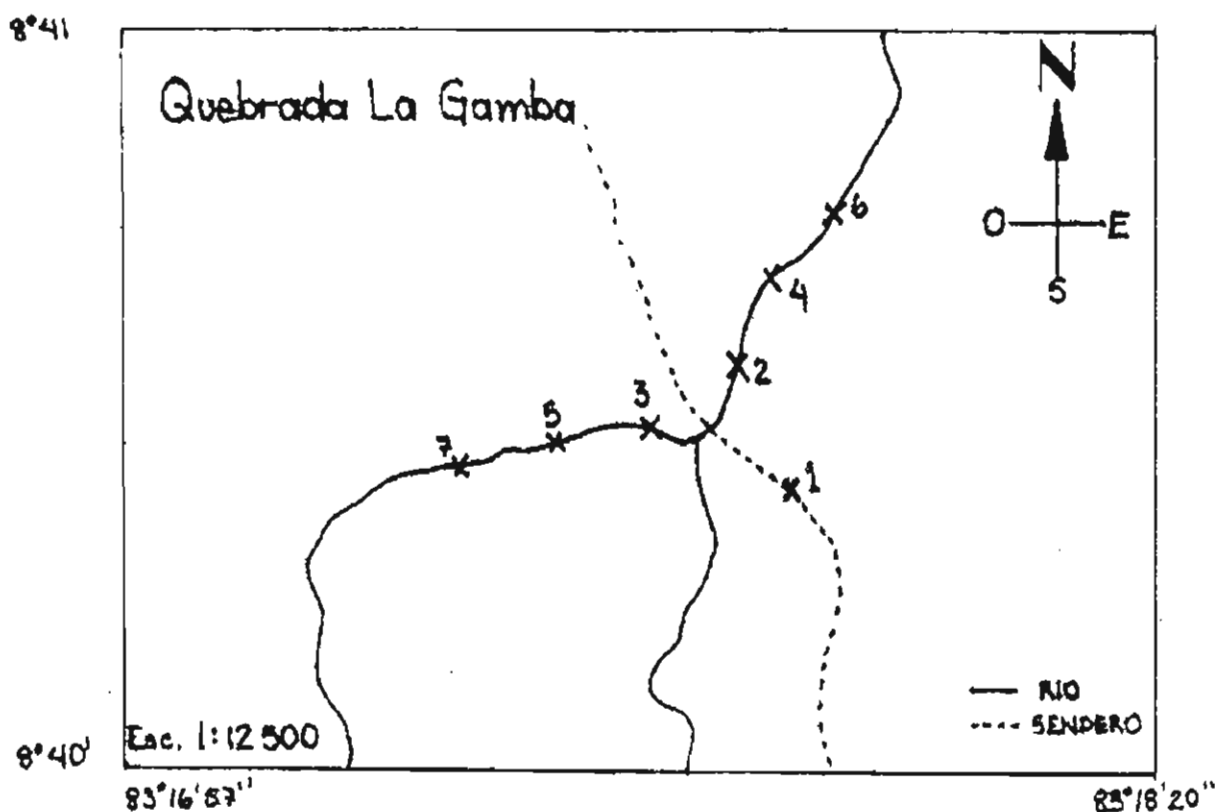


Fig. 1. Sitios de colocación de las redes de niebla durante el periodo de estudio, Quebrada La Gamba, 1997. (Las redes 6 y 7 se colocaron sólo el segundo día de muestreo)

Resultados

Se capturaron 42 murciélagos de siete especies; de estas especies, *Desmodus rotundus* y *Artibeus jamaicensis* poseen el mayor carga de ala promedio mientras que sólo esta última presentó una mayor razón ancho/largo y un mayor índice de sustentación promedio (cuadro 1).

El cuadro 2 describe el resultado del análisis de componentes principales. Los coeficientes obtenidos describen la forma del ala de los murciélagos principalmente por dos factores: el primero incluye al antebrazo y al tercer dedo, mientras que el segundo toma en mayor parte al área del ala. Existe una relación inversa entre el largo del dedo tres y el del antebrazo. Este modelo logra explicar un 83% de la variación total de la forma de las alas de las distintas especies.

Al graficar los factores obtenidos, se puede observar que la gran mayoría de los individuos (y de las especies) poseen un área alar pequeña, con un antebrazo grande y un dedo 3 pequeño (fig 2).

Cuadro 1. Número de individuos y parámetros de vuelo para las distintas especies de murciélagos capturados. Golfito, 1997.

Especie	# individuos	Carga ala *	Razón A/L *	Sustentación *
<i>Artibeus jamaicensis</i>	3	0.20 ± 0.05	271.50 ± 59.13	2.15 ± 0.31
<i>Artibeus phaeotis</i>	3	0.11 ± 0.01	222.65 ± 40.80	1.95 ± 0.20
<i>Artibeus watsoni</i>	18	0.12 ± 0.02	232.15 ± 22.47	2.01 ± 0.18
<i>Carollia brevicauda</i>	1	0.11	246.28	2.12
<i>Carollia castanea</i>	13	0.13 ± 0.03	238.31 ± 38.71	2.09 ± 0.30
<i>Desmodus rotundus</i>	3	0.22 ± 0.09	230.81 ± 55.11	1.57 ± 0.03
<i>Trachops cirrhosus</i>	1	0.18	196.31	1.92

(*) Promedio ± desviación estándar

Cuadro 2. Coeficientes de las variables en cada uno de los dos componentes del análisis de componentes principales.

Variable	Componente 1	Componente 2
Antebrazo	0.864	0.094
Dedo 3	-0.762	0.465
Área ala	0.299	0.912
% variación explicada	47.182	35.214

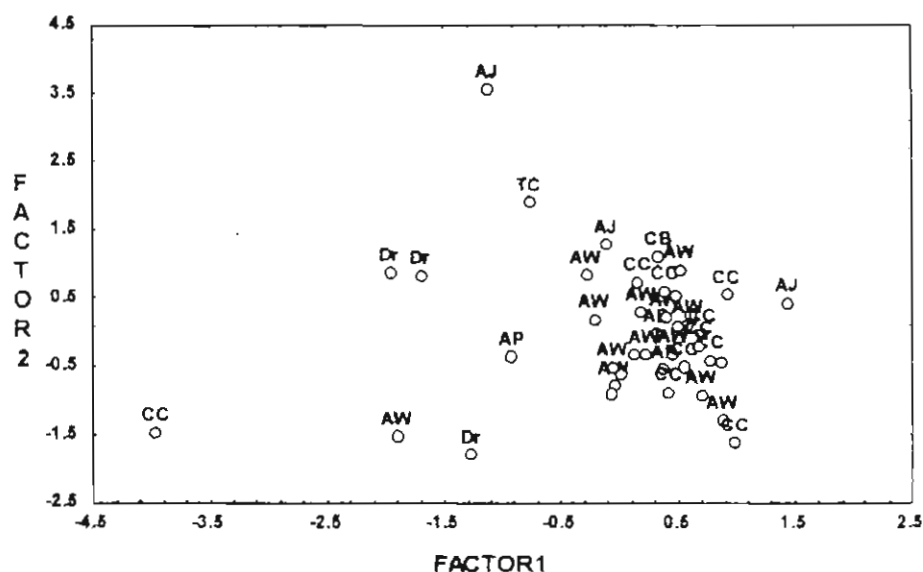


Fig. 2. Gráfico de componentes principales para los factores obtenidos para la forma del ala de las especies de murciélagos capturadas. Golfito, 1997. (AJ: *A. jamaicensis*; AP: *A. phaeotis*; AW: *A. watsoni*; CB: *C. brevicauda*; CC: *C. castanea*; Dr: *D. rotundus*; TC: *T. cirrhosus*)

Los individuos de todas las especies capturadas presentan una gran variación en cuanto a los parámetros de vuelo observados; cuando se compara el aspect ratio (fig 3) y el índice de sustentación (fig 4) con respecto al carga del ala se puede observar que la gran mayoría de los individuos se agrupan en cierto tipo de diseño alar, lo que puede denotar un problema de tamaño de muestra en la definición de los parámetros.

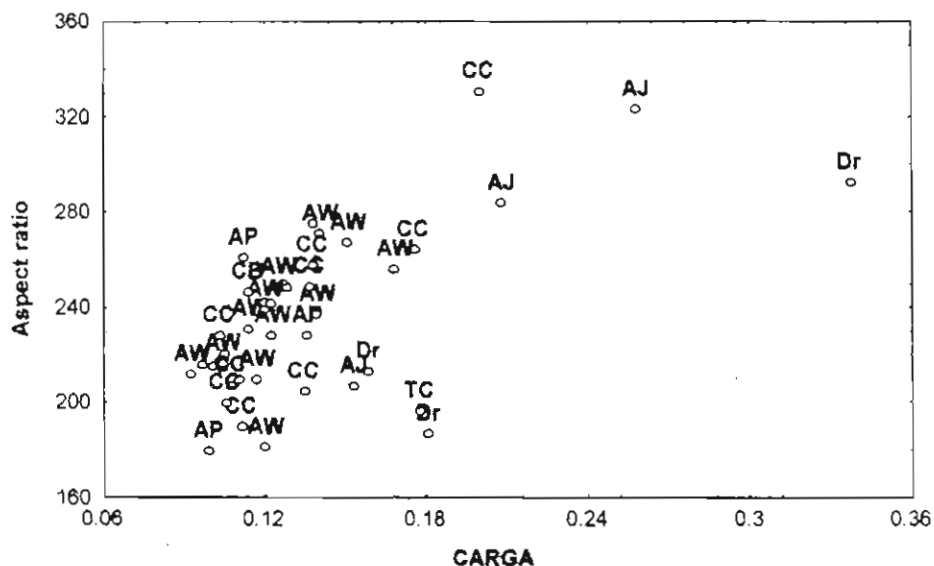


Fig. 3. Aspect ratio segun el carga del ala para las distintas especies de murciélagos capturados. Gofito, 1997. (AJ: *A. jamaicensis*; AP: *A. phaeotis*; AW: *A. watsoni*; CB: *C. brevicauda*; CC: *C. castanea*; Dr: *D. rotundus*; TC: *T. cirrhosus*)

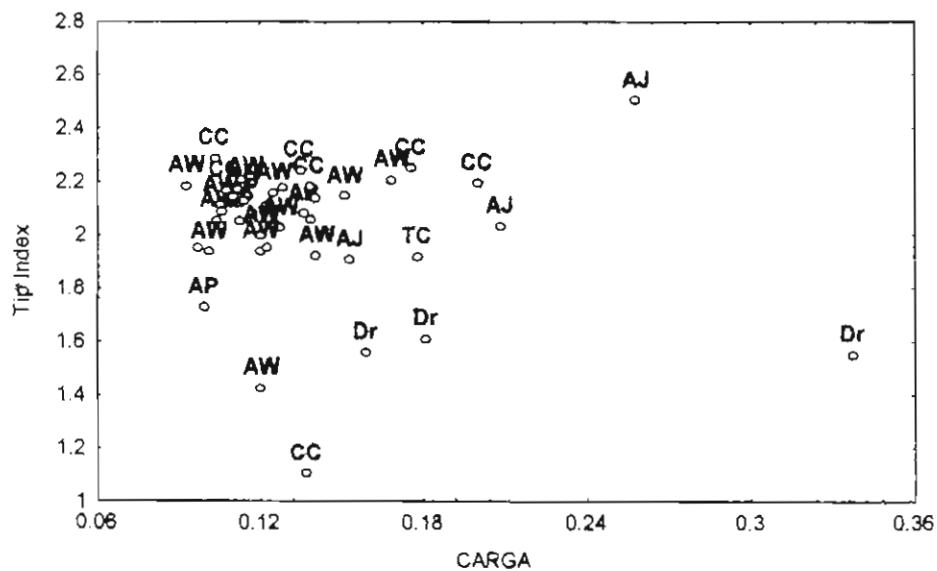


Fig. 4. Tip index segun el carga del ala para las distintas especies de murciélagos capturados. Gofito, 1997. (AJ: *A. jamaicensis*; AP: *A. phaeotis*; AW: *A. watsoni*; CB: *C. brevicauda*; CC: *C. castanea*; Dr: *D. rotundus*; TC: *T. cirrhosus*)

Discusión.

Fleming (1988) afirma que los desmodóntinos poseen una carga de ala muy alta, lo que los hace volar a cortas distancias del suelo; los vampiros capturados durante el estudio así lo presentan (cuadro 1). Con los filostómicos se encontró diferencias con respecto a la sustentación: teóricamente las especies pequeñas de esta familia (*A. watsoni*) tienen mayor sustentación que especies más grandes (*A. jamaicensis*), por explotar este último recursos más expuestos (Fleming, 1988). Sin embargo, en el estudio se encontró lo contrario. Como las figuras 2 y 3 lo muestran, la gran mayoría de los murciélagos capturados presentan características del ala similares, tanto de su forma, como de sus parámetros de vuelo. Esto, como ya lo indicó Hilje (1976), muestra que no existe una relación clara entre las características del ala y los hábitos alimenticios. Este mismo autor comenta que el principal problema afrontado cuando se estudia las características alares lo es el tamaño de muestra, pues al estudiarse características poblacionales, se debe tratar de cubrir la mayor parte de la variación total. Considera además que el tamaño de muestra usado por él (142 individuos de 54 especies) fue aún muy pequeño como para realizar este tipo de estudios.

Los datos obtenidos durante el periodo de estudio son en su mayoría de solo dos especies (*A. watsoni* y *C. castanea*), con lo cual en gran parte se describe la variación de estas dos especies. En el análisis no se diferenció entre sexo, estado reproductivo o edad, variables que también pueden incluir variación al modelo. Así, se debe realizar un estudio con solo ciertas especies para poder determinar si hay algún tipo de relación entre la estructura del ala y los hábitos alimenticios o si existe diferenciación específica en la estructura del ala, pero que esta no guarde relación con el hábito alimenticio.

Bibliografía.

- Fleming, T.H. 1988. The short-tailed fruit bat. A study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago. p 22-24.
- Hilje, L. 1976. Relación entre las dimensiones de las extremidades y el tipo de alimentación en murciélagos. *Brenesia* 9:41-49.
- Mora, J.M. y I. Moreira. 1984. Mamíferos de Costa Rica. EUNED, San José. p 39.

Comparación de la avifauna en bosque primario y bosque secundario.

Johel Chaves Campos

Tatiana Robles (Ed.), Gilbert Barrantes (Coord.)

Algunas especies de aves están adaptados para vivir los claros y bordes del bosque y estas aves se han visto favorecidas por la deforestación causada por el hombre, al crearse grandes áreas abiertas y de bosque secundario (Stiles, 1991). Aunque existen especies de aves exclusivas del bosque primario o de áreas abiertas, muy pocas de las aves de Costa Rica están limitadas a un solo tipo de sucesión en la comunidad vegetal, y las dos categorías de hábitats que comparten el mayor porcentaje de especies de aves son el dosel y el borde del bosque (Stiles, 1991), independientemente de si es este primario o no.

En un bosque de crecimiento secundario se encuentra una mayor cantidad de plantas pioneras de crecimiento rápido que son atacadas por más insectos que la mayoría de plantas de un bosque primario (Coley *et al.*, 1985) y que van a producir frutos rápidamente, por lo que es de esperar que los gremios de aves frugívoras e insectívoras sean mayores en cuanto a número de especies e individuos en zonas de sucesión secundaria. También es de esperar que en proporción, la distribución de los gremios en los estratos del bosque secundario sean diferentes a un bosque primario. Se dice que un grupo de especies emparentadas taxonómicamente que usan en forma similar un mismo recurso (e.g. mismo alimento) forman un gremio de forrajeo (G. Barrantes, com. pers.), sin importar que muchos de los miembros de estos gremios utilizan diferentes microhábitats y prefieren diferentes sustratos para dicho forrajeo (Stiles, 1991).

El principal objetivo de este proyecto es determinar si el número de especies y su abundancia por gremio en el Bosque primario de la Fila La Gamba es diferente al del bosque secundario de la Quebrada del mismo nombre; así como determinar si existen diferencias entre ambos sitios en cuanto al estrato del bosque que utilizan los distintos gremios de aves.

Debido a que para poder realizar investigaciones en cuanto a densidad o composición de especies en poblaciones de aves es necesario utilizar una técnica de muestreo eficiente y de confianza, se ha generado una considerable discusión con respecto a cual de los métodos propuestos hasta el momento para estos fines es el más adecuado (Edwards *et al.*, 1981). Además se han realizado trabajos que defienden por separado a cada uno de los métodos, llegándose a la conclusión de que depende de lo que el investigador quiera hacer así será el método a emplear (Robbins, 1981).

Dos de los métodos más utilizados para realizar censos de aves son el de transecto lineal y el conteo por puntos (Ralph y Scott, 1981), por lo que el segundo objetivo de este proyecto es determinar cual de estos dos métodos es mejor para ser utilizado en la realización del principal objetivo de este trabajo.

Métodos

La investigación se llevó a cabo los días 24 y 25 de enero de 1997 en la Quebrada La Gamba y en el sendero que recorre la fila del mismo nombre, ubicados en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Durante ambos días el tiempo estuvo soleado aunque en los días anteriores hubo lluvias por las noches.

El día 24 de 6:30 am a 11 am, se registraron todas las aves de especies diferentes sin importar su identificación que se detectaron por vista o canto en el sendero que conduce desde la Quebrada La Gamba hasta 1200 m recorridos en la fila del mismo nombre medidos a partir del camino que se dirige hacia el pueblo La Gamba. Simultáneamente se utilizó el método de transecto lineal y el de conteo por

puntos. El método de transecto lineal consiste en caminar a una velocidad moderada cierta distancia y registrar todas las aves que aparezcan en esa distancia, mientras que en el de puntos se registran las aves que se detectan en puntos en los que el observador permanece quieto, ubicándose dichos puntos cada cierta distancia que en el caso de este proyecto fue de 100 m y con un tiempo de 10 min en cada uno. Las especies de aves registradas durante el recorrido del transecto lineal se separaron en segmentos de 100 m para comparar con los puntos respectivos del otro método. Para cada metodología se utilizó 4 observadores inexpertos y uno experto que se turnaron a la mitad de la longitud recorrida.

El día 25 en el mismo horario, 4 observadores novatos y uno con entrenamiento recorrieron un sendero en bosque secundario por la Quebrada y otros 4 recorrieron (en las mismas condiciones de experiencia) el sendero de la fila que atraviesa bosque primario, identificando las aves observadas, anotando su abundancia y su ubicación en el sotobosque, subdosel o dosel. El método utilizado para este fin fue el de caminar por los senderos despacio y detenerse si era necesario.

Para determinar cual método fue mejor en cuanto a número de especies detectadas se realizaron pruebas de U de Mann-Whitney, y para determinar las diferencias en cuanto a la composición de la avifauna por estrato y gremios entre bosque primario y secundario para el segundo día del proyecto, se utilizaron tablas de contingencia de Chi-cuadrado o pruebas G (si había valores esperados menores que 5).

Resultados

Se registraron más especies a lo largo del sendero por el método de puntos que por el de transecto lineal ($U'=145$, n_1 y $n_2=14$, $0.01 < P < 0.025$; Fig. 1). Por ambos métodos se detectaron más aves por sonido que por vista ($U'=143.5$, n_1 y $n_2=14$, $0.01 < P < 0.025$ para el método de puntos ; $U'=163$, n_1 y $n_2=14$, $0.001 < P < 0.0025$ para el de transecto lineal). Por el método de puntos de conteo se detectaron más aves sólo por observación ($U'=149.5$, n_1 y $n_2=14$, $0.005 < P < 0.01$) y por este mismo método también se detectaron más pájaros solamente por sonido ($U'=136$, n_1 y $n_2=14$, $0.025 < P < 0.05$. (Cuadro 1).

El segundo día se identificaron 32 especies en bosque primario y secundario de las cuales cinco eran compartidas por ambos (Cuadro 2). Las especies de bosque secundario muestran una tendencia a ubicarse más en el sotobosque y subdosel que las de bosque primario (Fig. 2), pero las diferencias no son significativas ($G=5.129$, 2 gl, $p=0.077$). Se encontraron aves correspondientes a 5 gremios, pero tanto para el número de especies, como para el de individuos por gremio, no hubo diferencias entre bosque primario y secundario en cuanto a dominancia de algún gremio entre tipos de bosque ($G=1.942$, 3 gl, $P=0.584$, Fig. 3 y $X^2=0.395$, 4 gl, $P=0.995$, Fig. 4 respectivamente).

Discusión

Al estar el observador estacionado en un punto, este tiene un menor efecto sobre la actividad de las aves, lo que facilita su detección (Anderson y Ohmart, 1981), lo que provocó que se obtuviera un mayor número de especies en total, por sonido y por vista por el método de conteo por puntos. Además, el tiempo empleado en la detección de las aves es mucho mayor en el método de puntos, lo que al parecer influye en el número de especies detectadas (Edwards *et al*, 1981). También es muy importante destacar que cuando se utiliza 8 minutos o más para censar un punto, se obtienen resultados similares o mayores que los obtenidos en el método de transecto, lo cual no ocurre si el tiempo es de 6 min por ejemplo (Anderson y Ohmart, 1981).

El método de transecto lineal es logisticamente mas factible de realizar que el método de puntos, debido a que se cubre un área mayor en un menor tiempo (Anderson y Ohmart, 1981). Debido a esto y a que las personas que participaron en el proyecto en su mayoría tenían muy poca experiencia en la identificación de aves por canto se prefirió utilizar una combinación de ambos

métodos. para aumentar el número de especies detectadas en la evaluación de la avifauna en bosque primario y secundario el segundo día.

Las especies de aves que se encontraron tanto en bosque primario como secundario (Cuadro 2) frecuentan bordes y claros de bosque normalmente, mientras que las que se encontraron en un solo tipo de bosque también se pueden encontrar en ambos tipos (Stiles y Skutch, 1989). Las únicas excepciones las constituyen *Campylorhamphus pusillus* y *Deconychura longicauda* que son de bosque primario (Stiles y Skutch, 1989) y fueron encontradas en bosque secundario. por lo que al parecer pueden vivir en ambos tipos sin problemas, aunque hay que tomar en consideración que el bosque secundario estudiado estaba muy cerca del primario.

Si se toma en cuenta que las aves detectadas en el censo pueden vivir tanto en bosque primario como secundario y que en la zona de estudio los dos sitios de muestreo se encontraban a menos de 5 km de distancia entre sí, es sorprendente que sólo se encontrara cinco especies en común. por lo que al parecer se necesita realizar un inventario más exhaustivo con repeticiones durante varios días para obtener una conclusión definitiva. Aún así, los datos indican que es posible que haya una mayor cantidad de aves insectívoras y frugívoras forrajeando en los estratos bajo e intermedio del bosque secundario (Figs. 2, 3 y 4), y si esto se lograra demostrar con un mayor muestreo contradiría los resultados de Orians (1969), en cuanto a que la diversidad de especies de árboles en los bosque costarricenses tiene poco efecto en el número de especies de aves en dichos bosques.

Bibliografía

- Anderson, B. W. y R. D. Ohmart. 1981. Comparision of Avian Census Results Using Variable Distance Transect and Variable Circular Plot Techniques. En: Ralph, C. J. y M. Scott. Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Allen Press, Inc. EEUU. pp 186-192.
- Coley, P. D, J. P. Bryant y Chapin, F. S. 1985. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense Science 230: 895-899.
- Edwards, D. K.; G. L. Dorsey y J. A. Crawford. 1981. A Comparision of Three Avian Census Methods. En: Ralph, C. J. y M. Scott. Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Allen Press, Inc. EEUU. pp 170-176.
- Orians, G.H. 1969. The numbers of bird species in some tropical forests. Ecology 50: 783-801.
- Robbins, C. S. 1981. Introductory Remarks: Comparision of Methods. En: Ralph, C. J. y M. Scott. Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Allen Press, Inc. EEUU. pp 163.
- Stiles, F.G.y A. Skutch. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, Ithaca, New York. 511 p.
- Stiles, F.G. 1991. Aves. En: Janzen, D. H. 1991. Historia Natural de Costa Rica. Chavarría, M. (trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 822 p.

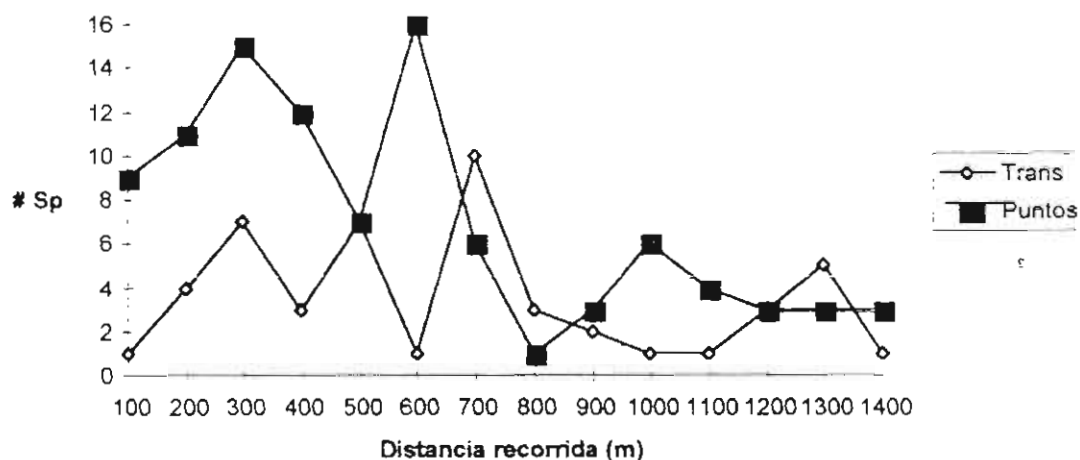


Figura 1. Especies detectadas por los métodos de transecto lineal y conteo por puntos cada 100 m. Golfito, 1997.

Cuadro 1. Especies de aves contabilizadas según los métodos de transecto lineal y conteo por puntos con su forma de detección. Golfito, 1997.

Distancia (m)	Conteo por puntos		Transecto lineal	
	vistas	escuchados	vistas	escuchados
100	2	7	0	1
200	5	6	1	3
300	5	10	0	7
400	7	5	0	3
500	2	5	3	4
600	3	13	0	1
700	3	3	1	9
800	0	1	2	1
900	1	2	0	2
1000	3	3	1	0
1100	0	4	0	1
1200	1	2	0	3
1300	1	2	1	4
1400	0	3	0	1

Cuadro 2. Especies de aves identificadas en bosque primario y secundario. Golfito, 1997.

Familia	Nombre Científico	Bosque 1rio	Bosque 2rio
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	X	
	<i>Sarcoramphus papa</i>	X	
Accipitridae	<i>Harpagus bidentatus</i>		X
	<i>Buteo platypterus</i>	X	
Falconidae	<i>Milvago chimachima</i>		X
Columbidae	<i>Claravis pretiosa</i>	X	X
Psittacidae	<i>Amazona farinosa</i>		X
Cuculidae	<i>Piaya cayana</i>	X	
Trochilidae	<i>Glaucis aenea</i>		X
	<i>Threnetes ruckeri</i>	X	X
	<i>Florisuga mellivora</i>		X
	<i>Thalurania colombica</i>		X
Trogonidae	<i>Trogon massena</i>	X	
	<i>Trogon bairdii</i>	X	
Galbulidae	<i>Galbula ruficauda</i>		X
Ramphastidae	<i>Pteroglossus frantzii</i>		X
Dendrocolaptidae	<i>Deconychura longicauda</i>		X
	<i>Xiphorhynchus lachrymosus</i>	X	
	<i>Campylorhamphus pusillus</i>		X
Formicariidae	<i>Thamnophilus bridgesi</i>		X
	<i>Myrmeciza exsul</i>	X	
Cotingidae	<i>Lipaugus unirufus</i>	X	
Pipridae	<i>Pipra mentalis</i>	X	X
	<i>Pipra coronata</i>	X	X
Troglodytidae	<i>Thryothorus semibadius</i>		X
Turdidae	<i>Turdus assimilis</i>	X	X
Parulidae	<i>Dendroica pensylvanica</i>		X
Icteridae	<i>Cacicus uropygialis</i>	X	
	<i>Icterus galbula</i>		X
Tyrannidae	<i>Ramphocelus passerinii</i>		X
	<i>Piranga rubra</i>		X
Emberizidae	<i>Sporophila aurita</i>		X

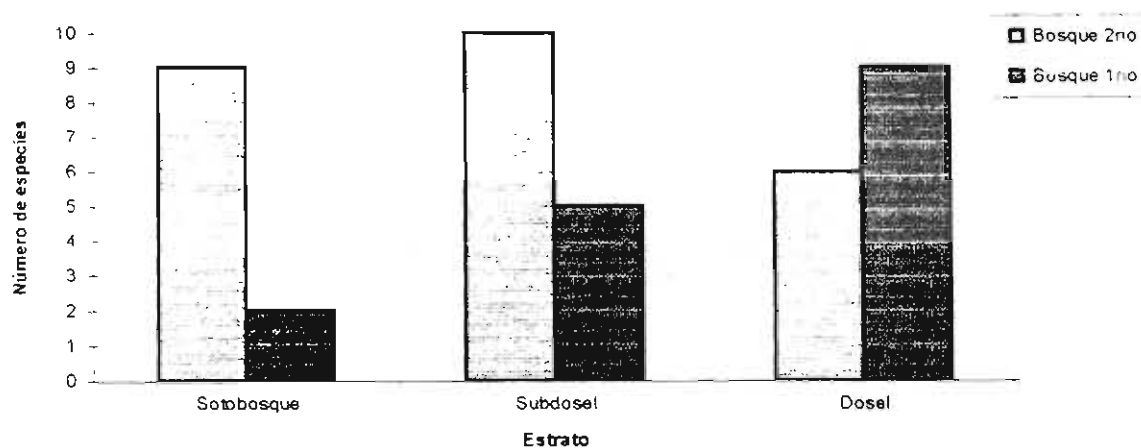


Figura 2. Especies de aves identificadas por estrato. Golfito, 1997.

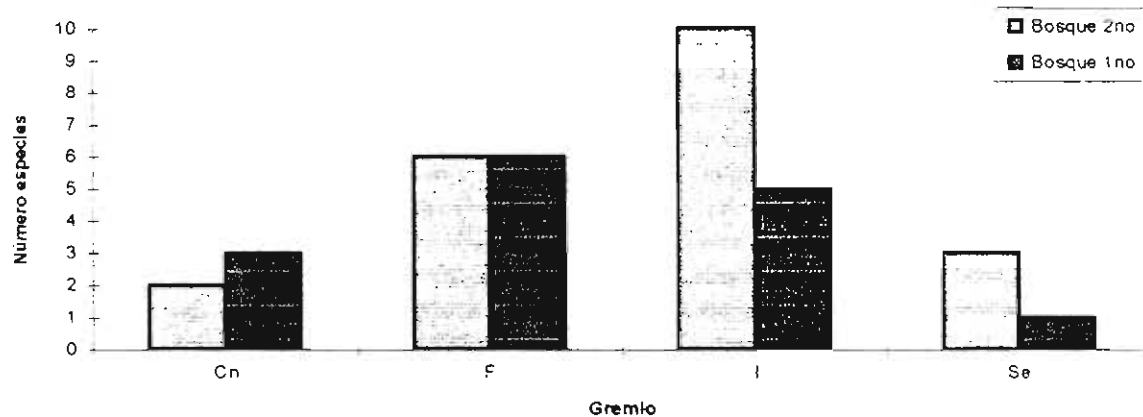


Figura 3. Cantidad de especies según gremio (Cn=carnívoros y carroñeros, F=frugívoros, I=insectívoros y Se=semilleros) y tipo de bosque. Golfito, 1997.

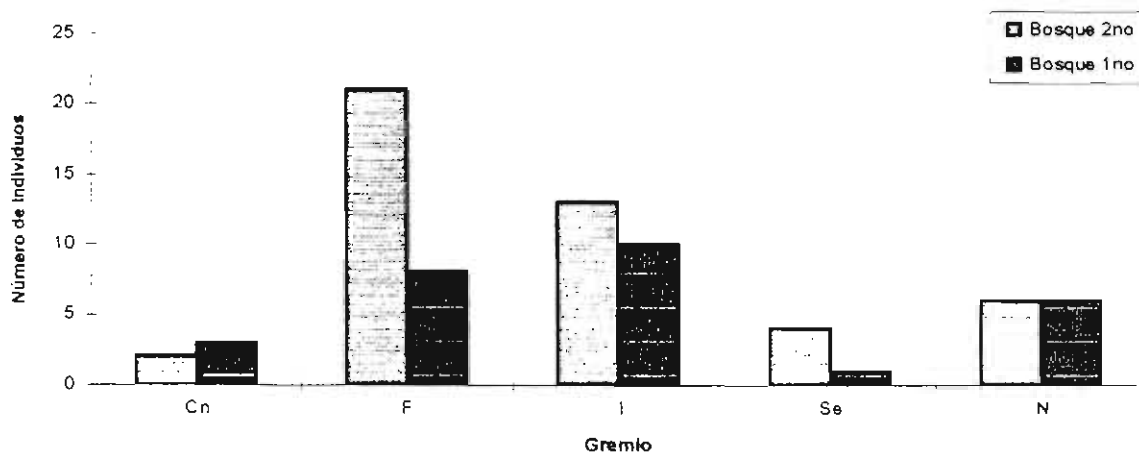


Figura 4. Cantidad de individuos según gremio (Cn=carnívoros y carroñeros, F=frugívoros, I=insectívoros, Se=semilleros y N=nectarívoros) y tipo de bosque. Golfito, 1997.

PROYECTOS INDIVIDUALES

Interacciones depredador - presa en poblaciones de renacuajos de 3 especies de anuros en una quebrada.

Harold Arias Le Claire

Es común que diferentes especies de anuros coexistan en una misma zona de reproducción. Tal es el caso de tres especies simpátricas en la quebrada Cañaza, en Golfito Puntarenas, *Bufo marinus*, *Bufo melanochloris* (Bufonidae) y *Smilisca sordida* (Hylidae). Estas comparten el ciclo de vida típico, osea depositan sus huevos en el agua, donde los renacuajos llegan a metamorfosis y completan su desarrollo en la tierra, además de un período reproductivo que concuerda con la época seca (Duellman y Trueb, 1985).

Los renacuajos de estas tres especies, se ven afectadas por la dinámica de interacciones ecológicas en el ambiente bentónico donde se desarrollan. Dentro de estas interacciones se presentan las depredador-presa que pueden regular una o ambas poblaciones interactuantes (Waller, 1973).

La depredación limitada por el tamaño de larvas de anuros puede influenciar los patrones de abundancia de las especies (Cronin y Travis, 1986), además se sabe que ciertas densidades de renacuajos disminuye su propia tasa de crecimiento, lo que aumenta su vulnerabilidad (Waller, 1973).

Varios estudios han documentado que renacuajos grandes son menos vulnerables que los pequeños; para estos últimos se espera que sufran una mayor presión de depredación (Crump, 1984).

Los renacuajos de *B. marinus* y la mayoría de los bufos poseen toxinas en su piel, que podrían repeler a depredadores como peces, a pesar de que otros organismos como larvas de insectos y otros renacuajos carnívoros no se ven afectados (Brodie *et al.*, 1978).

Se determinó el efecto de varios depredadores en los estadios larvales de las tres especies; comparando una especie poco tóxica y dos especies más tóxicas. Además se comparó el grado de depredación en diferentes densidades de parche y distribuciones de tamaños de renacuajos.

Métodos

El presente estudio se realizó los días 16, 21 al 23, 28 al 31, de enero y 1 al 3 de febrero de 1997, en la quebrada Cañaza, en Golfito Puntarenas.

Se realizaron muestreos diurnos y nocturnos, recorriendo la quebrada en busca de parches de renacuajos de tres especies, *B. marinus*, *B. melanochloris* y *S. sordida*. Solo se tomaron en cuenta los parches formados por una especie. Después de identificar la especie, se cuantificaba el número de depredadores que llegaban en el transcurso de 3 min, en un área determinada por un balde sin fondo, en los muestreos diurnos y nocturnos, la misma área se determinó con el diámetro de luz roja de la lámpara de mano con que se realizaban las observaciones ($\approx 615 \text{ cm}^2$ en ambos casos). Luego se contaba el número de renacuajos en el área.

Los renacuajos se clasificaron por tamaño de la siguiente manera: tamaño 0 con una longitud de cabeza menor o igual a 6 mm, la categoría 1 incluye renacuajos con largo de cabeza entre 7mm y 1cm, y la categoría 2 comprende longitudes mayores a 1cm. Dentro de cada categoría de depredador se tienen: individuos con una longitud de cuerpo menor o igual a 1cm para la categoría 0, con longitudes de cuerpo entre 1 y 2.5 cm para el tamaño 1, en la categoría 2 se incluyen longitudes entre 2.5 y 3 cm, mientras el tamaño 3 comprende a todos los depredadores con longitudes de cuerpo mayores a 3 cm.

Para el análisis estadístico se consideraron ambas muestras diurnas y nocturnas como una sola.

Resultados

Se analizaron un total de 206 parches de renacuajos de las tres especies, 67 parches de *B. marinus*, 100 de *B. melanochloris* y 39 de *S. sordida*.

Los depredadores más comunes en general fueron los camarones y peces, además se observaron ocasionalmente cangrejos, garzas azules (*Egretta caerulea*) y zanates. El fenómeno de canibalismo fue observado en solo una ocasión, en un parche de *B. marinus* compuesto por 67 renacuajos tamaño 2.

Se dió una mayor proporción de parches depredados en *S. sordida*, mientras *B. marinus* presenta un mayor número de parches no depredados, en cuanto a *B. melanochloris* se presentan números similares para parches depredados y no depredados ($\chi^2 = 14.54$, $gl = 2$, $p = 0.001$) (Cuadro1). Sin embargo, el análisis de la proporción de renacuajos depredados por parche no mostró diferencias significativas entre las especies ($F = 1.167$, $gl = 2/111$, $p = 0.315$) (Cuadro2).

Cuadro 1: Número de parches depredados y no depredados para las tres especies de renacuajos (Golfito,1997).

	depredado	no depredado
<i>B. marinus</i>	48	19
<i>B. melanochloris</i>	49	51
<i>S. sordida</i>	14	25

Cuadro 2: Promedio y desv. estandar de renacuajos depredados en proporción al tamaño del parche, para las tres especies de renacuajos. (Golfito,1997).

	Promedio	desv.est	n
<i>B. marinus</i>	0.054	0.081	19
<i>B. melanochloris</i>	0.036	0.056	70
<i>S. sordida</i>	0.027	0.044	37

La proporción de parches depredados por peces y camarones fué la misma en las tres especies de renacuajos ($\chi^2 = 2.00$, $gl = 2$, $p = 0.369$) (Cuadro 3). En cuanto al número de renacuajos depredados en proporción al tamaño del parche, se tiene un promedio de 0.053 ± 0.059 (desv. est.) depredados por camarones y 0.024 ± 0.028 (desv. est.) en peces; los que no son significativamente diferentes ($F = 3.260$, $gl = 1/111$, $p = 0.074$), pero muy cercanos a diferencias significativas.

En términos del número absoluto de renacuajos, los camarones remueven más renacuajos que los peces ($F = 6.115$, $gl = 1/117$, $p = 0.015$); pero la cantidad de renacuajos depredados en las tres especies es la misma ($F = 0.319$, $gl = 2/117$, $p = 0.728$) (Cuadro 4).

Cuadro 3: Número de parches donde atacaron los diferentes depredadores, según la especie de renacuajo. (Golfito, 1997).

	Camaron	Pez
<i>B. marinus</i>	16	2
<i>B. melanochloris</i>	46	6
<i>S. sordida</i>	24	7

Cuadro 4: Promedio y desv. estandar de renacuajos eliminados por parche por especies de renacuajos y por depredador. (Golfito, 1997).

	Promedio	Desv. est	n
<i>B. marinus</i>	2.856	3.314	19
<i>B. melanochloris</i>	3.206	2.313	70
<i>S. sordida</i>	3.491	2.963	37
Camaron	4.103	2.740	109
Peces	2.265	1.015	17

En las comparaciones hechas para los tamaños de renacuajo y depredador, al considerar la proporción de renacuajos removidos en relación al total de renacuajos del parche, no se encontraron diferencias significativas en el tamaño de los renacuajos ($F=0.165$, $gl= 2/111$, $p=0.848$) (Cuadro 5), como tampoco para el tamaño de los depredadores ($F=0.498$, $gl 3/111$, $p=0.684$) (Cuadro 6).

Cuadro 5: Promedio y desv. estandar de renacuajos depredados en proporción al total del parche, según su tamaño. (Golfito, 1997).

Tamaño de renacuajo	Promedio	desv.est	n
0	0.034	0.064	25
1	0.038	0.059	81
2	0.045	0.038	20

Cuadro 6: Promedio y desv. estandar de renacuajos depredados en proporción al total de parche, según el tamaño de los depredadores. (Gofito, 1997).

Tamaño de depredador	Promedio	desv.est	n
0	0.053	0.051	4
1	0.051	0.062	79
2	0.048	0.048	40
3	0.004	0.028	3

Al considerar el número total de renacuajos depredados en cada parche, se tiene que el tamaño 0 de renacuajo presenta un promedio de 3.393 ± 2.963 renacuajos removidos por parche, los de tamaño 1 tienen en promedio 3.196 ± 2.661 , para el tamaño 2 se tienen 2.963 ± 2.268 renacuajos removidos por parche. Estas diferencias no son significativas ($F= 0.130$, $gl= 2/117$, $p= 0.878$). En cuanto al tamaño del depredador se tiene que en promedio 2.965 ± 4.243 depredadores de tamaño 0 atacaron los parches; para los de tamaño 1 el promedio de ataques por parche es de 3.311 ± 3.005 , los depredadores 2

presentan un promedio de 2.682 ± 1.620 , mientras los de tamaño 3 promedian 3.778 ± 1.00 ataques por parche. Los cuales no son significativamente diferentes ($F=0.515$, $gl = 3/117$, $p=0.672$).

En *B. marinus* se dieron más casos de camarones tamaño 1 depredando renacuajos tamaño 1 (Cuadro 7). En cuanto a los peces se tienen solo dos interacciones entre tamaño 3 con renacuajos de tamaño 2. Estas proporciones no son significativamente diferentes ($\chi^2 = 20.62$, $gl = 17$, $p = 0.244$).

Cuadro 7: Número de interacciones de depredación entre camarones y renacuajos de *B. marinus*, según el tamaño de ambos. (Golfito, 1997).

Tamaño de camarón	tamaño de renacuajo		
	0	1	2
0	0	1	1
1	3	10	1
2	0	1	0
3	0	1	0

En *B. melanochloris*, se presenta un mayor número de interacciones entre los camarones y renacuajos tamaño 1, mientras los de tamaño 0 y 2 presentan un menor número de interacciones con los camarones. Los camarones 1 y 2 son los que presentan un mayor número de interacciones con *B. melanochloris*. (Cuadro 8). En cuanto a los peces, estos presentan una mayor proporción de interacciones con renacuajos de tamaño 1 y 2, siendo también los tamaños 1 y 2 de peces los que más interactúan (Cuadro 9). Estas proporciones no son significativamente diferentes ($\chi^2 = 6.22$, $gl = 12$, $p = 0.904$).

Cuadro 8: Número de interacciones de depredación entre camarones y renacuajos de *B. melanochloris*, según el tamaño de ambos. (Golfito, 1997).

Tamaño de camarón	Tamaño de renacuajos		
	0	1	2
0	1	2	0
1	7	24	7
2	3	14	5

Cuadro 9: Número de interacciones de depredación entre peces y renacuajos de *B. melanochloris*, según el tamaño de ambos. (Golfito, 1997).

Tamaño de peces	Tamaño de renacuajos		
	0	1	2
0	0	0	0
1	0	3	2
2	0	2	1

Para *S. sordida* los camarones presentan más interacciones con renacuajos de tamaño 1 y los camarones de tamaño 1 son los que ejercen una mayor presión sobre los parches. Mientras los peces de mayor tamaño depredan tamaños pequeños de renacuajos en su mayoría. (Cuadros 10 y 11). Estas interacciones entre depredadores y renacuajos de *S. sordida* no son significativamente diferentes ($\chi^2 = 18.74$, $gl = 12$, $p = 0.095$).

Cuadro 10: Número de interacciones de depredación entre camarones y renacuajos de *S. sordida*, según el tamaño de ambos. (Golfito, 1997).

Tamaño de camarón	Tamaño de renacuajo		
	0	1	2
0	1	0	0
1	6	15	0
2	1	6	1

Cuadro 11: Número de interacciones de depredación entre peces y renacuajos de *S. sordida*, según el tamaño de ambos. (Golfito, 1997)

Tamaño de peces	Tamaño de renacuajo		
	0	1	2
0	0	0	0
1	0	1	0
2	3	2	1

Considerando el efecto del tamaño del parche, o densidad de los mismos se tiene que *B. marinus* presenta un tamaño de parche promedio de 292.330 ± 502.504 renacuajos, para los parches de *S. sordida* el promedio es de 156.474 ± 212.406 renacuajos y en *B. melanochloris* se tienen 223.308 ± 423.300 renacuajos por parche. Estas diferencias en el tamaño del parche no son significativas estadísticamente ($F=1.234$, gl 2/202, $p= 0.293$). Tomando en cuenta la presencia- ausencia de depredación, los parches depredados tienen un tamaño promedio de 216.629 ± 370.076 renacuajos y los no depredados presentan un promedio de 231.447 ± 463.933 ; los cuales no son significativamente diferentes ($F= 0.058$, gl 1/202, $p= 0.809$).

Correlacionando el tamaño de los parches y el grado de depredación se obtuvo una asociación baja y negativa entre el tamaño de los parches de *B. marinus* y la depredación en estos ($r_{\text{spearman}} = -0.0759$, $p=0.5416$, $n= 67$). Para los parches de *B. melanochloris* se presenta una correlación baja y positiva entre el tamaño del parche y la depredación ($r_{\text{spearman}} = 0.2480$, $p= 0.01285$, $n= 100$). En *S. sordida* el grado de asociación es un tanto mayor que las anteriores ($r_{\text{spearman}}= 0.4230$, $p= 0.0073$, $n= 39$). Para *S. sordida* y *B. melanochloris* estas correlaciones son significativas.

Discusión

Los resultados aquí expuestos muestran como la incidencia de depredación en diferentes especies de renacuajos pareciera que es diferenciada dentro de las mismas. Entre las tres especies aparentemente los depredadores atacan por igual; aún cuando *S. sordida* presenta un promedio mayor de depredación por parche. Esto indicaría que factores intrínsecos a las especies de renacuajos están influenciando en la escogencia de presa de los depredadores, además de factores ambientales y no factores característicos de las especies. Variables como densidad poblacional de los depredadores y los renacuajos, tamaño de los renacuajos, presas alternativas para los depredadores y variabilidad individual, podrían afectar la selección sobre estas tres especies. Por otro lado un mayor número y tiempo de observaciones, podrían mostrar posibles diferencias entre las especies; acordes con lo esperado por Crump (1984), para renacuajos del género *Bufo*, más tóxicos que otros y por lo tanto con un menor efecto de depredación en sus poblaciones. Sin embargo estas diferencias de toxicidad y una posible depredación diferencial, pueden ser compensadas por estrategias de las especies en desventaja, como coloraciones y comportamientos crípticos; paso rápido a través de estados

vulnerables de desarrollo (Arnold y Wassersug, 1978); y patrones de escape más eficientes (Tejedo, 1993), caso de *S. sordida* en comparación con *B. marinus* y *B. melanochloris*, presentando una mayor movilidad y reacción ante disturbios en el alrededor (obs. pers.).

Los depredadores más observados fueron los camarones y peces, siendo mayor el efecto de los camarones, probablemente debido a la densidad poblacional de los mismos. También se observaron cangrejos y aves (garzas y zanates) en un menor grado; éstas últimas deberían ser considerados como una posible fuente de alta mortalidad, aunque la metodología aquí empleada no permitió cuantificar el efecto de las aves en las poblaciones de renacuajos. En cuanto al tamaño de los depredadores aparentemente no existe un efecto diferencial, a pesar de que los de mayor tamaño fueron los que más daño causaron en general a las tres especies.

Uno de los factores que se considera de gran importancia en las interacciones depredador - presa es el tamaño de la presa, que en algunos casos es un mecanismo en contra de la depredación (Tejedo, 1993). Según el presente estudio este factor parece no ser importante, a pesar de que se observa un patrón de escogencia por renacuajos tamaño 0 y 1, esto con base en los promedios de depredación para estos tamaños. Acorde con lo esperado, la depredación promedio sobre estados larvales iniciales fue la más alta, sin ser significativamente mayor, posiblemente debido a la vulnerabilidad de los mismos (Crump, 1984). Se debe tomar en cuenta que la categoría 0 incluía en su mayoría a renacuajos recién eclosionados de las masas de huevos, por lo que una alta depredación sobre éstos se puede realacionar con los sitios donde sean puestos los huevos, a pesar de que en *B. melanochloris* se sabe que los adultos ciertamente escogen el sitio reproductivo (Segura, 1995). Otro factor a considerar para determinar el efecto del tamaño de presa en la depredación, es el uso de categorías que incluyen dentro de sí toda una variación de tamaños, lo que se podría solucionar con rangos de tamaño más pequeños, con una menor variación dentro de sí.

Una variable poblacional de importancia en la depredación es la densidad (Waller, 1973). Sin embargo los resultados obtenidos muestran una baja relación entre el tamaño de los parches y el número de renacuajos removidos de éstos. El tamaño de parche para las tres especies es similar en este estudio, para *S. sordida* se tiene el menor promedio; probablemente debido a que estos renacuajos se mezclan en parches de otras especies (obs. pers.), provocando una menor densidad de parche, además se dice que estos renacuajos se esconden en el día (F. Bolaños com. pers.) lo que disminuye su número aparentemente. Para *B. marinus* la relación aparente entre tamaño de parche y depredación indica que una mayor depredación se podría dar en parches de menor tamaño. Probablemente se relaciona con rangos de crecimiento menores en bajas densidades, manteniendo a los renacuajos en estados vulnerables por más tiempo (Waller, 1973). Además se espera que los depredadores realizen grandes migraciones hacia parches de alta densidad para aprovechar el recurso (Waller, 1973), lo que no ocurre en este caso, posiblemente debido a la toxicidad de *B. marinus* (Zug en Janzen, 1991) y entonces prefieran migrar a altas densidades de otras especies de renacuajos. En los casos de *B. melanochloris* y *S. sordida* aparentemente en densidades mayores la depredación aumenta, lo que se podría explicar mediante una mayor preferencia de los depredadores por explotar un recurso en alta abundancia y no tan tóxicas. Cabe mencionar que la correlación más alta la presenta *S. sordida*.

En el estudio del efecto de densidad los casos de agrupaciones de renacuajos muy grandes, deberían ser muestreados en las afueras del grupo y en lo interno de mismo; así se concideraría el efecto de borde y la heterogeneidad del grupo, debido a que los parches o grupos se forman mediante una disputa espacial entre renacuajos de mayor tamaño que se ubican en la parte interna y renacuajos más pequeños que quedan en la periferia (obs. pers.).

Uno de los factores que influyen la estructura poblacional, el comportamiento y la competencia por recursos es el canibalismo (Polis, 1981), el cual se presentó solo en una ocasión, tal vez como un indicativo de la abundancia de recursos en esta comunidad, a pesar de que en poblaciones de anfibios se considera de gran importancia en etapas como la metamorfosis (Polis, 1981).

Los datos aquí expuestos presentan como las interacciones depredador-presa en las poblaciones de renacuajos, son el resultado de factores como la estructura y densidad poblacional, así como las estrategias y características intrínsecas a las especies. Además de los mecanismos en contra de la depredación como toxinas (Tejedo, 1991), comportamientos y tamaños mayores en etapas vulnerables (Tejedo, 1993).

Bibliografía

- Arnold, S. y R. Wassersug. 1978. Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes (*Thamnophis*) social behavior as a posible defense. *Ecology* 54: 741-758.
- Brodie, E. Jr., D. Fromanowicz y E. Brodie. 1978. The development of noxiousness of *Bufo americanus* tadpoles to aquatic insect predator. *Herpetologica* 34: 302-306.
- Cronin, J. y J. Travis. 1986. Size limited predation on larval *Rana areolata* (Anura: Ranidae) by two species of backswimmer (Insecta: Hemiptera: Notonectidae). *Herpetologica* 42: 171-174.
- Crump, M. 1984. Ontogenic changes in vulnerability to predation in tadpoles of *Hyla pseudopuma*. *Herpetologica* 40: 265-271.
- Janzen, D. H. 1991. Historia natural de Costa Rica. O. E.T., Costa Rica. 816 pp.
- Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Ann. Rev. Eco. Syst.* 12: 225-251.
- Segura, S. 1995. Preferencias por sitios que aumenten el éxito reproductivo en *Bufo melanochloris* (Anura, Bufonidae) en la quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas. Libro de Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Ed. Briceño, D. y F. Bolaños. 176-183
- Tejedo, M. 1991. Effect of predation by two species of sympatric tadpoles on embryo survival in natterjack toads (*Bufo calamita*). *Herpetologica* 47: 322-327.
- Tejedo, M. 1993. Size-dependent vulnerability and behavioral responses of tadpoles of two anuran species to beetle larvae predators. *Herpetologica*. 49: 282-294.
- Waller, G. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora*. *Ecology* 54 4:741-758.

Comportamiento de *Eufriesea surinamensis* (Hymenoptera: Apidae) en la construcción de nido y forrajeo

Olivier Castro Morales

Las abejas Euglossinae (Hymenoptera: Apidae), son grandes, muchas poseen colores metálicos o muy llamativos y se distinguen de otras abejas de la familia Apidae por poseer una lengua larga que exceden el segundo segmento abdominal (S-II). Esta subfamilia contiene cinco géneros, *Eufriesea*, *Eulaema*, *Euglossa*, *Aglae* y *Exaerete* (Kimsey 1982).

Las Euglossinae son conocidas como "abejas de orquídea," o "abejas doradas." (Dressler, 1982; Stern, 1992). Se extienden desde el trópico de Cáncer hasta Sur América (Janzen 1991) y son más diversas en bosques húmedos pero algunas especies se pueden encontrar en las sabanas y bosques de galería (Dressler 1982). Los géneros *Eufriesea* y *Eulaema* se encuentran desde aproximadamente a los 32° S a 23-25° N de latitud. Su distribución altitudinal máxima va hasta los 2.400 - 3.000 msnm (Roubik 1989).

Las abejas Euglossinae son importantes polinizadores de muchas plantas en los bosques neotrópicos, han sido utilizados para trabajos sobre coevolución planta-polinizador, dinámica de poblaciones, mimetismo, relaciones parásito-hospedero, fragmentación de los bosques, fisiología, competencia y diversos aspectos ecológicos. Son elementos clave en la especiación de orquídeas y aráceas, lo que contribuye en forma significativa a aumentar la biodiversidad de los trópicos húmedos (Powel 1987; Bonilla y Nates 1992).

En los Euglossinae son mejor conocidos los machos al ser atraídos por fragancias químicas producidas en las orquídeas y otras flores. Algunos son atraídos con cebos utilizando químicos como: skatol, cineol, metil-salicilato y eugenol (Stern 1992, Bonilla y Nates 1992).

Los miembros del género *Eufriesea* son de tamaño mediano a grande (14-26 mm de largo). Los machos tienen brillo metálico en la cara y algunas especies tienen colores metálicos brillantes, la celda media del ala es más oscura que el resto; el segmento abdominal ocho (S-VIII) forma dos puntos apicales en vista lateral. (Kimsey 1982).

Muchas especies de Euglossinae construyen nidos solitarios. La arquitectura de los nidos es muy variable. En los más primitivos la hembra simplemente construye un número pequeño de celdas de resina en una cavidad preexistente. Un segundo grupo construye nidos aéreos. *Eufriesea* construye nidos solitarios y formando agregaciones. Su principal material de construcción lo constituye las resinas, con pedazos de corteza enbebidos en la capa externa y forradas internamente con cera (Bonilla y Nates 1992), además; puede incluir excrementos de animales (Roubik 1990) y son construidos en cavidades, grietas, bajo puentes, techos o construcciones viejas, también han sido encontrados en nidos activos de hormigas y termitas (Dressler 1982 y Kimsey 1982).

Muchas especies son altamente estacionales. Los adultos aparecen dos o tres meses al año (usualmente en estación lluviosa) (Bonilla y Nates 1992); sin embargo la hembra *Eufriesea surinamensis* construye nidos en la estación seca de Diciembre a Marzo para Costa Rica (Myers y Loveless 1976).

El género parásito de *Eufriesea surinamensis* son los Euglossini del género *Exaerete* y *Aglae* (Moure 1964; Bonilla & Nates 1992). Otro parásito de *Eufriesea surinamensis* es *Hoplomutilla* sp (Hymenoptera: Mutillidae) (Lenko, 1964, citado por Bonilla & Nates 1992).

Durante el curso de Biología de Campo en Enero de 1997 fue descubierto un nido de abejas Euglossinae, el cual fue posteriormente identificado como *Eufriesea surinamensis*. Se planteó como objetivo determinar el comportamiento de estas abejas, en el forrajeo de material para construcción de celdas, transporte de polen hacia el nido, su actividad durante las horas de estudio y relacionarlo con la temperatura. Además se estudiará si existe alguna cooperación entre las abejas para la construcción de la celada y aprovisionamiento de polen, así como en la defensa del nido.

Métodos

El nido estudiado se encontraba ubicado bajo el puente del río Cañaza, 200m al Norte del Deposito Libre de Golfito, a 215 cm del nivel del suelo. En el nido se contaron las celdas expuestas activas e inactivas.

Cada abeja se marcó con correcto líquido no tóxico a base de agua marca Faber-Castell y se le asignó un número con el objetivo de poder identificarla individualmente.

Para la determinación del forrajeo del material de construcción se contabilizó la hora y el número de entradas al nido por individuo. El material que cargaban de resina y corteza de árboles fue clasificado en dos categorías superior a 9 mm y menor a este tamaño. También se contabilizaron los vuelos que cargaban polen y resinas puras. Los tiempos fueron agrupados por intervalos de media hora.

Para saber si el número de entradas por día y por horas existan diferencias, se analizó con una prueba de Friedman no paramétrica de doble vía.

La temperatura ambiente fue tomada con un termómetro, colocado bajo la sombra cerca del nido. Se anotó cada hora para luego promediar estos datos.

Para obtener una base de datos con iguales periodos de observación se analizaron los datos de las 09:00 horas hasta las 14:00 horas de cada día de observación. (22 - 23/01/97; 28 - 31/02/97; 01-03/02/97). El total de periodo de observación fue de 75.5 horas y el número de entradas fue de 1208.

Resultados

El nido de *Eufriesea surinamensis* externamente tienen una apariencia áspera construida de corteza de árboles, la cual está aplicada en piezas que generalmente tienen un tamaño superior a 9 mm, aunque internamente utilizan corteza de menor tamaño, formando una capa fina de pedacitos de corteza con apariencia brillante y muy lisa. Las celdas se encuentran en grupos compactos unas sobre otras y en filas de hasta cinco celdas.

En el nido de estudio al final de los días de observación, se colectaron 22 abejas que estaban activas. Estas abejas reacondicionaron y aprovisionaron un total de 30 celdas, de 69 que se encontraban en diferentes estados de nidificación.

Las celdas internamente tienen un ancho promedio de 11.00 mm. y un largo de 17.8 mm. y se llenan de polen hasta 12.55 mm. de altura, correspondiendo a un 70.50% del total del volumen de la celda. El total de viajes de polen que utilizaron para terminar una celda no siempre se pudo determinar pero se observó para dos celdas que el promedio de viajes de este material fue de 17 por celda. Los viajes no fueron continuos, siendo interrumpidos por dos o tres viajes de corteza de árboles con un tamaño inferior a los 9 mm. La secuencia de viajes desde el inicio de una celda fue: 1) material de corteza mezclados con resinas con tamaños mayores a los 9 mm., 2) material compuesto por lo mismo que el anterior y de menor tamaño, 3) polen, 4) material de corteza de árboles mezclados con resinas de tamaño inferior a los 9 mm., 5) polen, 6) materiales de cortezas mezclados con resina, 7) resina pura, y 8) nuevamente corteza de diferentes tamaños mezclado con resinas para sellar la entrada de la celda.

Cuando las abejas transportaban el polen a las celdas, éstas primero la inspeccionaban introduciendo primero la cabeza y luego algunas daban vuelta dentro de la celda o salían de ella pero sin alejarse de la entrada, para introducir primero el abdomen y luego depositar el polen (fig.1). Este comportamiento se dió en todas las abejas observadas y tardó en efectuarse de 2 a 10 minutos.

Los robos de material producidos fueron únicamente de resina, estos robos se produjeron generalmente en horas de la tarde. Las abejas que robaron resinas visitaban varias celdas y en ocasiones varias veces la misma celda. Además abejas de la misma especie de un nido cercano robaron de este material y una de ellas se estableció en el nido de estudio, luego de algunos días de estar visitándolo para robar resina. Durante estos robos no se produjo ningún enfrentamiento entre las abejas dueñas de la celda, como tampoco defendieron celdas vecinas; el total de robos no se cuantificó pero si se dió con mucha frecuencia.

Solo se observó un caso de construcción de nuevas celdas. Lo normal era la reutilización de celdas vacías, siempre que una abeja terminó de aprovisionar una celda con polen y depositar el huevo ésta la cerraba y luego buscaba una celda abandonada o que hubiera emergido una abeja, para restaurarla y reutilizarla. No se cuantificó el tiempo que duro una abeja en la búsqueda de una nueva celda, pero esto a veces ocurría inmediatamente después de haber terminado de construir la celda, en ocasiones tardaba varias horas y otras veces las abejas no regresaban más al nido.

Nunca se presentó una disputa por una celda, cada abeja respetaba la celda de su vecina. Cuando una abeja estaba buscando celda y visitaba una que estuviera ocupada, la dueña producía un zumbido e inmediatamente la recién llegada abandonaba la celda. Cuando la dueña de una celda estaba ausente, tampoco ninguna abeja que estuviera buscando celda invadió la de la vecina.

No se dió ninguna cooperación entre los individuos para restaurar celdas o aprovisionar algún tipo de material.

En los días de observación en el nido de estudio, así como en un nido cercano a éste, ocurrieron visitas de una especie de *Exaerete* de una a tres veces al día. Este Euglossinae sobrevoló los nidos, en el nido cercano se introdujo y en el nido de estudio entro a dos celdas. Además se observó la emergencia de un individuo de esta especie en éste nido.

En lo referente a la temperatura la diferencia en el promedio por día fue significativa (Friedman: $X^2r = 16.038$; $P = 0.0419$; gl. 8); y por horas dentro de los días también ($X^2r = 36.409$; $P = 0.000$; gl. 5), (fig.2).

En los promedios de entradas de materiales (corteza, resina y polen) no se observó diferencias significativas entre los días ($X^2r = 12.49$; $P = 0.1307$; gl. 8). Mientras que la entrada de estos materiales por horas fue significativa ($X^2r = 19.99$; $P = 0.0002$; gl. 3).

Para el promedio total de entradas de abejas al nido por hora no existe, una diferencia significativa en el forrajeo ($X^2r = 11.89$; $P = 0.2925$; gl. 10). Mientras que para el total de entradas por día fueron significativas. ($X^2r = 15.95$; $P = 0.0431$; gl. 8) (fig. 3).

El material que presentó mayor promedio de viajes fue el polen; luego corteza con un tamaño mayor a los 9 mm., corteza con un tamaño menor a los 9 mm., y por último la resina (cuadro 2).

Discusión

Eufriesea surinamensis pertenece a un grupo de abejas solitarias. Sin embargo forman nidos en agregaciones (Kimsey 1982) pero en estas agregaciones no se realizan ninguna división de labores.

En agregaciones de abejas estudiadas por Dressler (1982), que reparan celdas viejas en vez de construir una nueva, concluye que la reutilización de celdas provee una ventaja para vivir agregadas. Por otro lado el mismo autor sugiere que estas agregaciones se dan por la dificultad de encontrar en el bosque húmedo un lugar bien protegido, por lo que *Eufriesea surinamensis* construye sus nidos bajo puentes y construcciones viejas. Esta escasez de sitios seguros para la construcción de nidos en el bosque es un posible factor en la evolución de las agregaciones (Michener 1969 citado en Myers y Loveless 1976). Otras posibles razones para la formación de agregaciones en nidos de abejas las da el mismo autor, (1) donde las agregaciones y reutilización de nidos tiende a reducir el gasto de energía para la construcción de nidos; (2) que las abejas tiendan a regresar al mismo lugar de donde nacieron y (3) las agregaciones de nidos pueden ofrecer protección contra depredadores y parásitos.

Sin embargo, Dressler (1982), dice que algunas especies de *Eufriesea* podrían verse especialmente susceptibles a ser atacados por parásitos tal como algún Euglossina del género *Exaerete*. Este hecho fué comprobado en los días de la investigación del presente estudio. Como lo menciona Dressler (1982); Kimsey (1982); Bonilla & Nates (1992) éste género es parásito de *Eufriesea surinamensis* por lo tanto se podría decir que las agregaciones no dan ventaja contra el parasitismo, más aún cuando no se observó ninguna defensa colectiva durante la visita del parásito.

Se ha sugerido que la especie *Eufriesea surinamensis* es altamente estacional y se mantiene activa principalmente durante la época lluviosa (Kimsey 1982) de febrero a junio observada en Panamá por Dressler (1982); fecha similar a la que se realizó el estudio. Según Dressler (1982), esta extrema estacionalidad puede responder a una defensa contra el parasitismo.

El tipo de polen usado por *Eufriesea surinamensis* se da en flores con muchos estambres (tipo "brocha") como *Bixa* (Bixaceae), *Cochlospermum* (Cochlospermaceae), *Oncoba* (Flacurtiaceae) entre otras (Zucchi, *et. al.* 1969). El mayor promedio de entradas de material al nido corresponden a polen (cuadro 1). Es posible que esto se deba a que estas especies de abejas necesitan llenar la celda hasta un 70.70% de polen para que la larva pueda desarrollarse. Posiblemente este hecho tenga relación con su estacionalidad quizá siendo en esta época cuando éste material está más disponible, por ejemplo algunas Cochlospermaceae producen su floración de diciembre a Marzo (Brawa y Frankie, citado en Janzen 1991), (Jiménez *et. al.* 1996), Flacurtiaceae florecen de Diciembre a marzo (Sánchez 1983), y Bixacea lo hace de febrero a octubre (Jiménez *et. al.* 1996), Puede ser que otros géneros de Euglossinae tal como *Eulaema* no son estacionales debido a que estas pueden utilizar muchas otras especies de plantas como fuentes de polen (Zucchi, *et. al.* 1969).

La resina pura fué el material menos acarreado por *Eufriesea surinamensis*, y además el único donde se dio robos de otras celdas. Se podría decir que este es el material de mayor dificultad de obtener y por lo tanto desarrollar el comportamiento de robo, podría ser una ventaja de las agregaciones de abejas y una posible cooperación entre ellas, debido que cuando se dió el robo de resina nunca se presentó agresión por parte de la dueña de la celda donde se robaba la resina. Lo anterior significaría que cuando una abeja no encuentra resina puede obtenerlo de las celdas vecinas y este comportamiento tendría un carácter mutualista, ya que la oportunidad de encontrar resina por robo sería igual par todas las abejas.

Es posible que la actividad de forrajeo en *Eufriesea surinamensis* se ve afectada por la temperatura, porque cuando esta llegó a un promedio máximo (Fig.2) se da una disminución en el promedio de entradas de estas abejas al nido (Fig. 3). Stern y Dudley (1991) trabajaron con una *Eulaema meriana* y determinaron que esta no era activa cuando la temperatura excedía los 28.5°C; sin embargo en los días de estudio el promedio de la temperatura estuvo superior a los 29 °C a la sombra, por lo tanto para *Eufriesea surinamensis* puede ser activa a temperaturas mayores que *Eulaema meriana*.

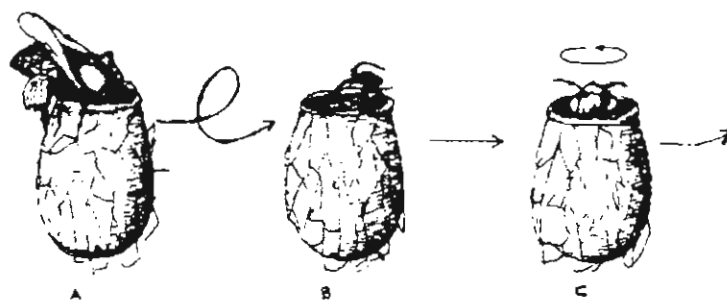


Fig. 1. Secuencia del comportamiento de *Eufriesia surinamensis* en la descarga del polen dentro de la celda (Golfito, Puntarenas, 1997).

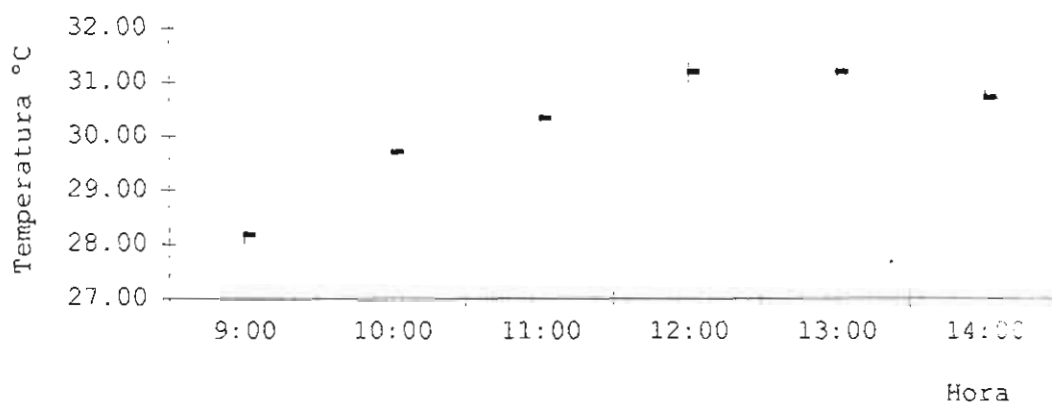


Fig. 2. Variación en la temperatura promedio registrada (\pm s.e.), durante tres días de observación (Golfito, 1997).

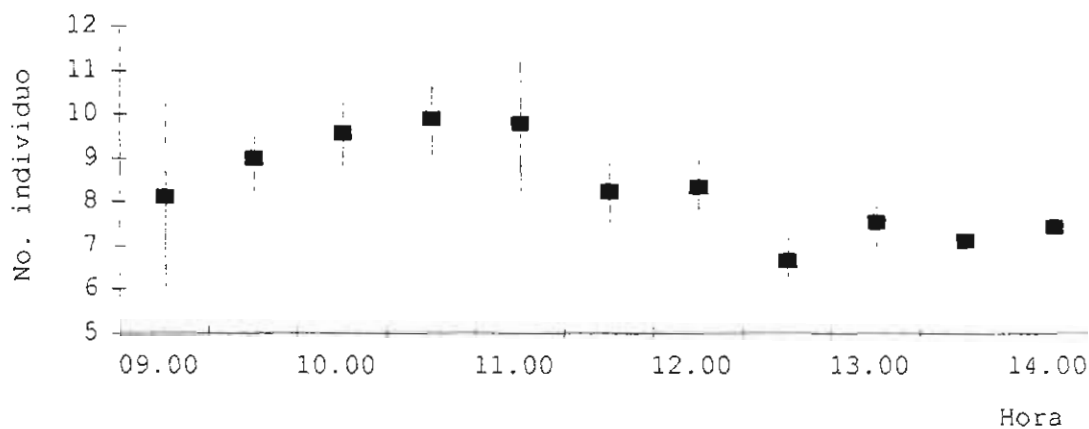


Fig. 3. Promedio de entradas al nido de *Eufriesea surinamensis* con todos los materiales acarreados, ($\bar{x} \pm$ s.e.), por horas (Golfito, 1997).

Cuadro 1. Número de viajes ($x \pm s.e.$) por día de los diferentes materiales acarreados por *Eufriesea surinamensis* al nido (Golfito 1997).

Material	Promedio de viajes	Error estándar
Polen	58.778	7.03
Corteza >9 mm	32.333	5.41
Corteza < 9 mm	20.556	5.31
Resina	10.222	1.83

Bibliografía

- Bawa, K y Frankie, G. 1991. Plantas, p. 217-219. En Janzen (ed). Historia Natural de Costa Rica, Universidad de Costa Rica.
- Bonilla, M. y Nates, G. 1992. Abejas Euglosinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae) 1. claves ilustradas. Caldasia 17:149-172.
- Dressler, L. 1982. Biology of the orchid bees. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:373-394.
- Janzen, D. 1991. Insectos, 664-667. En Janzen (ed). Historia Natural de Costa Rica, Universidad de Costa Rica.
- Jiménez, Q., Estrada, A., Rodríguez, A. y Arroyo, P. 1996. Manual Dendrológico de Costa Rica. I.T.C.R. Cartago, Costa Rica. 165p.
- Kimmsey, L. 1982. Systematics of bees of the genus *Eufriesea* (hymenoptera, Apidae). University of California Press. 1: 1-125.
- Moure, E. 1964. A key to the parasitic Euglossine bees and a new species of *Exaerete* from México (Hymenoptera-Apoidea) Rev. Biol. Trop 12: 15-18.
- Myers, J. y Loveless, D. 1976. Nesting agregation of the Euglossine bee *Euplusia surinamensis* (Hymenoptera, Apidae): individual and the advantage of living together. The Canad. Ent., 108 : 1-16.
- Powell, H. y Pawel, G. 1987. Population dynamic of male Euglossine bees in Amazonian forest fragments. Biotropica; 19: 176-179.
- Roubik, D. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. 514p.
- Roubik, D. 1990. A mixed colony of *Eulaema* (Hymenoptera: Apidae), natural enemies, and limits to sociality. Journal of the Entomological Society 63: 150-157.
- Sánchez, P. 1983. Flórua del Parque Nacional Cahuita. Editorial U.N.E.D. San José, Costa Rica. 380 p.
- Stern, D. 1992. Male territoriality and alternative male behaviors en the Euglossine bee, *Eulaema meriana* (Hymenoptera : Apidae). Journal of the Kansas Entomological Society. 64: 431-437.
- Stern, D. y Dudley, R. 1991. Wing buzzing by male orchid bees, *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae) Journal of the Kansas Entomological Society 64: 88-94.

Zucchi, R., Sakagami, S. y Camargo, J. 1969. Biological observations on a neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology Euglossine (Hymenoptera: Apidae). A comparative study. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Zool., 17:271-380.

Coexistencia de varias especies de Colibríes Ermitaños en un parche de *Heliconia danielsianna*.

Johel Chaves Campos

Los colibríes son polinizadores muy importantes de gran variedad de plantas y algunas están tan especializadas para ser polinizadas por estas aves, que tienen flores tubulares, usualmente de colores rojas, rosadas o anaranjadas y ricas en néctar. Los tubos florales en estas plantas frecuentemente corresponden con la longitud y curvatura del pico de sus polinizadores (Stiles y Skutch, 1989).

Existen dos grandes grupos ecológicos y taxonómicos de colibríes que coexisten en muchos sitios tropicales; los llamados ermitaños (Subfamilia Phaethorninae) y los "no ermitaños" (Subfamilia Trochillinae). Los ermitaños tienen picos largos y curvos, están restringidos al espeso sotobosque de las tierras bajas de los bosques tropicales, forrajean en amplias áreas y raramente o nunca defienden territorios de alimentación. Los no ermitaños tienen picos más cortos y rectos y viven en una gran variedad de hábitats como el dosel y bosque secundario, forrajean en áreas menos extensas y al menos los machos de algunas especies defienden territorios de alimentación. (Skutch, 1964; Stiles, 1978; Stiles, 1991; Stiles y Freeman, 1993).

En las tierras bajas de Costa Rica coexisten hasta 5 especies de ermitaños, gracias al escogimiento y a la especificidad por ciertas flores, la preferencia de hábitats y a la longitud de las rutas de forrajeo que tienen (Stiles, 1991). Las plantas del género *Heliconia* tienen como grupo polinizador a los colibríes, que las visitan regularmente debido a que producen néctar en suficiente cantidad y concentración para ser utilizado por ellos (Stiles y Freeman, 1993). Las plantas de *Heliconia* con flor de corola larga y curva son significativamente más visitadas por diferentes especies de colibríes ermitaños que por no ermitaños (Stiles, 1975).

En algunas zonas bajas del país, se ha observado numerosas peleas entre colibríes ermitaños al forrajear en parches de *Heliconia danielsianna*, la cual posee flores con la corola larga y muy curva, por lo que el objetivo de este proyecto es determinar si existe una defensa regular de un parche de esta planta, como territorio de alimentación por parte de estos colibríes, así como determinar la jerarquía de dominancia entre las especies de ermitaños que lo utilizan.

Métodos

El estudio se llevó a cabo en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, del 20 de Enero al 3 de Febrero de 1997. Se visitó uno de los dos parches de *H. danielsianna* que se encontraron con flores a lo largo de la Quebrada La Gamba. Durante 9 días en el período en mención, de las 0530 a las 1200 hr, se anotó la hora a la que llegaba un colibrí a alguna de las 16 inflorescencias del parche, la hora en que salía, y si tenía alguna interacción con otra especie. Cuando había ataques se tomaba en cuenta si los colibríes se encontraban en la misma inflorescencia alimentándose o si uno era atacado sólo por que estaba en el parche, anotando cual de las especies dominaba. La toma de datos se hizo a unos 3 m de las inflorescencias y se observaron los colibríes con binóculos.

Los datos se analizaron utilizando análisis de varianza para determinar picos de actividad por especie y por pelea y para determinar diferencias en el tiempo de permanencia en el parche por cada especie, utilizando sólo los datos obtenidos entre 0630 y 1100 hr de cada día. También se utilizó una prueba de Chi-cuadrado para comprobar si los ataques se daban por igual al encontrarse dos colibríes en una inflorescencia donde otro llegó a comer después de visitar otras inflorescencias o si eran atacados sólo por estar en el parche.

Resultados

Se observaron 575 visitas de ermitaños a todas las flores de las 16 inflorescencias estudiadas de *H. danielsianna*. El número de visitas fue similar para los días de toma de datos ($F=0.967$, gl 8 y 201 $P=0.463$) y para la cantidad de visitas cada media hora durante el tiempo de estudio ($F=1.503$, gl 8 y 201, $P=0.158$) (Cuadro 1 y Fig. 1), pero al separar las visitas en las 3 especies observadas, *Threnetes ruckeri* fue quien más llegó en total por día y por hora, al compararlo con *Phaethornis superciliosus* y con *P. longuemareus* ($F=15.064$, gl 2 y 201, $P=0.000$, Cuadro 1, Figs. 2, 3 y 4).

T. ruckeri visitó más el parche entre 7 y 8 am durante todos los días ($F=4.743$, gl 8 y 59, $P=0.000$ y Fig. 2. para picos de actividad; $F=1.092$, gl 8 y 59, $P=0.382$ para día.). *P. superciliosus* presentó su pico de actividad a las 6:30 am ($F=2.672$, gl 8 y 55, $P=0.015$, Fig. 3) y visitó el parche en cantidad constante durante todos los días ($F=0.750$, gl 8 y 55, $P=0.647$), mientras que *P. longuemareus* tuvo su pico a las 7 am ($F=2.410$, gl 8 y 55, $P=0.026$, Fig. 4) pero presentó diferencias en promedio de visitas por día ($F=2.274$, gl 8 y 55, $P=0.035$). (Cuadro 1).

El tiempo promedio de visita al parche fue mayor para *T. ruckeri* ($F=4.154$, gl 2 y 524, $P=0.016$), con un tiempo promedio por visita de 62 seg. y una desviación estándar de 134, pero sólo al compararlo con *P. superciliosus* (33 ± 28 seg.), pues fue estadísticamente igual al de *P. longuemareus* (45 ± 39) y no hubo diferencia entre el tiempo de visita entre estas últimas dos especies (Tukey, gl 524, $D=28.017$ y $P=0.013$ para *P. superciliosus* y *T. ruckeri*, $D=15.621$, $P=0.239$ para *P. longuemareus* y *T. ruckeri*, $D=-12.396$, $P=0.488$ para *P. longuemareus* y *P. superciliosus*).

Se observaron en total 74 interacciones entre las 3 especies durante todos los días de estudio, y en 53 de ellas hubo ataques en los que se pudo identificar las especies que interactuaban. Dichos ataques ocurrieron durante todos los días en cantidad constante ($F=0.249$, gl 8 y 17, $P=0.974$, Cuadro 1), y en cualquier momento del período de tiempo de estudio ($F=1.299$, gl 8 y 17, $P=0.308$, Fig. 5). Cuando no hubo peleas se observó en algunas de las 10 ocasiones en que *P. superciliosus* estuvo involucrado, que no atacaba a las otras dos especies si las flores de *H. danielsianna* tenían abejas del género *Trigona*, pues se alejaba de ellas y no tomaba néctar, pero si lo hacía en las flores de una planta de otra especie de *Heliconia* no identificada que se encontraba aislada dentro del parche de estudio. Por su parte ocurrieron 3 interacciones entre individuos de *T. ruckeri* y 8 de esta especie con *P. longuemareus* en los que no hubo ataques.

Ocurrieron 15 ataques entre individuos de la misma especie. En los ataques interespecíficos *P. superciliosus* fue el dominante al defender el parche de su ruta y alejar a las otras especies de él, mientras que *T. ruckeri* casi sólo lograba alejar a *P. longuemareus* del parche (Cuadro 2). Los ataques ocurrieron independientemente de si el ermitaño atacante llegaba a la misma inflorescencia en que estaba el atacado o si estaba lejos de ella, observándose un total de 31 ataques cuando dos individuos se encontraban en la misma inflorescencia luego de visitar otras por separado y 22 cuando un individuo estaba en una inflorescencia y el otro que venía entrando al parche lo atacaba de inmediato ($X^2=1.53$, gl 1, $P=0.216$).

Es importante mencionar que en todas las visitas a las flores sólo *P. superciliosus* se observó extrayendo el néctar por la abertura de la flor, pues las otras dos especies "robaban" el néctar al hacer perforaciones en la base de la corola. No se observó a ningún ermitaño tomar néctar de *H. danielsianna*.

Discusión

Las tres especies que visitaron el parche son forrajeadores en serie como todos los ermitaños y *P. superciliosus* está llegando a las inflorescencias debido a que su pico, más largo y más curvo que el de las otras dos especies, le permite extraer el néctar de la corola tan curva de *H. danielsianna*.

Pero las otras dos especies están perforando la corola de la flor, por lo que utilizan las mismas flores y tienen el mismo hábitat, lo cual contradice a Stiles (1991), quien dice que las diferencias en estas características y una ruta de forrajeo de diferente longitud entre las especies les permiten que coexistan en un mismo lugar.

Lo picos de actividad de estas tres especies no se traslapan y por eso no se detecta un pico en la cantidad promedio de peleas, pero después de sus picos las tres especies visitan constantemente el parche lo que provoca que haya ataques durante toda la mañana. Esto indica que las flores en este parche producen suficiente néctar para ser revisitadas en una ruta de forrajeo pero no el suficiente para ser defendidas por largos períodos de tiempo, pues la factibilidad de la territorialidad para el ave depende del balance entre la energía ganada al defender el néctar y tener su exclusividad y la energía gastada en defenderlo y forrajear (Stiles, 1975).

Según Stiles (1975) se considera a un colibrí territorial si se mantiene en la inmediata vecindad de un parche de *Heliconia* o en algunos parches adyacentes por al menos una hora, durante la cual se alimenta en el parche que defiende al evitar que otros colibríes se alimenten de él, ya sea amenazándolos o atacándolos. Para las tres especies de ermitaños observados, al menos hay dos visitas de cada especie por hora con una duración de al menos unos segundos, y unas dos peleas en ese período de tiempo en el parche (Figs. 2-5), por lo que hace falta realizar un estudio con marcaje de individuos para saber si en esa hora hay varias visitas de un mismo individuo de *P. superciliosus* o *T. ruckeri*, pues si es así estarían cercanos a ser territoriales al menos durante cortos períodos de tiempo (días) según esta definición.

La mayoría de peleas se daban entre *P. superciliosus* y *T. ruckeri* ya que este último visitaba más las inflorescencias y durante más tiempo, lo que provocaba una mayor probabilidad de encuentros con *P. superciliosus* que resultó más agresivo. *P. superciliosus* es más grande (15 cm) que *T. ruckeri* (11 cm) aunque una parte considerable de su longitud se debe a sus largas timoneras centrales. Ambas especies son mayores que *P. longuemareus* (9 cm) (Stiles, 1978) y estas diferencias en tamaño pueden explicar las jerarquías de dominancia interespecíficas observadas, si se cumple el mismo patrón de jerarquías que es común en los colibríes no ermitaños (Stiles, 1991).

Al parecer *P. superciliosus* no atacaba a las otras especies cuando las flores tenían abejas pues no toma néctar de estas flores, pero esto no se cuantificó y sería interesante para una futura investigación. En el resto de los casos en que había dos individuos en el parche y no se atacaron, posiblemente fue porque no se llegaron a detectar.

En conclusión cuando los colibríes ermitaños se encuentran defiendan su territorio de alimentación y no necesariamente tienen que visitar diferentes flores en diferentes momentos para poder coexistir. Pero hay que tomar en cuenta que para toda la longitud de la Quebrada la Gamba revisada (5 km), sólo había dos parches de *Heliconia* en su período de floración y estos se encontraban en el mismo lugar lo que posiblemente limitó y concentró el recurso disponible provocando la agresividad observada.

Bibliografía

- Skutch, A. F. 1964. Life histories of Hermit Hummingbirds. *The Auk* 81: 5-25.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Stiles, F.G. 1978. La ornitología de Costa Rica un Folleto de enseñanza. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica.

- Stiles, F.G. 1978. Temporal Organization of Flowering among the Hummingbird Foodplants of a Tropical Wet Forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- Stiles, F.G. 1991. *Phaethornis superciliosus*. En: Janzen, D. H. 1991. Historia Natural de Costa Rica. Chavarría, M. (trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 822 p.
- Stiles, F.G. y A. F. Skutch. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, Ithaca, New York. 511 p.
- Stiles, F.G. y C. E. Freeman. 1993. Patterns in Floral Nectar Characteristics of Some Bird-Visited Plant Species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-195.

Cuadro 1. Visitas de colibríes ermitaños al parche de *H. danielsianna*. Golfito, 1997.

Día	<i>P. longuemareus</i>	<i>P. superciliosus</i>	<i>T. ruckeri</i>	General	Ataques
20 Ene	12	10	18	40	4
22 Ene	13	18	35	66	1
23 Ene	13	19	34	66	7
29 Ene	16	15	21	52	3
30 Ene	24	13	23	60	5
31 Ene	16	19	33	68	11
1 Feb	27	20	29	76	7
2 Feb	21	21	31	73	7
3 Feb	25	19	30	74	8
Total	167	154	254	575	53
Promedio	18,56	17,11	28,22	63,89	5,89
DesvEst	5,77	3,66	6,10	11,65	2,98

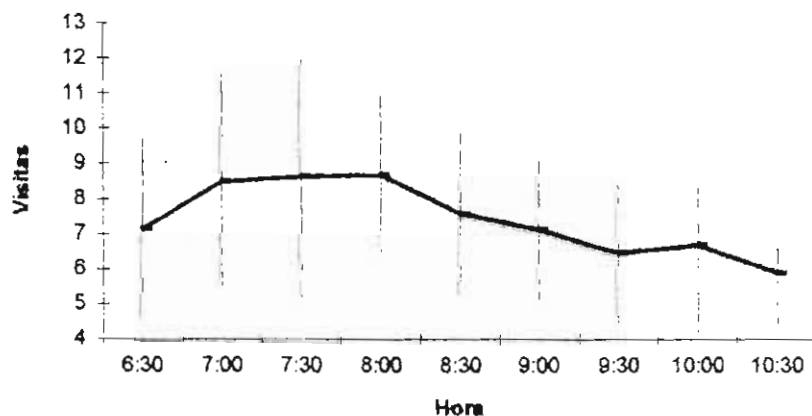


Fig. 1. Promedio \pm desviación estándar del número de visitas de colibríes ermitaños al parche de *H. danielsianna*. Golfito, 1997.

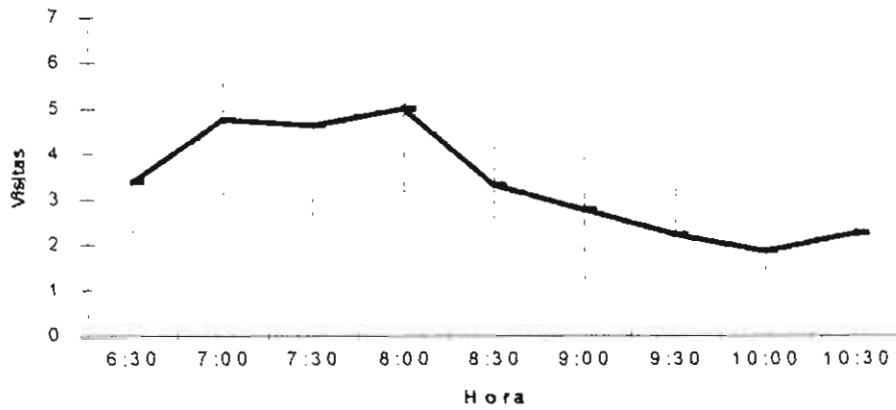


Fig. 2. Promedio \pm desviación estándar del número de visitas de *T. ruckeri* al parche de *H. danielsianna*. Golfito, 1997.

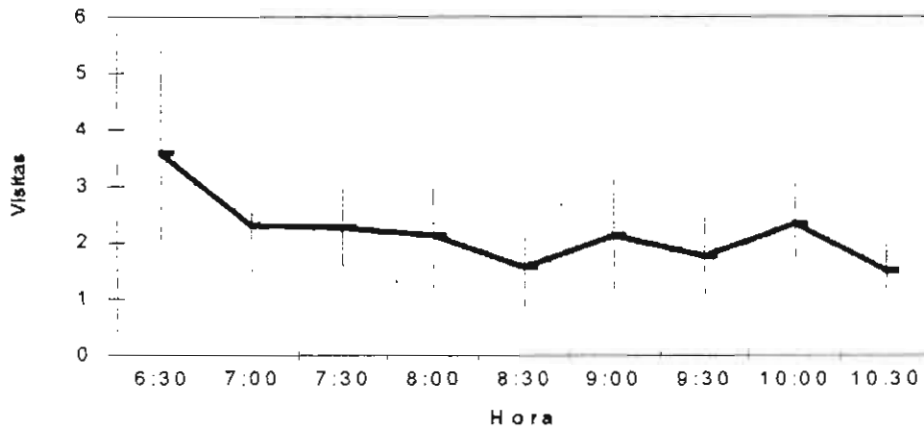


Fig. 3. Promedio \pm desviación estándar del número de visitas de *P. superciliosus* al parche de *H. danielsianna*. Golfito, 1997.

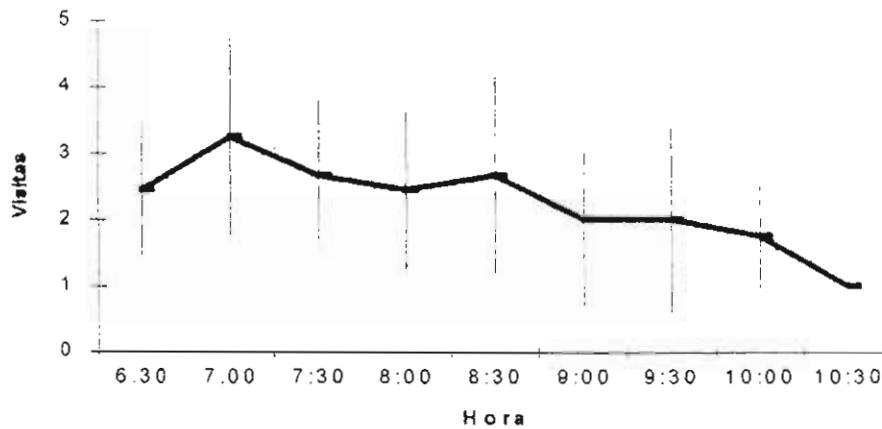


Fig. 4. Promedio \pm desviación estándar del número de visitas de *P. longemareus* al parche de *H. danielsianna*. Golfito, 1997.

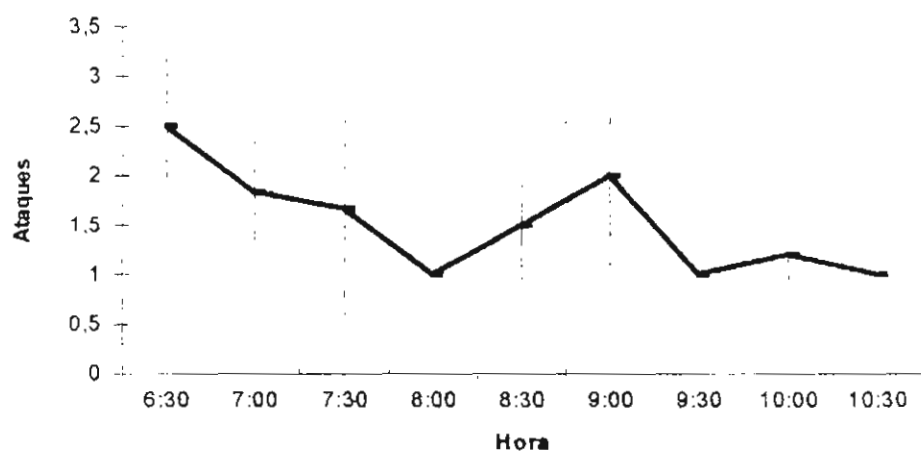


Fig. 5. Promedio \pm desviación estándar del número de ataques entre los ermitaños en el parche de *H. danieliana*. Golfito, 1997.

Cuadro 2.
Ataques y dominancia entre colibries ermitaños. Golfito, 1997.

(Pl=*P. longemareus*, Ps=*P. superciliosus*, Tr=*T. ruckeri*)

Ataques	N	Dominó
Pl a Pl	6	-
Ps a Pl	5	Ps siempre
Ps a Ps	1	-
Ps a Tr	17	Ps siempre
Tr a Pl	14	Tr siempre
Tr a Ps	2	Tr una vez
Tr a Tr	8	-

Distribución vertical de clorofila y zooplancton en el Golfo Dulce, Costa Rica.

Esteban Estrada M.

El Golfo Dulce es una bahía tropical tipo fiordo ubicada en la parte sur de la costa Pacífica de Costa Rica, que se caracteriza por la presencia de un fondo anóxico en su parte más profunda (± 215 m), debido a que por su morfología, el intercambio entre sus aguas y el océano ocurre en forma limitada (Hebbeln *et al.*, 1996; Richards *et al.*, 1971, Wolff *et al.*, 1996). Las comunidades de zooplancton de dicha zona son de gran importancia dentro de la dinámica trófica del lugar (Wolff *et al.*, 1996), y sufren cambios estacionales durante la época seca y la lluviosa, observándose dos picos de abundancia durante la época lluviosa; uno en Junio y otro en Noviembre, mientras que el mínimo se observa durante finales de la época seca y principios de la lluviosa (Hartmann, 1995).

Se sabe que las comunidades de organismos planctónicos se encuentran distribuidas en estratos de origen no aleatorio, los cuales son el resultado de la dinámica de los individuos y especies que constituyen a éstas. Napp *et al.*, (1988b) menciona algunas de las causas que pueden inducir a que se de este tipo de distribución: 1) la existencia de factores ambientales asociados que hacen que el patrón de distribución se mantenga; 2) puede existir una razón evolutiva para dicho patrón; 3) ésta distribución no aleatoria puede estar asociada a la distribución vertical de recursos alimenticios y depredadores.

En el presente trabajo se estudiará la distribución vertical del zooplancton en una estación del Golfo Dulce, y su posible relación con los máximos de clorofila. Sobre dicha relación existe alguna polémica entre algunos autores, ya que algunos proponen que las mayores densidades de zooplancton se encuentran agregadas dentro de los máximos de clorofila (Harris, 1988; Ortner *et al.*, 1980); mientras que otros mencionan que la mayor densidad de zooplancton se encuentra por encima de los mismos, en la zona de mayor productividad primaria (Fiedler, 1982; Herman, 1983). Una razón propuesta para explicar la evasión del zooplancton a los máximos de clorofila es la presencia de una gran cantidad de dinoflagelados tóxicos en esos estratos (Fiedler, 1982), así como la presencia de fitoplancton de mayor calidad alimenticia en la zona de mayor productividad (Herman, 1983; Napp *et al.*, 1988a).

Metodología

Se realizaron muestreos desde el 29 de enero hasta el 4 de febrero de 1997 en la parte interna del Golfo Dulce, entre Punta Voladera y Punta Gallardo ($83^{\circ}12'$ N., $8^{\circ}34'$ O.), realizándose los mismos entre las 8:30 y 11 a.m. Se tomaron muestras de clorofila y zooplancton desde la superficie hasta los 50 m., en intervalos de 10 m. Para las muestras de clorofila se tomaron muestras de agua de cada profundidad utilizando una botella de Niskin de 2 l; a cada muestra se le midió el oxígeno disuelto y su temperatura utilizando un oxímetro HANNA modelo HI9143; además se midió la penetración de la luz con el disco de Secchi.

Las muestras de clorofila fueron tomadas de la misma botella, siendo almacenadas en envases plásticos, los cuales fueron inmediatamente guardados en bolsas oscuras; para luego ser pasadas a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/C mediante un sistema de vacío. Los filtros fueron guardados en papel aluminio y mantenidos en refrigeración.

Para medir la clorofila se maceraron los filtros en tubos de centrifuga con 5ml de acetona al 95%, esto con el fin de extraer los pigmentos de clorofila a, b y c, los cuales fueron mantenidos por 24 horas en la oscuridad, para luego ser analizados en un espectrofotómetro Shimadzu W160 A.

Para la colecta del zooplancton se utilizó una red tipo Nansen de 150 micras de poro, dotada de un sistema mecánico de cierre activado por mensajero. Las muestras se tomaron en arrastres verticales de cuatro metros en cada estrato. El zooplancton fue almacenado en frascos de vidrio de 150 ml y fijados en agua de mar con formalina al 4%. (Omori y Ikeda, 1984), para luego ser preservado en alcohol de 70%. Las muestras fueron divididas en un separador Folsom y su contenido se cuantificó utilizando una celda de conteo tipo Bororov.

Resultados

Los datos promedio de Temperatura, Oxígeno y Salinidad durante los días de estudio se resumen en la figura 1, en la que se observa una notable disminución en la cantidad de oxígeno disuelto en los estratos más

profundos (50 m), la cual se hace evidente después de los 30 m. En el caso de la temperatura podemos ver el mismo efecto, sin embargo la variación entre los estratos es menos brusca; mientras que la salinidad en la superficie es menor que en la zona profunda.

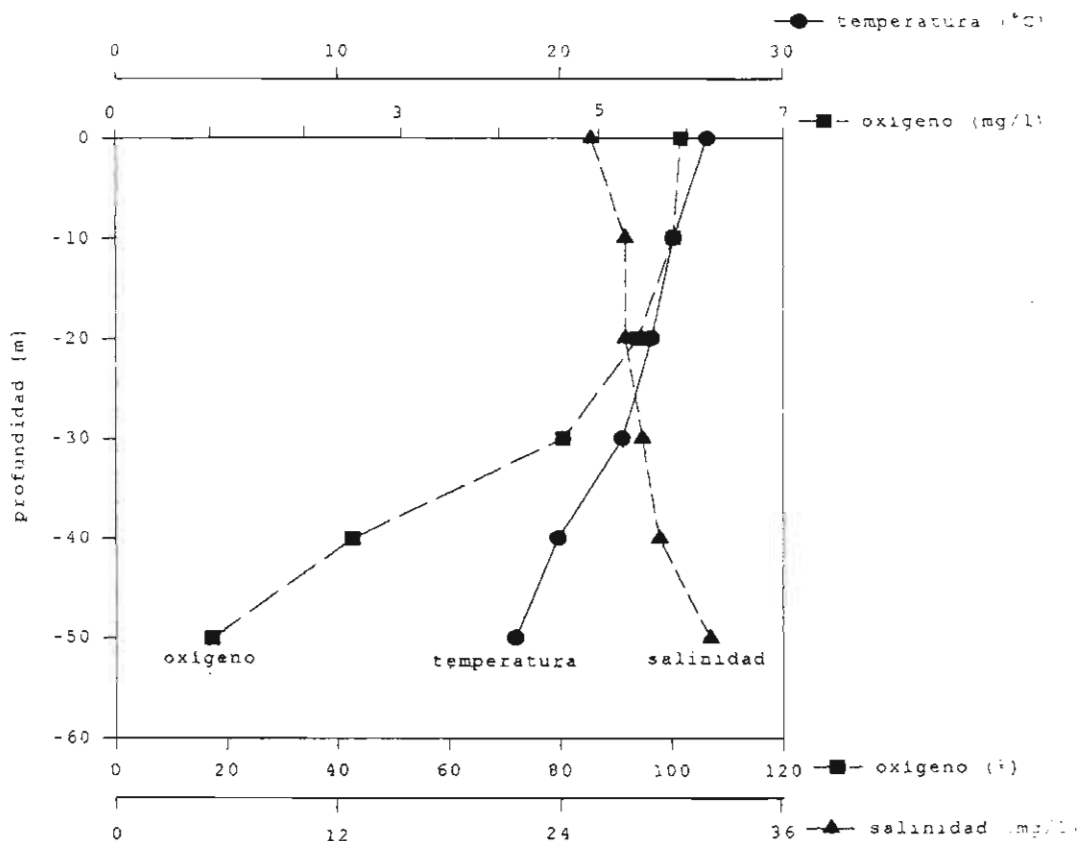


Fig. 1. Perfil de Oxígeno, Salinidad y Temperatura durante los días de estudio, Golfo Dulce, 1997.

Clorofila

Se obtuvieron datos de concentración de clorofilas a, b y c, de las cuales fué la clorofila a la que estaba en mayor concentración, mientras que la clorofila b fué la más escasa.

Los resultados obtenidos indican la presencia de un máximo a los 30m, sin embargo también a los 10m se observa una alta concentración la mayoría de los días. La menor concentración de clorofila ocurrió a los 50m. En la figura 2 se observa el promedio de la concentración de clorofilas encontrada por estrato durante los días de muestreo y su respectiva desviación estándar.

Zooplankton

Los organismos cuantificados fueron separados por grupos taxonómicos para observar si existen patrones de agregación entre algunos grupos ó especies. Los datos de abundancia relativa y promedio por profundidad de muestreo se encuentran resumidos en el Apéndice I. Entre los grupos más numerosos estuvieron los copépodos del género *Paracalanus*, la mayoría de ellos *P. parvus* probablemente, los cuales fueron bastante comunes en todos los estratos; también los copépodos depredadores del género *Corycaeus*, de los cuales existen dos especies

reportadas para la zona (Morales-Ramírez, 1996); también se observaron especies de los géneros *Acarta*, *Orthona*, *Pseudodiaptomus* y *Oncaea*, aunque no en tan altas proporciones como las anteriores.

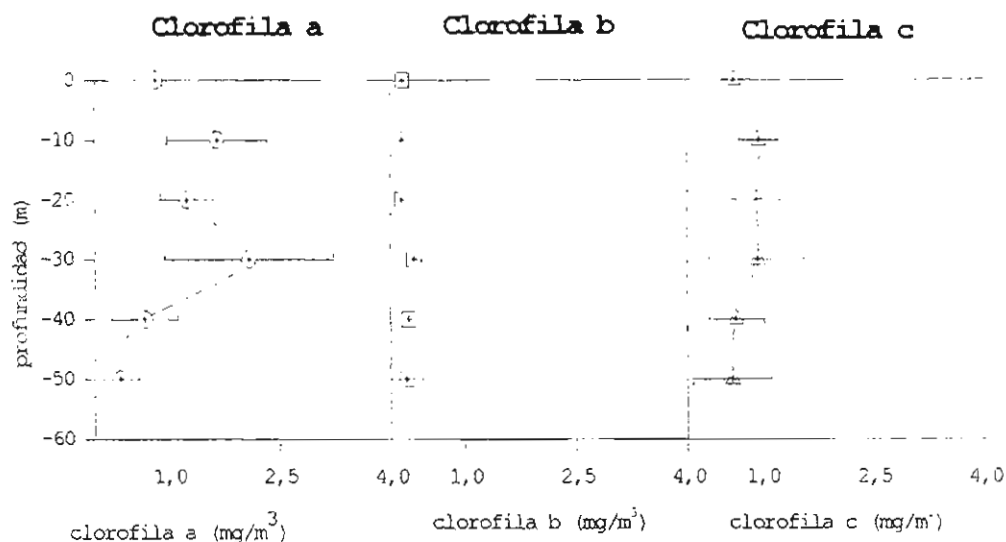


Fig. 2 Promedios de los perfiles verticales de clorofila a, b y c durante los días de muestreo. Golfo Dulce, 1997.

Se encontraron dos especies de cladóceros: *Evadne tergestina* y *Penilia avirostris*; la primera estaba asociada principalmente a aguas superficiales, mientras que la segunda estuvo más dispersa en la columna de agua. También se encontró dos especies de ostrácodos: *Cypridina americana* y *Euconchenchia chierchiaie*; la primera apareció en muy bajas concentraciones, asociada principalmente a aguas profundas (40 y 50m); mientras que *E. chierchiaie* también fué más común, y apareció principalmente en las muestras de las aguas intermedias (20-30m). Las apendicularias también estuvieron muy representadas en las muestras estudiadas. Otros grupos también se encontraron frecuentemente en las muestras; como por ejemplo los quetognatos, las hidromedusas, las larvas de crustáceos decápodos, pterópodos y algunos poliquetos.

Discusión

Se ha reportado que los máximos de clorofila en los mares tropicales en general son estables durante el año (Parsons et al., 1984); mientras que en zonas de afloramiento (como la costa Pacífica de CR) y en altas latitudes, éstos son fenómenos estacionales. En el Golfo Dulce; debido al poco intercambio de sus masas de agua con el océano (Wolff, 1996); se esperaría que el máximo de clorofila sea más o menos estable en el año, y que tal vez varíe un tanto la profundidad del mismo entre diferentes épocas del año y horas del día, tal como ha encontrado en otros estudios (Daro 1985; Eppley et al. 1988) ó también dentro de diferentes puntos del Golfo, semejante a lo descrito por Smith y Barber (1987) para la costa peruana; sin embargo, según estudios recientes (Jakob, 1996), se encontró que en la época lluviosa el zooplancton del Golfo Dulce se encuentra distribuido solamente durante los primeros 20m de profundidad, debido a la fuerte oxiclina observada en esa época, por lo que es bastante probable que en esos meses el máximo de clorofila se encuentre restringido dentro de los primeros 20m.

Observando los datos de las figuras anteriores, podemos notar que existe tres tipos de agregación en la comunidad de zooplancton del golfo Dulce: 1) Los que se encuentran en mayor cantidad sobre los máximos de clorofila; 2) Los que están más concentrados en los máximos de clorofila ($\approx 30m$); y 3) aquellos que tienen una distribución vertical diurna no relacionada a ninguno de éstos dos estratos. En la figura 5 se puede ver que grupos de organismos carnívoros como *Corycaeus* y Pterópodos (*Cavolinidae*), tienden a agruparse en los estratos que están sobre el máximo de clorofila. Algo semejante se pudo observar en las especies de cladóceros encontradas, *P. avirostris* y *E. tergestina* que fueron encontradas también sobre este máximo; aunque *E. tergestina* tuvo una mayor tendencia a agruparse principalmente en las aguas superficiales de menor salinidad. Las especies que sí se encontraron mayormente agregadas en la zona del máximo de clorofila, fueron *P. parvus*, *E. chierchiaie*, *C. furcatus*, *Orthona*, apendicularias y quetognatos. Por otra parte, *Cypridina americana* y las hidromedusas encontradas tuvieron una distribución poco relacionada a los niveles de clorofila; la primera estuvo presente en las aguas más

profundas (50m), aunque probablemente esta especie tenga una migración vertical nocturna hacia las aguas superficiales (Jakob, 1996).

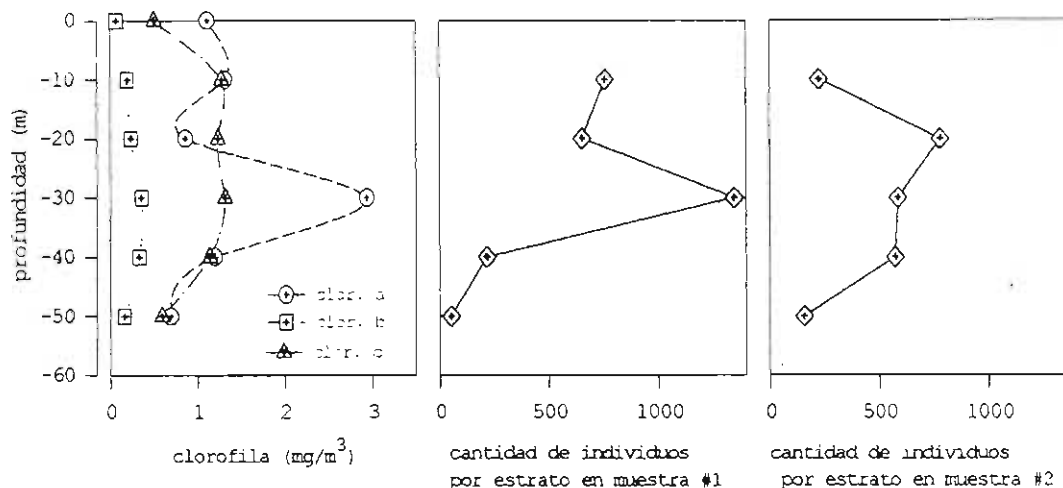
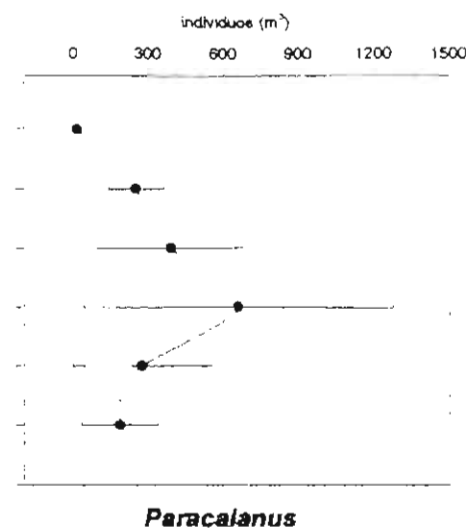
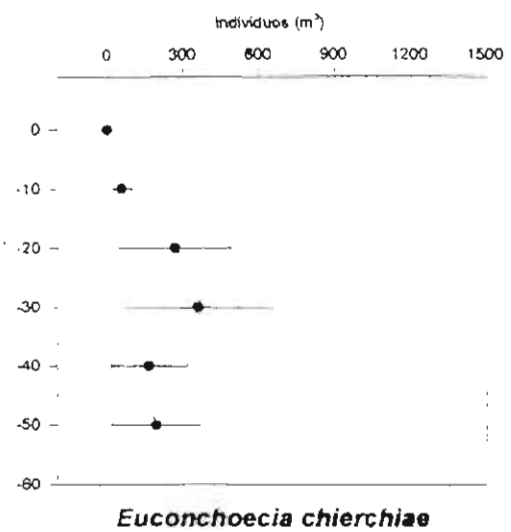


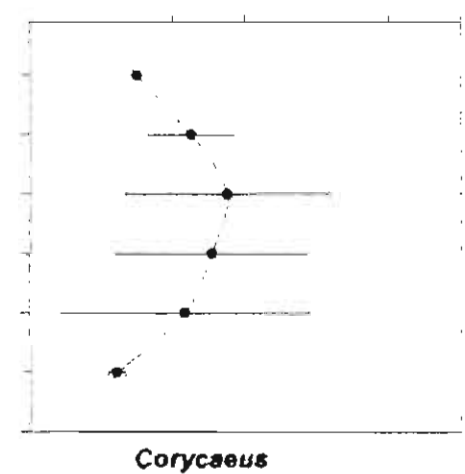
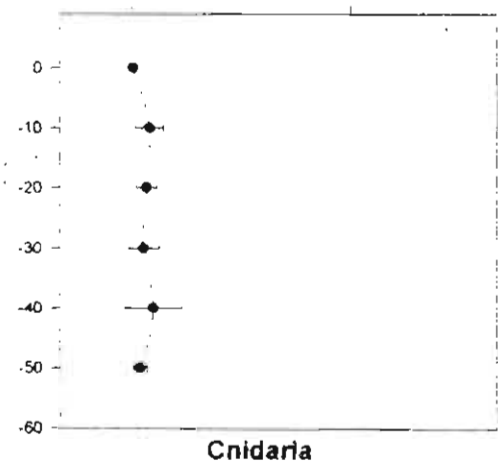
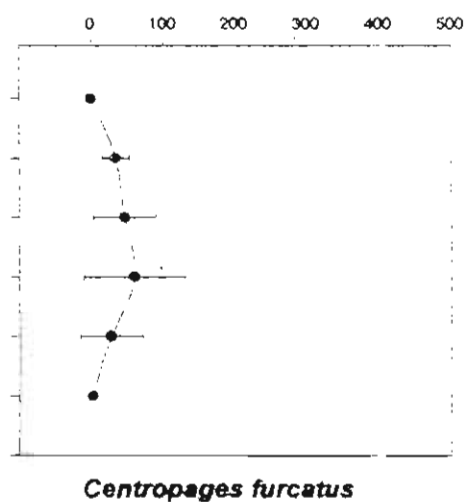
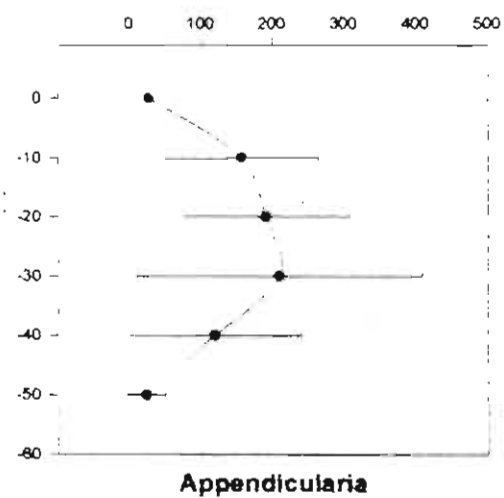
Fig.3 Comparación de los perfiles de clorofila y número total de individuos capturados en una muestra y su réplica durante un día de muestreo(2/2/97). Golfo Dulce, 1997.

En general, si se observa una mayor concentración del total de individuos de todos los taxos cuantificados, a los 30 m de profundidad (Fig 6); sin embargo, para poder determinar si definitivamente hay una mayor agregación de individuos en los máximos de clorofila, sería necesario una separación más exhaustiva de los individuos por especie, sexo y estado de desarrollo, y utilizar redes de menor poro, ya que en este estudio, no se tomaron en cuenta algunas formas de poco tamaño, como nauplios, por ejemplo, los cuales también podrían tener una estrecha relación con los picos de clorofila (Harris, 1988). El mismo autor propone que muchos de los estudios que se han realizado sobre la relación zooplancton-clorofila y que dan como resultado una relación inversa entre ambos, se debe a que el tipo de redes que se utilizan son de poros grandes (>200µm), lo que hace que muchos organismos pequeños como nauplios y especies pequeñas como *Oithona* y *Pseudocalanus* se pierdan durante el arrastre, siendo éstos los herbívoros mayormente él encuentra asociados a las zonas de mayor concentración de clorofila. Asimismo, Townsend *et al.* (1984) menciona que los métodos utilizados por Herman (1983), de conteo electrónico de copépodos, da especial énfasis a las especies grandes, ya que dicho método solamente cuantifica individuos entre 0.8 y 4mm, por lo cual se pierde valiosa información sobre distribución de los individuos más pequeños. Algunos de los autores que han encontrado el máximo de organismos por encima del pico de clorofila, argumentan que en los estratos superiores el grado de herbivoría es mayor, por lo cual el nivel de clorofila se ve disminuido (Herman, 1983, Subba Rao y Sameoto, 1988). Otros proponen que este tipo de distribución vertical ocurre debido a que el fitoplancton que se encuentra en esa zona es más nuevo y tiene un mayor contenido proteínico (Napp, 1988a). También sería necesario hacer una serie de muestreos durante diferentes horas del día para ver si los cambios que se dan en la distribución de especies, ya que varios autores (ej: Daro, 1985) han encontrado que durante horas de la noche el grado de herbivoría es mucho mayor, por lo que es posible que hayan especies que migren hacia los máximos de clorofila durante esas horas.

Para el análisis de la distribución vertical de organismos, se realizó una prueba de similitud utilizando un análisis de cluster, en base a el índice de Morisita. En él podemos observar una gran similitud entre las comunidades de los estratos adyacentes al máximo de clorofila (20 y 40 m), lo cual podría interpretarse como una agregación diferencial determinada por los niveles de clorofila, ya que de caso contrario se esperaría que lo que ocurra sea un gradiente de profundidad, oxígeno, temperatura y salinidad lo que influencie la distribución vertical de las especies. En el caso de los 0m se presenta una gran diferencia respecto a los demás estratos, probablemente debido a la gran diferencia en los niveles de salinidad de las aguas superficiales respecto al resto de la columna de agua; mientras que en los 50m, la disimilitud es debida probablemente por la escasez de oxígeno en esa zona.



FX



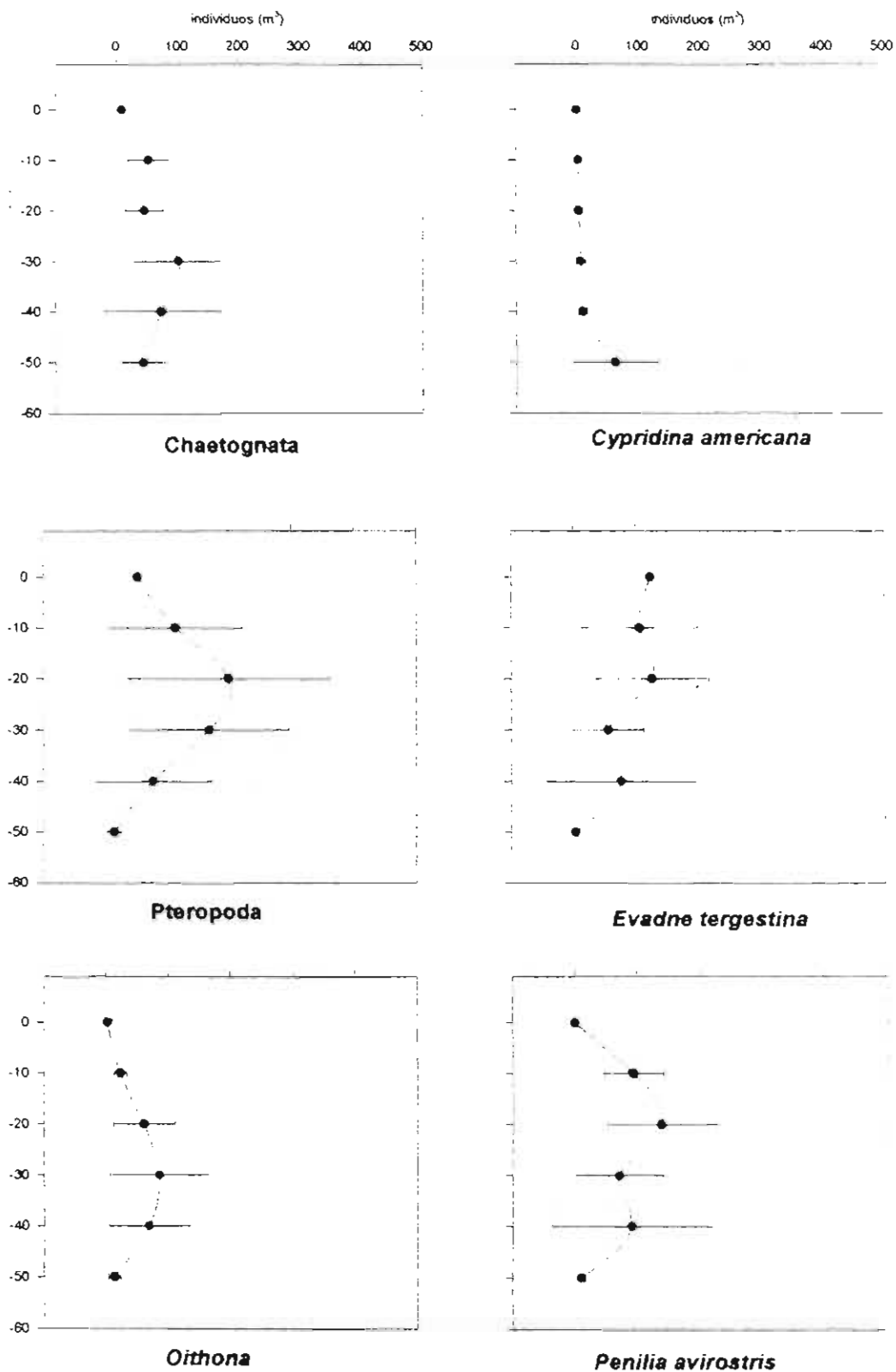


Fig.5 Distribucion vertical por abundancia promedio de grupos zooplanctónicos durante las fechas de muestreo. Golfo Dulce, 1997.

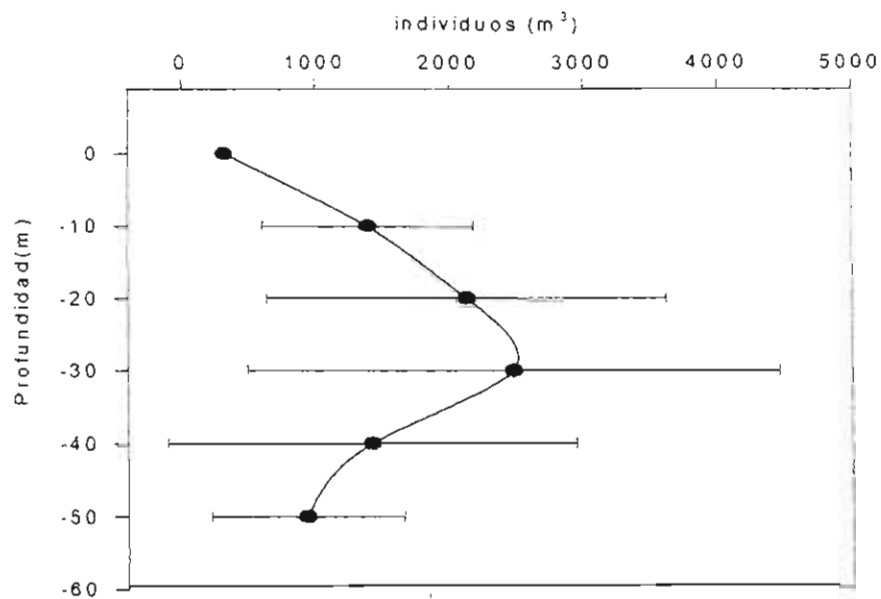


Fig. 4 Promedio del total de organismos colectados por profundidad durante los días de muestreo, Golfo Dulce, 1997.

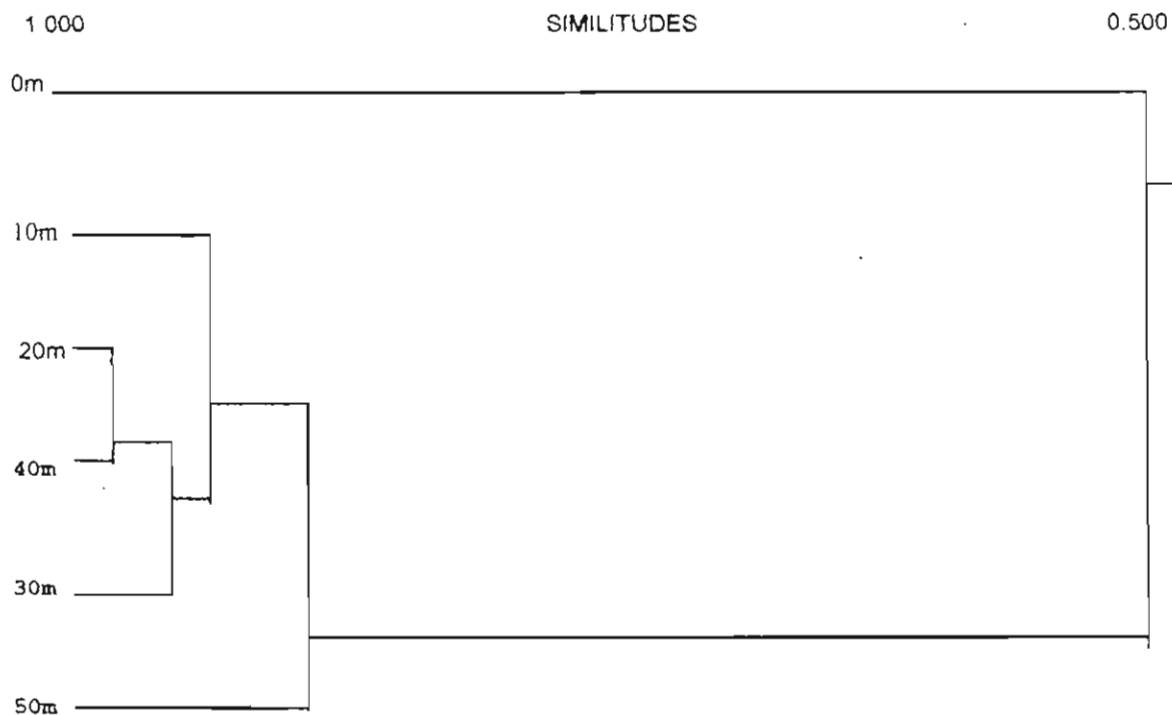


Fig 7. Análisis de similitud de la distribución vertical por estratos del zooplancton del Golfo Dulce, Costa Rica. El análisis ha sido hecho usando el índice de Morisita.

A partir de los datos obtenidos, se podría concluir que si existe una cierta relación entre la estratificación vertical de algunos grupos de zooplancton y los niveles de clorofila presentes, habiendo especies que prefieren estar en los máximos mientras que otras especies lo evaden. Sin embargo también es necesario tomar en cuenta que podría haber una migración constante de especies durante el día, y agregaciones diferentes durante el año. Un ejemplo de esto es en el caso de los ostrácodos de esta zona, los cuales durante la época lluviosa poseen otra distribución y estructura. Jakob (1996), encuentra que *E. chierchiae* es más común que *C. americana* durante el mes de mayo, encontrándose ambas especies principalmente en los primeros 20m; mientras que en setiembre es *C. americana* la especie más común de zooplancton, y está solamente en los primeros 20m, siendo *E. chierchiae* una especie rara durante ese mes, lo cual según el autor se debe a la baja concentración de O₂ por debajo de los 20m y la baja salinidad de los estratos superiores. En este estudio, *E. chierchiae* fue más común y estuvo más agregada en los 30m, aunque es posible que la distribución de esta especie en particular no se relacione con los niveles de clorofila, sino más bien a otros factores ambientales como salinidad, oxígeno y temperatura, ya que ésta es una especie de hábitos detritívoros principalmente. Para estudios posteriores, sería interesante comparar la comunidad de zooplancton y los niveles de clorofila entre la época seca y la lluviosa, con el fin de ver si la profundidad del máximo de clorofila es variable con la época y el tipo de agregación que presentan los organismos en esa época. Probablemente en la relación clorofila-zooplancton se den los dos casos que se han propuesto (agregación y evasión) y que eso dependa del tipo de individuos zooplácticos que se cuantifiquen y el tipo de organismos fotosintetizadores que hayan en los máximos, sean éstos tóxicos ó no.

Bibliografía

- Daro, M.H. 1985. Feeding rhythms and vertical distribution of marine copepods. *Bull. Mar. Sci.* 37(2): 487-497.
- Eppley, R.W., E. Swift, D.G. Redalje, M.R. Landry, y L.W. Haas. 1988. Subsurface chlorophyll maximum in August-September 1985 in the CLIMAX area of the North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42: 289-301.
- Fiedler, P.C. 1982. Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae). *Limnol. Oceanogr.* 27(5): 961-965.
- Harris, R.P. 1988. Interactions between diel vertical migratory behavior of marine zooplankton and the subsurface chlorophyll maximum. *Bull. Mar. Sci.* 43(3): 663-674.
- Hartmann, H.J. 1995. The Golfo Dulce Marine Environment: Review and assessment. Unpubl. Technical Manuscript, Dep. of Biology, University of La Rochelle, France. 60 p.
- Hebbeln, D., D. Beese y J. Cortés. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 1-10.
- Herman, A.W. 1983. Vertical distribution patterns of copepods, chlorophyll, and production in Northeastern Baffin Bay. *Limnol. Oceanogr.* 28: 709-719.
- Jakob, J. 1996. Zur Ökologie und Biometrie pelagischer Ostracoden im Golfo Dulce (Costa Rica). Tesis de Diploma, Instituto de Zoología, Universidad Libre de Berlín. 114p.
- Morales-Ramírez, A. 1996. Checklist of copepods from Gulf of Nicoya, Coronado Bay and Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica, with comments on their distribution. *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 103-113.
- Napp, J.M., E.R. Brooks, F.M.H. Reid, P. Matrai, y M.M. Mullin. 1988a. Vertical distribution of marine particles and grazers. I. Vertical distribution of food quality and quantity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50: 45-58.
- Napp, J.M., E.R. Brooks, F.M.H. Reid, P. Matrai, y M.M. Mullin. 1988b. Vertical distribution of marine particles and grazers. II. Relation of grazer distribution to food quality and quantity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50: 59-72.
- Omorí, M. y T. Ikeda. 1984. *Methods in Marine Zooplankton Ecology*. John Wiley y Sons. New York, 332 p.
- Ortner, B.P., P.H. Wiebe y J.L. Cox. 1980. Relationships between epizooplankton distributions and the seasonal deep chlorophyll maximum in the Northwestern Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.* 38: 507-531.
- Parsons, T.L., M. Takahashi y B. Hargrave. 1984. *Biological Oceanographic Processes*. 3ra ed. Pergamon Press, Oxford. 330p.

- Subba Rao, D.V. y D. Sameoto. 1988. Relation between phytoplankton and copepods in the deep tropical Pacific Ocean off Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 42(1): 85-100.
- Townsend, D.W., T.L. Cucci, y T. Berman. 1984. Subsurface chlorophyll maxima and vertical distribution of zooplankton in the Gulf of Maine. *J. Plank. Res.* 6: 793-802.
- Smith, W.O. y R.T. Barber. 1987. The influence of horizontal and vertical displacements on phytoplankton assemblages in tropical upwelling systems. *Oceanol. Acta. Special Publication*: 137-143.
- Wolff, M., H.J. Hartmann, y V. Koch. 1986. A pilotmodel for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 215-231.

Estudio de una población de *Rhinocoryne humboldti* (Gastropoda: Prosobranchia) y su relación con cangrejos ermitaños.

Leonel Fernández Quirós

Golfito es un pequeño golfo localizado dentro del Golfo Dulce a 8°40' Norte, 83°10' Oeste. Su zona eulitoral se caracteriza por presentar playas fangosas rodeadas de manglares (Mata, 1995). Este sustrato es propicio para una gran cantidad de organismos entre los cuales es característico el gastrópodo *Rhinocoryne humboldti* miembro de la subclase Prosobranchia y el super orden Caenogastropoda que incluye a carnívoros y herbívoros (Emerson y Jacobson, 1976). Es común encontrarlos en grupos de varios cientos en la zona estuarina donde se encuentran en distribución agregada (Cruz y Jiménez, 1994).

Asociados a éstos gastrópodos están los cangrejos ermitaños que consisten un taxón bastante exitoso de más de 700 especies (Gordon, 1957 en Fotheringham, 1976). Las conchas vacías de los gastrópodos constituyen un recurso esencial. Además de ser refugio y defensa, pueden actuar como un determinante en su comportamiento (Monteforte y Leija-Tristán, 1990). Inclusive varios autores consideran la disponibilidad de conchas como un recurso limitante para los ermitaños. Cruz y Jiménez (1994) comentan que la concha de *R. humboldti* es ampliamente utilizada por los ermitaños debido a que es una concha bastante fuerte.

El objetivo de este proyecto es conocer la situación de la población del gastrópodo y comparándola con la población de ermitaños establecer si éstos están afectando de alguna manera la población de gastrópodos. Además estimar si existe algún tipo de gradiente de distribución de éstos organismos en la playa.

Métodos:

El proyecto se realizó en Golfito, Puntarenas entre el 20 de enero y el 2 de febrero de 1997. El sitio escogido fue una zona de playa fangosa localizada a la izquierda del manglar en Golfito. En este sitio se escogió un segmento de 210 m de playa, el cual se dividió en transectos cada 30 m para un total de 8 transectos a partir del punto de inicio. Cada uno de éstos se dividió en cuadrículas de 2X2m en las cuales se trabajó de cuadrícula de por medio y desde el punto más bajo de la marea hacia la costa. El número de cuadrículas por transecto lo determinó el punto de bajamar para ese sitio siendo 10 el número máximo. En cada una se contaron en número de gastrópodos *Rhinocoryne humboldti* y ermitaños presentes viviendo dentro de conchas de éste gastrópodo. Se anotó el transecto y cuadrícula en el que estaban y luego los individuos fueron identificados utilizando Cruz y Jiménez (1994). Para cada individuo además se midió el largo y diámetro de la concha con un vernier al 0.5 mm más cercano. Con éstos datos se obtuvo la relación largo/diámetro para cada uno. Los individuos con conchas dañadas no fueron tomados en cuenta debido a que no ofrecían un dato real del tamaño original de la concha.

Los datos obtenidos se analizaron con un análisis de varianza para determinar diferencias entre organismos, transectos y cuadrantes. Se realizó una prueba chi cuadrado para verificar el tipo de distribución que presentan. Además se realizaron pruebas T para evaluar diferencias en largo, diámetro o relación largo/diámetro entre el caracol y el ermitaño.

Resultados:

Se midieron un total de 170 conchas en 80 cuadrantes. De éstas 110 estaban ocupadas por el gastrópodo y 60 por cangrejos. Si tomamos toda la muestra y vemos el largo de las conchas sigue una

distribución cercana a la curva normal (Fig.1) aunque con algunos de tamaño mayor. La relación largo/diámetro para toda la muestra dió un promedio de 1.74 (d.s.= 0.29).

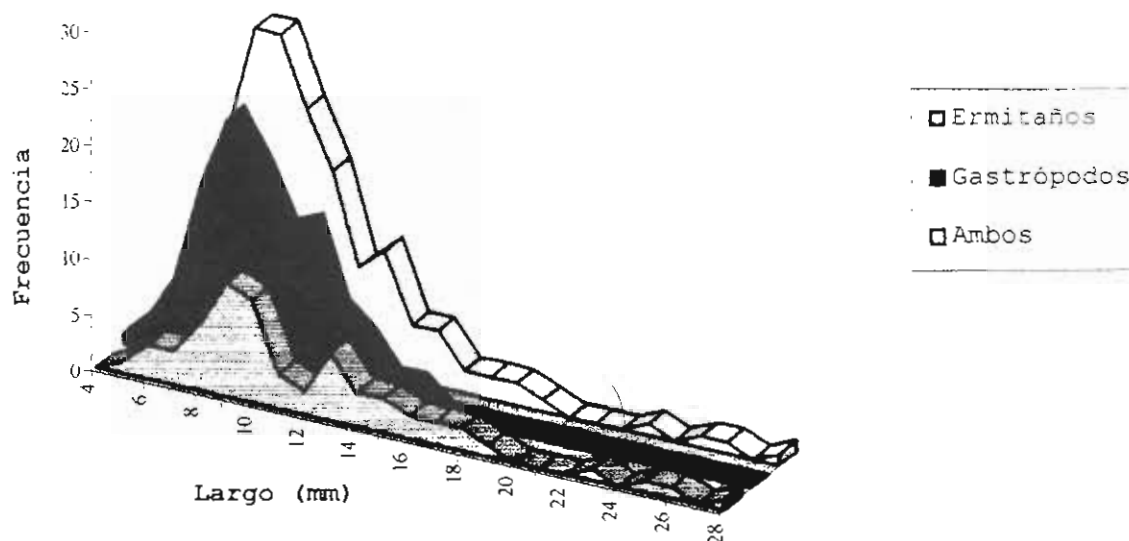


Fig. 1. Frecuencia de largo de concha para ambos organismos. Golfito, 1997.

Ahora, si separamos entre gastrópodos y ermitaños encontramos curvas de distribución diferentes y diferencias en el largo promedio de la concha. Para los ermitaños observamos individuos de hasta 28 mm de largo y una longitud promedio de 11.89 mm (d.s.= 4.989). Para los gastrópodos se encontró un menor tamaño promedio (prom = 9.05, d.s.= 2.268) y el tamaño máximo de concha encontrado fue de 15 mm. En el diámetro de las conchas se encontraron promedios muy similares para gastrópodos (prom = 5.66, d.s. = 1.464) y cangrejos (prom = 6.05, d.s.= 2.448). Se realizaron entonces pruebas de T comparando el largo y diámetro según el tipo de individuo para determinar diferencias entre las conchas. Se obtuvieron diferencias significativas entre los ermitaños y gastrópodos si tomamos el largo de la concha ($T=4.117$, $gl= 72.6$, $p= 0.000$), pero no si evaluamos el diámetro ($T=1.118$, $gl= 82.6$, $p= 0.267$).

El análisis de varianza realizado para determinar la posible existencia de un gradiente no dió diferencias significativas según tipo de organismo, ni según transecto pero si dió significativo para los distintos cuadrantes (Cuadro 1).

Cuadro 1. Análisis de varianza para determinar diferencias de distribución de individuos. Golfito, 1997.

	F-ratio	gl	p
Tipo	2.342	1	0.128
Transecto	0.188	7	0.988
Cuadrante	2.856	9	0.004

Las diferencias significativas entre cuadrantes se encuentran si comparamos los cuadrantes 1,3 y 4, que son los que presentan un promedio de individuos mayor (Fig.2), con los cuadrantes 5 al 10, que presentan promedios menores ($p < 0.05$).

Además se realizó para comprobar el tipo de distribución de los organismos una prueba de Chi cuadrado para los dos obteniéndose valores de 8.46 (1gl) para gastrópodos y 3.53 (1gl) para los ermitaños.

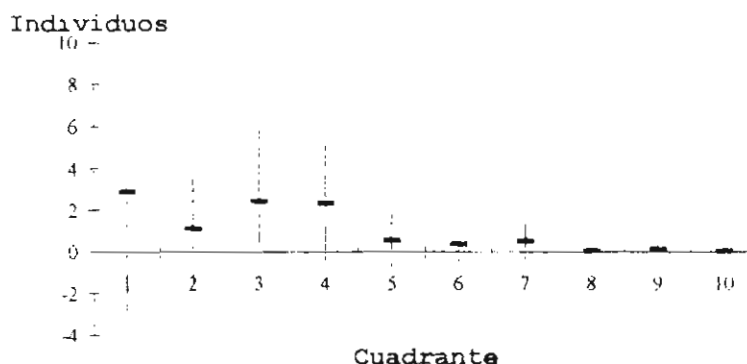


Fig. 2. Promedio de individuos y desviaciones estándar por cuadrante. ccGolfito, 1997.

Discusión:

Debido a que los ermitaños aprovechan la concha de los gastrópodos, que era lo que estábamos midiendo, era de esperarse una curva semejante a la de distribución normal pues aunque el gastrópodo muriera la concha se mantiene en el sistema como un elemento utilizable por un periodo de tiempo mayor. Es decir que si el recurso es abundante y es factible encontrar conchas de distintos tamaños nos puede dar una idea del estado de la población de gastrópodos (Fig.1). Además otro punto importante que nos puede reafirmar el buen estado de la población es el valor promedio de la relación largo/diámetro para toda la muestra casi igual al 1.8 citado por Cruz y Jiménez (1994) para *R.humboldti*. Desde este punto de vista podemos afirmar que la situación de la población es la esperada para una normal.

Si diferenciamos entre gastrópodos y cangrejos vamos a ver curvas de distribución diferentes cuando analizamos el largo de la concha (Fig.1). El rango de tamaños de los ermitaños fue mayor que el de los gastrópodos y mientras hubo conchas de hasta 28 mm, el gastrópodo más grande observado era de apenas 15 mm. A partir de este tamaño todas las conchas estaban ocupadas por ermitaños. Esto nos indica que si el recurso está presente es porque existen gastrópodos de este tamaño aunque no se encontraran en el muestreo. Podría estarse dando una migración de los adultos hacia otras partes del manglar. Lamentablemente la bibliografía en moluscos se recarga en gran parte en aspectos morfológicos y existen muy pocos trabajos acerca de la ecología de los organismos. Seluk (1982), en un trabajo realizado con un gastrópodo de la misma superfamilia (Cerithioidea) y de mismo hábitat que *R.humboldti*, afirma que los individuos adultos son capaces de dispersarse. Además comenta que el movimiento y dispersión son variables para cada adulto pero que se observaron individuos movilizándose hasta 10 m en 12 hrs. Esto podría estar ocasionando la disminución en la frecuencia de gastrópodos de 12 mm en adelante y la falta de individuos de mayor tamaño en el sitio.

Otra posible causa de la falta de gastrópodos adultos en el muestreo es que éstos estén sufriendo una mayor depredación. Las aves costeras abundantes en el manglar podrían estar

depredando activamente a los adultos lo que además explicaría la presencia de restos de conchas, así como conchas rotas. Seluk (1982) reporta ésta como una causa de mortalidad, así como también cita en menor grado el ataque de cangrejos grápsidos. Por otro lado, los mismos ermitaños podrían estar alimentándose de los gastrópodos para después poder tomar la concha (obs.pers.). Al respecto la literatura no ha sido muy clara en afirmar o negar el hecho. Fotheringham (1976) en un trabajo con ermitaños dice que la concha es un recurso que "aparentemente" no pueden obtener ellos mismos, mientras que Bertness (1980) en un trabajo similar afirma que los cangrejos no pueden quitarle la concha al gastrópodo, pero cita a su vez dos artículos donde se dan excepciones a esto. Queda entonces abierta esta posibilidad como una razón interesante para explicar la falta de gastrópodos grandes.

En cuanto a distribución de los organismos se comprobó mediante pruebas de chi que ambos presentan patrones de distribución agregados. *R.humboldti* presenta una tendencia a agruparse (Cruz y Jiménez, 1994), frecuentemente formando grupos de tres a cinco individuos (Villalobos, 1982). Esto es posible que se dé principalmente en marea baja ya que buscan agruparse en charcas pequeñas para evitar la desecación durante las horas de sol (Vargas, 1997,conv.pers.). Estas diferencias en la distribución de los organismos son notables a nivel de cuadrantes, pero no a nivel de transectos ni entre ambos organismos (Cuadro 1). En éste nivel podemos observar una preferencia por los cuadrantes más cercanos al punto de bajamar contra los cuadrantes más cercanos a la costa (Fig.2). El factor sustrato puede estar afectando éstos resultados pues se notó que prefieren zonas en las que el lodo no es muy profundo así como sitios donde la porosidad del barro permita la acumulación de agua. Lamentablemente, la irregularidad de la zona fangosa es tan grande que no es posible caracterizar el sustrato para cada uno de los cuadrantes lo que no nos permite cuantificar el efecto sustrato en la distribución de los individuos.

Bibliografía:

- Bertness, M., 1980. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the bay of Panamá. J.exp.mar.Biol.Ecol., 48: 1-16.
- Cruz, R.A. y Jiménez, J.A., 1994. Moluscos asociados a las áreas de manglar de la Costa Pacífica de América Central. Editorial Fundación UNA. Heredia, Costa Rica. p.122.
- Emerson, W.K. y Jacobson, M.K., 1976. American Museum of Natural History Guide to Shells. Alfred A. Knopf, Inc. New York, U.S.A.
- Fotheringham, N. 1976. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. Ecology, 57: 570-578.
- Mata, A.V. 1995. Comparación de la macrofauna bentónica de la zona eulitoral de Golfito. Curso Biología de Campo, UCR. San José, Costa Rica. p.156.
- Monteforte, M. y Leija-Tristán, A. 1990. Asociaciones entre cangrejos ermitaños y conchas de moluscos gastrópodos en el Pacífico de Sudcalifornia. Rev.Biol.Trop., 38(2A): 283-288.
- Seluk, M. 1982. Field Ecology and Natural History of *Cerithidea californica* (Gastropoda: Prosobranchia) in San Francisco Bay. The Veliger, 24(1): 18-27.
- Villalobos, C. 1982. Animales y plantas comunes de las costas de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. P.75.

Tamaño poblacional, proporción de individuos y escogencia de perchas en *Norops polylepis*.

Caty Frenkel Van Gyseghem

Las densidades poblacionales tienen con frecuencia grandes fluctuaciones de un año a otro. Las variaciones de un recurso pueden estar estrechamente asociadas con las fluctuaciones poblacionales de animales que dependen de ese recurso (Kaufmann 1962, Foster 1982). Las lagartijas anolinas frecuentemente tienen altas densidades poblacionales (Guyer 1988), pero la actividad reproductiva en *Norops polylepis* aparentemente está correlacionada con la lluvia y aunque las hembras ponen huevos durante todo el año, la proporción de hembras con huevos en el oviducto es menor durante la época seca (Andrews 1971). Es un hecho que hay una variación estacional del estatus reproductivo de los adultos (Duvall *et al* 1982) y fluctuación estacional de juveniles en la población de este tipo de lagartijas (Ruibal y Philibosian 1974, Fleming y Hooker 1975). Una asociación positiva entre abundancia de alimento y densidad de éstas ha sido notada en muchos estudios (Schoener y Schoener 1978, Lieberman 1982). La latitud puede afectar directamente su densidad poblacional e indirectamente la de sus depredadores (Arnold 1972).

Las lagartijas *Norops* se distinguen por las características estructurales de los sitios donde tienen sus perchas, distinguiendo sus hábitats estructurales como de tronco, suelo y dosel. Para *N. polylepis* se encontró que la altura de la percha en la que se encuentran machos y hembras se relaciona con la actividad que desempeñan, estando los machos en perchas más altas que las hembras (Andrews 1971).

Esta especie es muy territorial, los machos durante las interacciones agresivas extienden la papada y sacuden la cabeza y el cuerpo según patrones típicos (Andrews 1971). En este estudio se analiza si existe una relación entre el tamaño del macho y el color y longitud de la papada de *Norops polylepis*, si existe preferencia por un tipo de percha y se estima el tamaño de la población de esta especie dentro del área de estudio.

Métodos:

El estudio se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito entre el 20 de enero y el 4 de febrero de 1997 en la fila La Gamba. Se trabajó con *Norops polylepis* en un transecto (iniciado a 50 m de la carretera) de 300 m a lo largo del sendero marcando puntos cada 10 m. El transecto se recorrió una vez al día en una sola dirección (alternando todos los días el punto de inicio), a todos los individuos observados y se le anotaron los siguientes datos: hora; marca del individuo; sexo si era posible; si era una captura o recaptura; longitud hocico ano; si era macho la longitud de la papada abierta y si era de color amarillo o anaranjado; altura de la percha a la que se encontraba; el tipo de percha: tronco (incluyendo el tallo de plantas), vegetación o suelo y el punto del transecto en que se encontró. Finalmente se soltaron (capturados y recapturados) en el mismo lugar donde fueron encontrados.

Los individuos se marcaron cortando dedos y con un número pintado con corrector líquido en el dorso (marca temporal, pues se pierde al mudar de piel), para poder reobservarlos sin necesidad de cogerlos. La longitud hocico ano se midió con un Vernier.

Se estimó el tamaño de la población dentro del transecto con el método de captura-recaptura múltiple de Jolly-Seber (1982) y utilizando límites de confianza según Manly (1984). Se obtuvo la proporción de machos, hembras, juveniles y adultos (los dos últimos sin importar el sexo) del total de

individuos muestreados. Se consideraron (según Andrews 1971) como juveniles (inmaduros), los individuos menores de 39 mm y adultos sexualmente maduros los de 39 mm o más.

Con una prueba t se analizó si existía relación entre el color de la papada y la longitud del macho. Con una regresión se vio la relación de tamaño de papada y longitud del macho, transformando ambas variables a logaritmo natural. Finalmente se obtuvo un promedio de las alturas de las perchas. Mediante un Chi cuadrado se estudió si existía preferencia por un tipo de percha.

Los promedios obtenidos en los resultados se indican con su desviación estándar.

Resultados:

La cantidad de individuos estimado muestra que se esperan 128 individuos para el cuarto día y 66 para el octavo y varía en ese rango según el día. Sin embargo, los límites de confianza para todos los días son muy amplios, por ejemplo, el primer día tiene 84 individuos estimados, pero varía entre 18 y 665.

La probabilidad de supervivencia varía entre los días, siendo mayor para el día 7 y menor para el 8, mientras que la cantidad de entradas es mayor el día 2 y disminuye los días 3, 5 y 7 (Cuadro 1).

Cuadro 1: Cantidad de individuos estimado (E.I.), probabilidad de supervivencia (P.S.) y número de entradas por día para *Norops polylepis* (L.C.= límites de confianza al 95%, E.S.= error estándar), obtenido con el método de captura-recaptura múltiple de Jolly-Seber.

Día	E.I. (N)	L.C. (N)	P.S. (PHI)	L.C. (PHI)	Entradas (B)	E.S. (B)
1	-	00.00 - 00.00	1.08	0.47 - 1.98	-	-
2	84.50	17.80 - 665.10	1.14	0.56 - 2.20	30.10	292.60
3	126.00	32.0 - 506.20	1.24	0.54 - 2.89	-28.00	144.10
4	127.80	46.90 - 309.30	0.57	0.24 - 1.38	10.60	41.00
5	83.10	31.70 - 190.50	0.75	0.32 - 1.83	-4.30	32.60
6	58.00	20.80 - 138.60	0.79	0.36 - 1.76	28.60	28.60
7	74.30	35.00 - 135.60	1.33	0.52 - 3.58	-32.90	36.00
8	66.20	25.20 - 166.10	0.39	0.11 - 1.55	15.10	12.20
9	41.20	19.70 - 126.30	-	00.00 - 00.00	-	-
10	-	-	-	-	-	-

En el cuadro 2 se observa que la proporción de machos encontrados es mayor (90%) que la de hembras y la de juveniles mayor (64%) que la de adultos. La cantidad de machos y juveniles es significativamente mayor ($X^2=55.8$, g.l.= 1, $p < 0.05$ y $X^2=8.4$, g.l.= 1, $p < 0.05$ respectivamente)

Se encontraron más machos con papada anaranjada (49) que con amarilla (21) ($X^2=11.2$, g.l.= 1, $p < 0.05$). Sin embargo, el color de la papada no parece relacionarse con el tamaño, machos de papada amarilla tienen una longitud promedio de 33.63 ± 11.27 mm y los de anaranjada de 33.50 ± 8.92 mm ($T=0.90$, $p=0.37$). El largo de la papada sí depende del tamaño del macho ($R^2=0.68$, $p=0.00$) donde al aumentar la longitud del individuo aumenta la de la papada (papada= 0.590 tamaño - 9.323 , fig 1).

Cuadro 2: Proporción y cantidad de machos, hembras, juveniles y adultos. (La cantidad de individuos total tomada para machos y hembras excluye a los individuos que no se les pudo determinar el sexo). Golfito. Enero, 1997.

	Individuos	Proporción	N
Machos	72	0.90	
Hembras	6	0.08	
Juveniles	53	0.64	80
Adultos	27	0.36	80

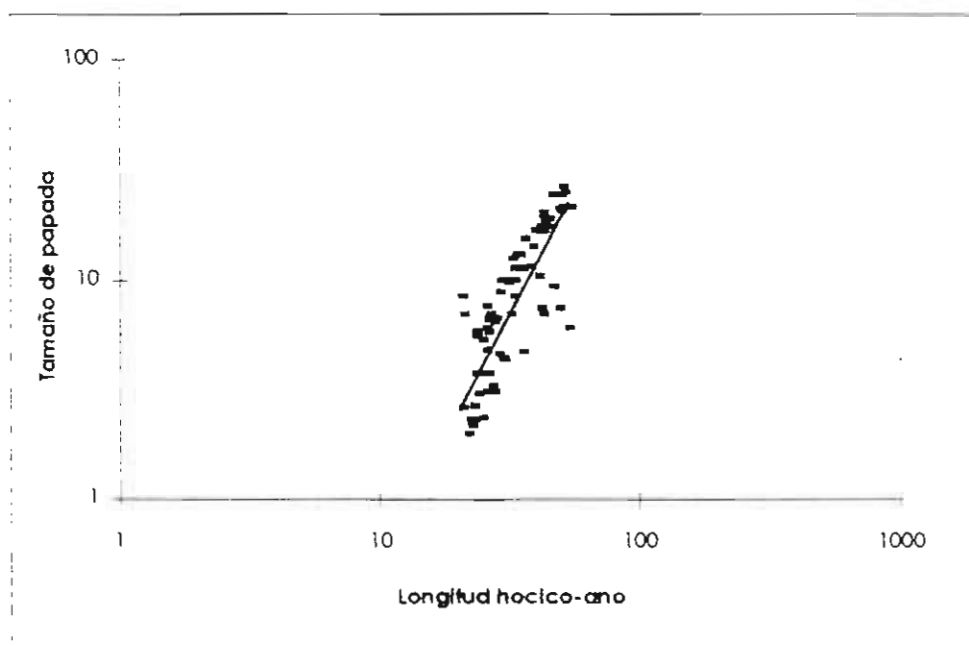


Figura 1: Tamaño de la papada en función de la longitud del macho. Golfito. Enero, 1997.

Con respecto a las perchas, la altura promedio a la que los individuos fueron encontrados es de 37.94 ± 28.26 cm, donde la altura menor a la que se encontró una lagartija fue de 0 cm (al nivel del suelo) y la mayor de 115 cm en un tronco. Los juveniles estaban a 30.86 ± 25.30 cm de altura, mientras que los adultos a 51.12 ± 29.02 cm ($T= 4.02$, g.l.= 121, $p= 0.0001$).

Se encontraron 55 individuos en troncos, 43 en vegetación y 18 en el suelo, con lo cual se obtuvo una preferencia significativa por un tipo de percha ($X^2= 18.43$, g.l.= 2, $p < 0.05$), que tiende a ser la de tronco. Adultos y juveniles también mostraron esa preferencia; muy pocos adultos estaban en el suelo ($X^2= 6.42$, g.l.= 2, $p= 0.040$) (cuadro 3).

El total de recapturas obtenidas fue de 40 individuos, lo que representa un 35% del total de individuos observados (124).

Cuadro 3: Adultos y juveniles encontrados en troncos, vegetación y suelo. Golfo. Enero, 1997.

Tipo de percha	Adultos	Juveniles
Tronco	25	34
Vegetación	16	29
Suelo	2	17

Discusión:

Según el valor estimado del tamaño de la población de *Norops polylepis* para el transecto estudiado, no se puede determinar si es alto o bajo, debido a que fluctúa a través del año (Andrews 1971) y no se tienen datos de otras épocas. Estudios de marcado y recaptura indican que la población probablemente se renueva cada año (Andrews 1971). Sería recomendable hacer un estudio durante un año para poder conocer cómo es esa fluctuación y en cual época la densidad es mayor.

Los amplios rangos obtenidos en todos los días para el tamaño de la población pueden ser un indicativo de las pocas recapturas encontradas durante el tiempo de muestreo. El hecho de haber tomado un transecto como área de muestreo influye en los resultados, debido a que pudieron haber individuos que no se volvieron a ver y disminuir así la cantidad de recapturas. Las entradas también pudieron afectar la cantidad de individuos por día (Cuadro 1).

Entre los factores que pueden influir en la densidad está la depredación, ya que por su pequeño tamaño y por tener perchas expuestas, son capturados por gran diversidad de depredadores (Andrews 1971); la abundancia de artrópodos en el mantillo que les sirve de alimento y generalmente es mayor durante la época seca (Guyer 1994) lo que puede atraer individuos de poblaciones flotantes (Guyer 1988), o cuando el alimento es escaso, aumenta la probabilidad de muerte de adultos y emigración de individuos, y los que se mantienen ahí son forzados a pasar más tiempo forrajeando, lo que los hace más susceptibles a depredadores (Foster 1982); factores que afecten la producción y mortalidad de huevos; cambios demográficos dentro del sitio; movimiento de individuos de un lugar a otro (Guyer 1994). Todos estos aspectos evitan que la densidad de la población alcance niveles críticos (Miller 1967). La cantidad de individuos encontrado puede reflejar el tamaño de la población o un cambio en los patrones de actividad que los hace más visibles (Fleming y Hooker 1975).

Los valores de supervivencia obtenidos indican que varía entre los días de muestreo. Un estudio más largo podría proveer datos de supervivencia de otras épocas y comparar con los resultados obtenidos. Depredación, condiciones climáticas, alimento disponible y precipitación podrían afectar la supervivencia de individuos. Machos territoriales dominantes pueden aumentar su supervivencia por mayor alerta a peligros potenciales o acceso a más lugares de refugio (Ruby 1984).

Observaciones acerca del comportamiento muestran un marcado aumento en el cortejo y la cópula en el inicio de la estación lluviosa (mayo-junio). Esta alza en la actividad reproductiva resulta en un aumento en la cantidad de juveniles en la población de agosto y setiembre, pues alcanzan la madurez sexual en 3 o 4 meses (Andrews 1971). Por lo tanto, para enero es posible que esos individuos ya sean adultos y eso refleje el 64% de juveniles encontrados, aunque esa cantidad también podría explicarse por un aumento de juveniles para la época de más alimento. Rose (1982) menciona que algunas lagartijas parecen tomar ventaja reproductiva de cambios estacionales en la densidad de artrópodos. También algunas son capaces de ajustar la tasa de crecimiento según la cantidad de alimento disponible (Vogel 1984) lo que podría variar la proporción de adultos o juveniles según las condiciones.

La baja proporción de hembras encontradas podría explicarse si al no estar en la época reproductiva, son más difíciles de encontrar que los machos. Estos al ser más territoriales, pasan gran parte del tiempo interactuando con otros machos, por lo que se encuentren en perchas más expuestas (Guyer 1988) por lo que podría explicar que la proporción vista sea de un 90%. Las hembras son un recurso limitante para los machos (Guyer 1988), por lo que puede esperarse que estén en menor proporción (Cuadro 2).

Como el tamaño de los machos encontrados no se relaciona con el color de la papada, la variación del color de amarillo a anaranjado (donde parece haber una tendencia hacia el segundo) podría deberse a simple variación genética o a selección sexual por parte de las hembras, pero como no se observó este comportamiento, no se tienen pruebas que refuercen esta suposición.

Sin embargo, con los resultados obtenidos, es de esperarse que al ver un macho grande, tenga papada grande y viceversa (Figura 1), lo que puede darle ventaja sobre los pequeños a la hora de cortejar una hembra. La posición de la percha también podría influir en que una hembra vea a un macho cortejando.

N. polylepsis se conoce como una especie que habita tanto en arbustos como en el suelo, ya que sus perchas se encuentran a menos de 2 m de elevación en los arbustos y en los troncos de árboles pequeños (Guyer 1988). Los resultados obtenidos concuerdan con esto, pues ningún individuo se encontró a más de dos m de altura, aunque sí hubo preferencia significativa por un tipo de percha, lo que puede reflejar las funciones que desempeñan los individuos en diferentes momentos y edades. Es muy probable que los machos juveniles no compitan tanto por hembras como los adultos y por ello muchos están en perchas más bajas. El que la mayoría de adultos y juveniles se encontraran en troncos (hay que recordar que esta percha incluye tallos de plantas y arbustos) puede ser una explicación de una mejor posición para buscar alimento o cortejar a hembras (cuadro 3).

Andrews (1971) menciona que los machos se encuentran en perchas más altas que las hembras, pues pasan la mayoría del tiempo interactuando con otros machos, los juveniles están en perchas más bajas (lo que concuerda con los resultados) y las hembras ocupan el mayor tiempo forrajeando en perchas más cercanas al suelo. Esto no se pudo comprobar debido al pequeño número de hembras encontradas.

Es posible concluir que es difícil asegurar un tamaño poblacional fijo durante todo el año, pues muchos factores afectan la densidad de una población y la supervivencia de individuos, haciéndola fluctuar, así como la proporción de individuos. La altura de las perchas utilizadas se relacionan con la función que esté desempeñando la lagartija en ese momento y existe preferencia por alguna.

Bibliografía:

- Andrews, R.M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. Ecology 52: 262-270.
- Andrews, R.M. 1991. *Norops polylepsis*. En Historia Natural de Costa Rica. D.H. Janzen (Ed). Editorial Universidad de Costa Rica. San José. 413-415.
- Arnold, S.J. 1972. Species densities of predators and their prey. Am. Nat. 106: 220-237
- Duvall, D.L., J. Guilfith, Jr. y R.F. Jones. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. In C. Gans and F.H. Pough (Eds.). Biology of reptilia. Vol. 13. 201-231. Academic Press, London, UK.
- Fleming, T.H., y R.S. Hooker. 1975. *Anolis cupreus*: the response of a lizard to tropical seasonality. Ecology 56: 1243-1261.

- Foster, R.B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-211. In E. Leigh, Jr., A.S. Rand, and D.M. Windsor (Eds.) *The Ecology of a tropical rain forest: Seasonal changes and long term rhythms*. Washington, D.C. Smithsonian Institute Press.
- Guyer, C. 1986. Seasonal patterns of reproduction of *Norops humilis* (Sauria:Iguanidae) in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 34: 247-251.
- Guyer, C. 1988. Food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis*: demographic effects. *Ecology* 69: 350-361.
- Guyer, C. 1994. The reptile fauna, diversity and ecology. In McDade, L.A., S.B. Kamaljit, H.A. Hespenheide and G.S. Hartshorn (Eds). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. Chicago. 211-216.
- Kaufmann, J.H. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island, Panamá. *University of California Publications in Zoology* 60: 95-222.
- Lieberman, S. 1982. The ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. Dissertation. University of Southern California, Los Angeles, California, USA.
- Manly, B.F.J. 1984. Obtaining confidence limits on parameters of the Jolly-Seber model for capture recapture data. *Biometrics* 40: 749-758.
- Miller, R.S. 1967. Pattern and process in competition. *Adv. Ecol. Res.* 4: 1-74.
- Rose, B. 1982. Food intake and reproduction in *Anolis acutus*. *Copeia*: 322-330.
- Ruby, D.E. 1984. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 40: 272-280.
- Ruibal, R. y R. Philibosian. 1974. The population ecology of the lizard *Anolis acutus*. *Ecology* 55: 525-537.
- Schoener, T.W. y A. Schoener. 1978. Estimating and interpreting body size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia*: 390-405.
- Seber, G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. 2nd ed. Griffin, London.
- Vogel, P. 1984. Seasonal hatchling recruitment and juvenila growth of the lizard *Anolis lineatopus*. *Copeia*: 747-757.

Incidencia de ectoparásitos (Diptera: Streblidae) en algunas especies de murciélagos.

Gabriela Jones

Los streblidos y los nictერიბიიდოს son parásitos hematófagos obligados de murciélagos; los primeros son más comunes ya que están principalmente en filostómidos, grupo más diverso en el trópico, mientras que los segundos parecen estar más restringidos a la familia Vespertilionidae (Wenzel y Peterson, 1987). La mayoría de especies de streblidos, como sus hospederos, se encuentran en regiones tropicales y subtropicales de todos los continentes y en muchas islas de los océanos Pacífico e Índico. En el Nuevo Mundo se han identificado tres subfamilias, Nycterophiliinae (2 géneros, 6 spp.), Trichobiinae (19 géneros, 111 spp.) y Streblinae (4 géneros, 32 spp.). La mayoría de éstos son específicos para el hospedero (monoxenas) u ocurren en dos o más especies relacionadas (Wenzel y Peterson, 1987).

Los streblidos se alimentan dentro de su madre, por lo que nacen larvas de gran tamaño. Poco se conoce acerca del tiempo de desarrollo entre la fertilización y la deposición de la larva. Algunas especies tienen sitios comunales de deposición: la hembra deja el hospedero al depositar las larvas en depresiones planas ó en grietas amplias en las cuevas de los murciélagos, una vez desarrolladas buscan un hospedero, el cual raramente es abandonado; en él se alimentan y se desplazan rápidamente de un lado a otro, principalmente en la membrana de las alas (Wenzel y Peterson, 1987). Se ha reportado que estas moscas mueren si no se alimentan en un período de 24 horas (Marshall en Wenzel y Peterson, 1987).

La tasa de transmisión de parásitos por contacto físico entre hospederos, como ocurre con streblidos, es directamente proporcional a la frecuencia de encuentros entre individuos infectados y hospederos susceptibles (no infectados). Para especies que viven en poblaciones densas la transmisión neta de parásitos es mayor que en poblaciones dispersas (Begon *et al* 1990).

Estas moscas se encuentran a menudo en murciélagos que viven en cuevas, pero la mayoría de especies del Nuevo Mundo están en murciélagos que viven en bosques. La incidencia de streblidos es menor para murciélagos que perchan en grupos pequeños expuestos. De esta forma, los embalonuridos, en general, tienen pocos ó ningún streblido, y posiblemente los adquieren de otras especies que ocasionalmente perchan con ellos (Wenzel *et al* 1966). La densidad de poblaciones de ectoparásitos para murciélagos que viven en grupos relativamente grandes podrían ser altas, y bajas ó ausentes de parásitos para especies presentes en sitios nuevos o temporales (Wenzel *et al* 1966). El cambiar de percha se relaciona con una disminución en el grado de infestación, lo cual es ventajoso principalmente para las hembras lactantes y sus crías, ya que los juveniles por tener poco pelo son más vulnerables al ataque de los ectoparásitos (Watkins en Lewis 1995).

El grado de infestación, edad y estado de salud del hospedero hacen que los parásitos puedan convertirse en eventuales patógenos (agentes causantes de enfermedades) que incidan en la mortalidad y fecundidad de las poblaciones naturales (Begon *et al* 1990).

Esta investigación tiene como objetivos: 1) determinar cuales ectoparásitos están presentes en las especies de murciélagos capturados 2) comparar la incidencia de ectoparásitos en seis especies de murciélagos de tres géneros diferentes y 3) establecer si existe alguna relación entre la abundancia de parásitos y el sexo del hospedero.

Métodos

El estudio se realizó del 25 al 27 y 29 al 31 de enero y del 1 al 3 de febrero de 1997 en la Reserva Nacional de Vida Silvestre Golfito en las Quebradas La Gamba y Cañaza. Se colocaron redes de niebla de 9 y 12 m de largo a lo ancho del cauce de las quebradas, las cuales se abrieron entre las 18:00 y 19:00 horas manteniéndose abiertas por un periodo de 5 a 6 horas.

A cada murciélago capturado se le abrieron las alas revisándole éstas y los costados, así como soplando y escarbando el pelaje cuidadosamente. Se cuantificaron y colectaron algunos de los ectoparásitos, los cuales se identificaron a nivel de género de acuerdo a la clave de Wenzel y Tipton (1966), luego se utilizaron características específicas para separarlos en morfotipos (Apéndice 1). Cada murciélago se marcó con un collar, determinándose la especie y el sexo.

Se realizó un análisis de varianza anidado para determinar si existen diferencias en cuanto al número de ectoparásitos entre las seis especies de murciélagos así como entre hembras y machos de cada una de ellas.

Resultados

El 72.7% de los parásitos encontrados se presentan en una sola especie de murciélago, el 9.0% se encontró en dos especies y el 18.2% en más de dos especies. El streblido más común es *Trichobius spp.*, el cual está en las 3 especies del género *Carollia* en *Desmodus rotundus* y *Trachops cirrhosus*; seguido por *Strebla spp.* que está en *Tonatia brasiliensis*, *D. rotundus* y *Carollia castanea*; *Neotrichobius spp.* está en *Artibeus spp.* (Cuadro 1).

Cuadro 1: Streblidos identificados para cada especie de murciélago.

Parásito	<i>Tonatia brasiliensis</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Carollia brevicauda</i>	<i>Carollia castanea</i>	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Artibeus jamaicensis</i>	<i>Artibeus spp. *</i>	<i>Trachops cirrhosus</i>
<i>Strebla sp 1</i>	X							
<i>Strebla sp 2</i>		X						
<i>Strebla sp 3</i>				X				
<i>Trichobius sp1</i>		X	X	X	X			
<i>Trichobius sp 2</i>				X	X			X
<i>Trichobius sp 3</i>			X		X			
<i>Megistopoda sp 1</i>						X		
<i>Aspidoptera sp 1</i>						X		
<i>Neotrichobius sp 1</i>							X	
<i>Neotrichobius sp 2</i>							X	
<i>Speiseria sp 1</i>				X				

* *A. phaeotis* y *A. watsonii*

Cuadro 2: Incidencia de ectoparásitos en seis especies de murciélagos.

Especie de murciélago	Núm. de individuos con parásitos	Núm. de individuos sin parásitos
<i>Desmodus rotundus</i>	6	0
<i>Carollia perspicillata</i>	11	2
<i>C. brevicauda</i>	3	3
<i>C. castanea</i>	28	10
<i>Artibeus spp.*</i>	10	28
<i>A. jamaicensis</i>	3	2

* *A. phaeotis* y *A. watsonii*

Hay una diferencia significativa entre las seis especies de murciélagos y la incidencia de ectoparásitos ($\chi^2=30.71$, gl =5, $p=0.000$). No hay diferencias significativas en la incidencia de las moscas en las tres especies del género *Carollia* ($\chi^2=2.42$, gl=2, $p=0.298$), ni entre *Artibeus spp.* y *A. jamaicensis* ($\chi^2=2.17$, gl=2, $p=0.337$) (Cuadro 2).

Cuadro 3: Número de moscas por individuo (promedio y desviación estándar) para seis especies de murciélagos.

Especie	Promedio	Desv. estándar	Número de murciélagos
<i>D. rotundus</i>	14.7	1.48	6
<i>C. perspicillata</i>	2.83	0.77	13
<i>C. brevicauda</i>	0.88	1.17	6
<i>C. castanea</i>	1.59	0.44	39
<i>Artibeus spp.</i>	0.31	0.44	38
<i>A. jamaicensis</i>	1.00	1.24	5

Hay una diferencia significativa en la abundancia de las moscas y las especies de murciélagos ($F=17.95$, gl=5/95, $p=0.000$). *D. rotundus* tiene el mayor número de moscas por individuo, seguido por *C. perspicillata* y por *A. jamaicensis* (Cuadro 3).

Cuadro 4: Número de moscas por individuo (promedio y desviación estándar) para hembras y machos de seis especies de murciélagos.

Especie de murciélago	Hembras			Machos		
	Promedio	Desviación estándar	Número de murciélagos	Promedio	Desviación estándar	Número de murciélagos
<i>D. rotundus</i>	15.00	2.71	1	14.40	1.21	5
<i>C. perspicillata</i>	4.25	0.96	8	1.40	1.21	5
<i>C. brevicauda</i>	1.50	1.92	2	0.25	1.35	4
<i>C. castanea</i>	1.61	0.57	23	1.56	0.68	18
<i>Artibeus spp.</i>	0.40	0.61	20	0.22	0.64	18
<i>A. jamaicensis</i>	1.00	1.92	2	1.00	1.56	3

No hay diferencias significativas en la abundancia de ectoparásitos entre machos y hembras de cada especie de murciélago ($F=0.630$, $gl=6/95$, $p=0.706$), pero hay una tendencia en las hembras a tener más parásitos (Cuadro 4).

Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio (Cuadro 1) con respecto a los géneros de moscas son semejantes a los obtenidos por Wenzel *et al* (1966) para Panamá. Timm *et al* (1989) reportaron en la Finca La Selva, *Trichobius joblingi* para *Carollia brevicauda* y *C. perspicillata*, así como *Strebla wiedemanni* y *Trichobius parasiticus* para *Desmodus rotundus*; Wenzel *et al* reportan (1966) para *Tonatia brasiliensis* solamente a *Strebla tonatie* y para *Artibeus jamaicensis* (Tonn y Arnold, 1963) reportan *Aspidoptera phyllostomatis*; probablemente estas especies de moscas coincidan con los morfotipos que se encontraron.

Un alto porcentaje de los morfotipos encontrados están en un único hospedero, mientras que un menor porcentaje de moscas se encuentran en dos o más hospederos. El género *Trichobius* está ampliamente distribuido en varias especies de murciélagos a diferencia de otros que están más restringidos a ciertas especies (Wenzel *et al* 1966). La especificidad de los streblidos es bastante desarrollada principalmente a nivel de especie (Wenzel y Peterson, 1981; Kunz, 1988).

Algunas especies de streblidos pueden encontrarse en varios hospederos, esto se da principalmente cuando diferentes especies de murciélagos relacionados o no relacionados perchan en un mismo sitio; este es el caso para las especies del género *Carollia*, las cuales se observan perchando juntas por lo que comparten en algunos casos las mismas especies de streblidos. *C. perspicillata* está ampliamente distribuida y aunque *T.joblingi* es uno de sus parásitos característicos, es común encontrarle una gran variedad de moscas de especies compañeras de percha no necesariamente relacionadas (Wenzel *et al* 1966).

La proporción de individuos infectados es mayor para especies de murciélagos que perchan en agregaciones altas y medias; este es el caso para *D. rotundus* y *Carollia spp.*, respectivamente (Cuadro 2). *D. rotundus*, es una especie con un alto grado de interacción entre individuos y generalmente vive en grupos grandes (Nowak, 1994) es por esto que un grado alto de infección es frecuente. En Santa Rosa, se reporta que en época seca las densidades de ectoparásitos aumentan en las cuevas habitadas por *D. rotundus*, mientras en la época lluviosa disminuyen debido a la escorrentía en las mismas, lo cual ocasiona una mortalidad alta de moscas (Wilkinson en Fleming, 1988). *Carollia spp.* percha en grupos permanentes de tamaño medio (K. Stoner com.pers.) y es común observarla junto a otras especies (Flemming, 1988); la abundancia de parásitos es menor en comparación con *D. rotundus* pero depende de factores externos, como el grado de infección de especies compañeras, el tamaño de la colonia y el número de puparias en los sitios de percha. La incidencia de ectoparásitos para *Artibeus spp.* es baja, probablemente porque éstos forman grupos pequeños en tiendas no permanentes al igual que *A. jamaicensis* (Emmons, 1990) y se menciona que esto ofrece ventaja ya que ante un aumento en la infestación por moscas los individuos pueden optar por dejar la tienda (Timm y Lewis 1992).

Las diferencias observadas en el grado de ectoparasitismo entre las diferentes especies de murciélagos probablemente se deban a que generalmente las especies que no tienen sitios de percha bien establecidos ó temporales están menos infectados que los murciélagos de perchas establecidas (Wenzel y Peterson, 1987). Además se ha observado una correlación fuerte entre niveles altos de infestación por parásitos y la frecuencia de cambio de los sitios de percha. Y el dejar los sitios de percha antes de que los huevos y las pupas se desarrollen, podría ser un medio eficaz para interrumpir la reproducción de los ectoparásitos (Lewis, 1995).

A pesar de no haberse obtenido diferencias significativas en la incidencia de ectoparásitos entre machos y hembras, el promedio para todas las especies es mayor en hembras; es probable que si se aumenta la muestra pueda darse una diferencia significativa entre sexos. Entre las especies capturadas en este trabajo se tuvo una hembra de *Trachops cirrhosus* con una cantidad considerable de moscas, la cual parió dentro de la bolsa en que se encontraba; la cría luego de unas horas tenía en su cuerpo gran parte de las moscas de su madre (obs. per.) .Se conoce que los juveniles con poco pelo son particularmente vulnerables al parasitismo (Watkins en Lewis 1995) por lo que se podría suponer que las moscas tengan una preferencia por las hembras y en especial por las lactantes. Las hembras de algunas especies de murciélagos como *Tadarida brasiliensis* dejan sus crías en la percha cuando salen a alimentarse (Wilkinson, 1990) por lo que éstas estarían en contacto por más tiempo con ectoparásitos aumentando la probabilidad de infección; cuando la madre regresa a alimentarla podría contaminarse fácilmente. Según Flemming (1988) las hembras de *C. perspicillata* y *D. rotundus* probablemente cambian de percha para evitar la contaminación de sus crías en densidades altas de moscas.

Bibliografía

- Begon, M., J.L Harper y C.R Townsend. 1990. Ecology: Individuals, Populations and Communities. 2nd edición. Blackwell Scientific publications, Cambridge, Mass. E.U. pp:390-429.
- Emmons, L.H. 1990. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago Press. pp: 281.
- Flemming, T. H. 1988. The short- tailed fruit bat: A study in plant- animal interactions. University of Chicago Press. pp:365.
- Kunz, T.H. 1988. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. pp:533.
- Lewis, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: A review. J. of Mammal. 76(2):481-496.
- Nowak, R. M. 1994. Bats of the World. Johns Hopkins University Press. E. U. pp:287.
- Timm, R. M., D. E. Wilson, B. L. Clauson, R. K. La Val y C. H. Vaughan. 1989. Mammals of the La Selva-Braulio Carrillo Complex, Costa Rica. North American Fauna. Número 75.
- Timm, R. M. y S. E. Lewis. 1992. Tent construction and use by *Uroderma bilobatum* in Coconut Palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Num. 206: 251-260.
- Tonn, R.J. y K. Arnold. 1963. Ectoparásitos de aves y mamíferos de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 11(2):171-176.
- Wenzel, R. L. , V. J. Tipton y A. Kiewlicz. 1966. The streblid batflies of Panama (Diptera Calypterae : Streblidae). pp:405-676. En: R. L. Wenzel y V. J. Tipton, eds. Ectoparasites of Panama. Publs. Field Mus. Nat. His. 1010.
- Wenzel, R. L y B. V. Peterson. 1987. Streblidae. pp: 1293-1301. En: J.F. Mc Alpine, G. E. Shewell, J. R. Vockeroth, B. V. Peterson, H.J. Teskey y D. M. Wood, eds. Manual of Nearctic Diptera. Vol 2 Res. Bran., Agricut. Canada Monographs., Num. 28, Ottawa.
- Wilkinson, G. S. 1990. Food sharing in vampire bats. Sci. Amer. 262(2):64-70.

Apéndice

Morfotipo	Descripción del morfotipo
<i>Strebla sp1</i>	Cabeza alargada, tórax menos ancho que <i>Strebla sp 2</i>
<i>Strebla sp2</i>	Cabeza y tórax más ancho que <i>Strebla sp 1</i>
<i>Strebla sp3</i>	
<i>Trichobius sp1</i>	Dos manchas tenues en cabeza, pelos en borde interno del ala cerca de la unión con el tórax.
<i>Trichobius sp2</i>	Dos manchas café en la cabeza, sin pelos en borde interno del ala cerca de la unión con el tórax.
<i>Trichobius sp3</i>	Presencia de pelos largos en inicio del ala (vista lateral)
<i>Megistopoda spp.</i>	
<i>Aspidoptera spp.</i>	
<i>Neotrichobius sp1</i>	Par de espinas grandes a ambos lados en la cara interna de la profemora.
<i>Neotrichobius sp2</i>	Una espina grande a ambos lados en la cara interna de la profemora
<i>Speiseria spp.</i>	

Variación en la producción de néctar en *Heliconia danielsianna*

Jorge Iván Mena Alí

Las angiospermas parecen haber evolucionado y diversificado en gran medida por su relación con animales como agentes de transferencia de polen. Este sistema polinizador-planta está regido por una serie de complejas interacciones que permiten su validez. Un rasgo floral puede influir en el comportamiento de visitación del polinizador, así como en los mecanismos exactos de transferencia de polen entre flores (Waser, 1983). Por ejemplo, el tiempo de floración diario ha sido considerado como una adaptación para atraer polinizadores específicos (Waser, 1983). Los efectos de dichos rasgos se retroalimentan en el éxito reproductivo de la planta como receptora o donadora de polen. Esta retroalimentación puede ser compleja, pero puede simplificarse al considerar que últimamente influye en el valor adaptativo de la planta (Waser, 1983).

Los sistemas planta-polinizador ofrecen una rica diversidad de posibles interacciones y adaptaciones para su estudio (Rathcke, 1983). En los sistemas planta-colibrí, así como con otros animales, la cantidad (volumen producido) y calidad (estado de solución y contenido calórico) del néctar parecen ser rasgos importantes en el éxito de transferencia de polen y en la visita continua del colibrí (Waser, 1983).

Heliconia danielsianna es una planta de crecimiento musoide, de unos tres metros de altura, con inflorescencias pendientes, semiespirales, con brácteas rojas, lanudas; las flores son amarillas y curvas (Berry y Kress, 1991). Se cree que su polinizador es el colibrí ermitaño de pico curvo *Eutoxeres aquila* -debido a que flores curvas y ricas en néctar pueden reflejar especialización para ser polinizadas por esta especie de ermitaño (Stiles, 1975)-; sin embargo, otras especies de ermitaños, como *Thronetes ruckeri* o *Phaethornis superciliosus*, parecen actuar como agentes robadores de néctar, haciendo pequeños huecos en la corola de la flor y sustrayendo el néctar, sin sacar o depositar polen.

Los objetivos de este trabajo son determinar si existe variación natural en la producción de néctar en *H. danielsianna* entre plantas y entre días y si el daño por robadores influye en la producción de néctar en las plantas.

Métodos.

El estudio se llevó a cabo del 20 al 23 de enero (parte 1) y del 28 de enero al 4 de febrero (parte 2), en la Reserva de Vida Silvestre Golfito, en la Quebrada La Gamba. Se trabajó con siete plantas de *H. danielsianna*; a cada planta se arrancaron todas las flores presentes el primer día de cada periodo de estudio. En la primera parte del estudio, durante cuatro días, en horas de la mañana - aproximadamente a las 8 am - se colectaron todas las flores. Para medir el volumen y la concentración de azúcar del néctar se utilizó una micropipeta y un refractómetro de mano. Además se anotó si presentaban algún tipo de daño por parte de robadores. En la segunda parte del estudio se escogieron tres inflorescencias, las cuales cumplían con las siguientes características: de diferentes parches, que estuvieran bastante separados y con un número alto de flores por inflorescencia. El primer día se colectaron todas las flores y se cubrió cada inflorescencia con una bolsa de malín, con el fin de eliminar el efecto de extracción de néctar desde que la flor abre y así poder observar variación natural. Cada día se midió el volumen de néctar y su concentración de glucosa, de igual forma que en la primera parte.

Se realizó un análisis de varianza de las variables volumen y concentración de azúcar para determinar el efecto de daño en la producción de néctar, así como determinar si existen diferencias entre plantas y entre días en condiciones de ausencia de agentes extractores de néctar

Resultados

Las plantas dañadas producen menor cantidad de néctar que las sanas (fig. 1); además, éste es más diluido (fig. 2).

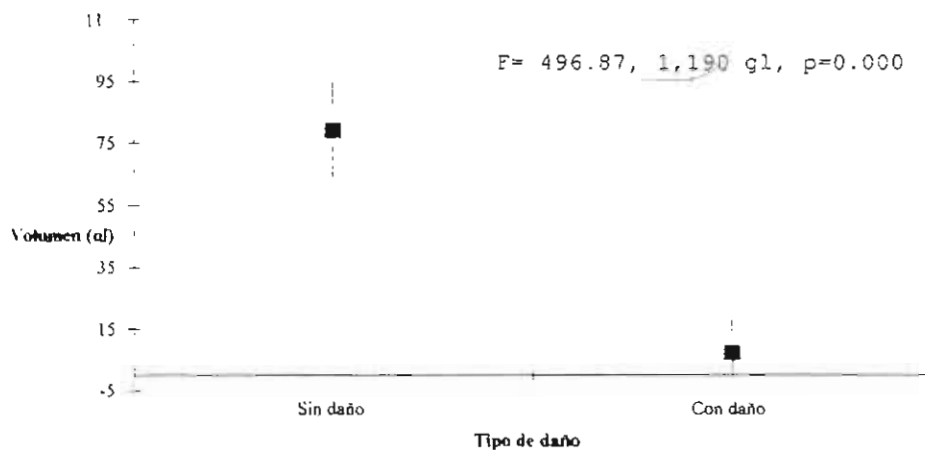


Fig. 1. Volumen de néctar de *H. danielsianna* según la presencia de daño. Golfito, 1997. (promedio ± desviación estándar).

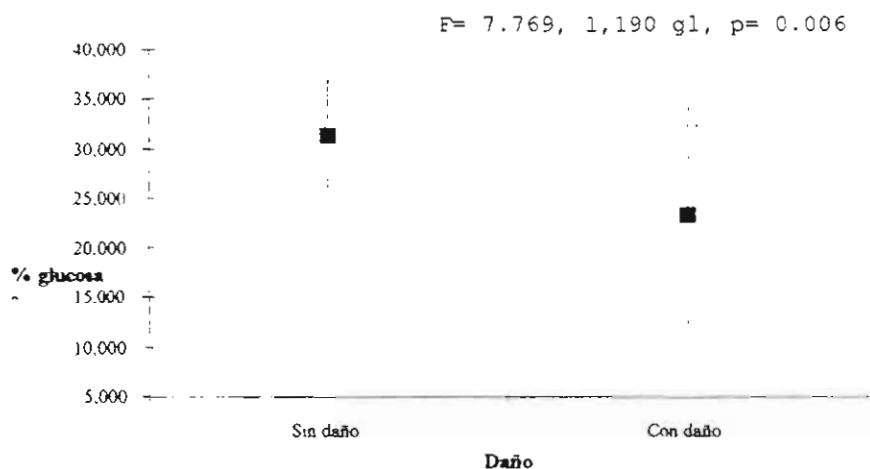


Fig. 2. Porcentaje de glucosa del néctar de *H. danielsianna* según la presencia de daño. Golfito, 1997. (promedio ± desviación estándar).

En condiciones de pristinidad floral (ausencia de daño), se obtiene variación en la cantidad (fig.3) y calidad (fig.4) del néctar producido entre plantas; dentro de cada planta, la cantidad de néctar varía ($F=15.659$, 2,59 gl, $p= 0.000$) pero la calidad se mantiene constante ($F=0.771$, 2,59 gl, $p=0.644$)

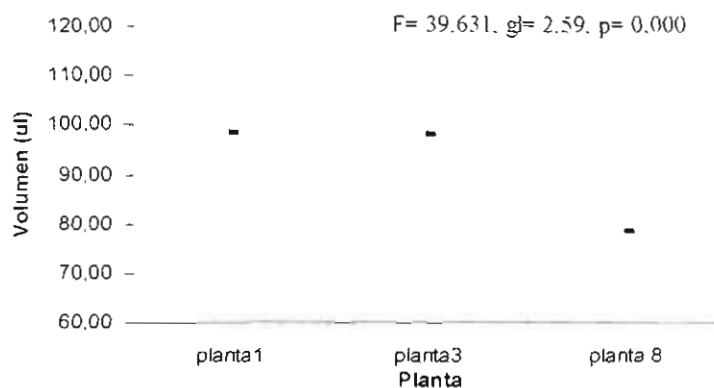


Fig.3. Volumen de néctar producido por 3 plantas de *H. danielsianna*. Golfito, 1997. (Promedio \pm desviación estándar).

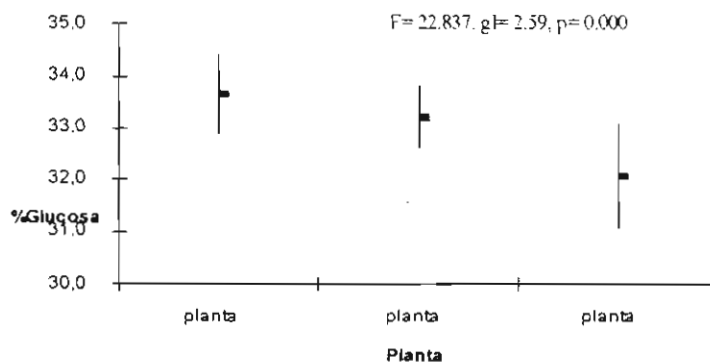


Fig.4. Porcentaje de glucosa del néctar en 3 plantas de *H. danielsianna*. Golfito, 1997. (promedio \pm desviación estándar).

Discusión

El patrón de producción de néctar en las distintas especies de *Heliconia* es similar: alta producción en horas tempranas de la mañana (alrededor de las 6 am) y un rápido descenso entre las 10 am y el mediodía (Stiles, 1975). Esto parece coincidir con el probable pico de actividad de *E. aquila* (5-6 am). La mañana es la mejor hora del día para exponer gran cantidad de néctar (Stiles, 1975). El hecho de que las flores de *Heliconia* sean de medio día de duración puede ser el resultado de la selección debida a animales robadores, para eliminar su daño (Stiles, 1978).

Diferencias genéticas y microambientales pueden ser las responsables de la variación del porcentaje de glucosa y del volumen de néctar producidos entre plantas. La constancia en el porcentaje de glucosa para cada planta a lo largo del tiempo, y la variación observada en el volumen de néctar sugieren una mayor influencia microambiental que genética. Esto se ve apoyado por el hecho de que el volumen varíe entre días (diferencia ambiental) pero la calidad de néctar no varíe (diferencias metabólicas). La producción de néctar está influenciada por factores microambientales como el régimen de luz, la humedad y la disponibilidad de nutrientes para la planta (Stiles, 1975); además está íntimamente relacionada con la fotosíntesis (Stiles, 1978). Los factores energéticos, más que la cantidad de néctar, son los que determinan cuáles flores serán visitadas por los colibríes (Stiles y Freeman, 1993), influyendo en el valor reproductivo de la planta.

La hipótesis original planteada era que el daño por robo es la causa de la variación en la producción de néctar. La secreción de néctar inicia usualmente antes de la visita de polinizadores, probablemente debido a que el néctar es secretado lentamente y los visitantes normalmente no colectan cantidades diminutas de néctar (Roubik, 1989). El daño por robadores puede ocurrir en un momento en que el volumen de néctar es muy bajo, debido a que la gran mayoría ya ha sido tomado por *E. aquila* y a que existe poca reposición de néctar por parte de la planta; de esta forma el robo de néctar no es causa de la variación en la producción de néctar hallada entre flores dañadas y no dañadas. Si no se diera reposición de néctar y que la variación observada se debe principalmente a la disminución de néctar debido a *E. aquila*; los robadores sólo explotan el poco néctar remanente en la flor. Si existe actividad de forrajeo considerable, el néctar presente en las flores se mantiene bajo unos pocos microlitros luego de que el primer visitante remueve el néctar acumulado (Roubik, 1989). La variación ocurriría más por reabsorción que por reposición. Algunas especies de plantas reabsorben el néctar en un rango muy corto de tiempo (tan solo un par de horas) (Roubik, 1989). Debido a que la producción de néctar depende de la actividad fotosintética, es probable que, conforme se acerca el medio día y disminuye la capacidad fotosintética, no se destine más azúcares producidos y, en consiguiente, el néctar se diluya. Los nectarios cambian activamente la composición química de la savia, alterando la concentración en el néctar (Roubik, 1989).

Bibliografía

- Berry, F y Kress, W.J. 1991. *Heliconia*. An Identification Guide. Smithsonian Institution Press. Washington-London. 334 p.
- Rathcke, B. 1983. Competition and Facilitation among Plants for Pollination. En: L. Real (Ed.), 1983. Pollination Biology. Academic Press. Nueva York. p 305-325.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. Nueva York. p 33-37.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, Flowering Phenology and Hummingbird Pollination of some Costa Rican *Heliconia* Species. Ecology 56: 285-301.
- 1978. Temporal Organization of Flowering among the Hummingbird Foodplants of a Tropical Wet Forest. Biotropica 10(3): 194-210.
- y Freeman, C.E. 1993. Patterns in Floral Nectar Characteristics of some Bird-Visited Plant Species from Costa Rica. Biotropica 25(2): 191-205.
- Waser, N.M. 1983. The Adaptive Nature of Floral Traits: Ideas and Evidence. En: L. Real (Ed.), 1983. Pollination Biology. Academic Press. p 241-285.

Análisis de la estructura de canto, tamaño de población y preferencia de percha en *Smilisca sordida* (Hylidae) en una Quebrada.

Maricelle Méndez Soto.

Smilisca sordida se reproduce en charcas asociadas a pequeños arroyos durante la época seca cuando el volumen de los mismos y la corriente son mínimos (Duellman, 1970). Después de pequeñas lluvias fuertes en esta estación es que se logra observar el mayor número de individuos, y la actividad reproductiva es máxima. Estas congregaciones reproductivas se observan desde Diciembre hasta Abril y los machos suelen perchar en diferentes sitios (Duellman, 1970)

Uno de los aspectos más importantes de los anfibios y especialmente del orden de los anuros es su capacidad de producir cantos (Chaves, 1995). Estos cantos tienen las funciones de atraer hembras, expresar estrés y territorialidad (Duellman y Trueb, 1986). En muchas especies la llamada consiste de una única nota, como en algunas especies de *Agalychnis* y *Phrynohyas* y algunas de *Hyla*, especialmente aquellas de reproducción en arroyos. Muchas otras especies tienen cantos que consisten de más de una nota (Duellmann, 1970).

La llamada de cortejo es el canto del macho emitido en el sitio de apareamiento en la época reproductiva (Vial, 1973). Una desventaja del canto es que vuelve vulnerable a su portador ante potenciales depredadores (Chaves, 1995), como por ejemplo el caso de *Physalaemus postulosus* y *Smilisca sila*, especies que se ven afectadas por la depredación por parte de algunos animales, como los murciélagos, que logran localizarlos por medio de sonidos emitidos como el canto (Tuttle y Ryan, 1981, 1982; da Silva Nunes, 1988; Jennions y Backwell, 1992). Muchos investigadores han demostrado que el uso de características de canto en taxonomía tiene grandes funciones (Duellman, 1970). El canto de los machos en condiciones de reproducción es el más frecuentemente escuchado y estudiado, además tiene significancia biológica como mecanismo de aislamiento (Duellmann, 1970). También se sabe que machos que cantan en agregaciones pueden presentar ventajas sobre otros que lo hacen solos, esto debido a que 1) las agregaciones se forman en torno a un recurso necesario para las hembras en reproducción (Alexander, 1975; en Ryan et. al, 1981), 2) coros grandes logran atraer hembras desde áreas alejadas (Wells, 1977; en Ryan et. al, 1981), 3) las hembras podrían preferir coros grandes porque ellos proveen rangos máximos de canto (Emlen y Oring, 1977).

Una población biológica es un grupo de individuos de la misma especie viviendo en la misma área. Potencialmente todos los miembros adultos de la misma son capaces de entrecruzarse y cada una de las poblaciones representa un único acervo genético y unidad de evolución, así mismo una población local es aquella unidad especial de interés biológico, y que responde a condiciones locales tales como crecimiento, decrecimiento y hasta evolución (Zug, 1993). La población también tiene características, mismas que si bien se expresan como funciones estadísticas, son la posesión única del grupo y no pertenecen a los individuos que la forman. Algunas de estas propiedades son: densidad, tamaño de población, natalidad, distribución de edades, potencial biótico, dispersión y forma de crecimiento (Odum, 1986).

Con este trabajo se pretende describir la estructura de canto de los coros de *S. sordida*, comparar el tamaño de la población en dos lugares dentro de una misma quebrada y a la vez analizar la preferencia de percha, tanto por tipo de sustrato escogido, como por sitio de muestreo.

Métodos

El estudio se realizó durante los días 21 al 23 y 27 al 31 de enero, y del 1 al 3 de febrero en la Quebrada Cañaza, Refugio de Vida Silvestre, Golfito. Se marcaron dos transectos de 150 m cada uno:

uno relativamente limpio (arriba) y otro después de la caída de aguas negras de Barrio Ureña (abajo), ambos transectos separados por unos 800 m (fig.1). Cada día se marcaron (por corta de dedos) los individuos de *S. sordida* que se encontraron en los transectos, al ser recorridos una vez, iniciando a las 1900-1930 h., por espacio de cerca de 3 horas. A cada animal se le tomó: longitud hocico-ano con una regla metálica al milímetro más cercano, y se anotó la percha en que se encontraba el individuo al momento de la captura o recaptura. Para el transecto de arriba se realizaron muestreos durante 6 días, mientras que para el de abajo solo se muestreó 3 días.

Del 31 de enero al 3 de febrero, al finalizar el recorrido de captura-recaptura (entre las 2200 y las 2230 horas), se grabaron durante 15 minutos los coros de *S. sordida* que se lograban escuchar a lo largo del transecto (los cuales eran localizados tratando de que las grabaciones se realizaran, ya fuera en medio del coro o bien lo más cerca posible de los mismos), se utilizó para tal efecto un micrófono con amplificador y una grabadora periódica. El análisis de los mismos se llevó a cabo utilizando el programa de computación Avisoft, bajo parámetros establecidos y de uso común, como son la frecuencia alta y baja, y la duración en tiempo de los mismos, parámetros que fueron observados y analizados en sonogramas.

El tamaño de la población para cada transecto fue estimado mediante la prueba de Schnabel y se compararon las recapturas obtenidas para cada transecto con una U de Mann-Whitney. Se aplicó una t-student a la longitud hocico-ano, según el transecto y un Chi-cuadrado para analizar la preferencia de percha por sitio.

Resultados

Para el análisis de los coros se realizaron observaciones de los promedios de las frecuencias, tanto baja (Prom.= 1.56 KHz, d.s.= 0.98), como alta (3.14 KHz, 0.14), y del tiempo total de duración de los mismos (2.034 seg., 1.68) (fig. 2). Solamente se lograron analizar 25 de los 37 cantos de coros grabados, esto debido a la gran cantidad de interferencia presente, la que afecta el análisis de los mismos (fig. 3).

Según el método de Schnabel el tamaño de población para el transecto de "arriba" es de 126.67 individuos (74.75-227.34, límite de confianza 95 %), mientras que para el transecto de "abajo" el tamaño de población es de 90.78 individuos (62.83-162.83). Ambos transectos se compararon por número de recapturas obtenidas, sin observarse diferencias significativas (Mann-Whitney $U_{min} = 1.00$, $n = 7$, $P = 0.095$) entre ambos. Para los dos transectos la observación de hembras fue muy baja y no se observaron juveniles (143 machos, 4 hembras).

Se observó que para 174 individuos capturados (marcados y recapturados) los sustratos principales fueron: piedras, arena, vegetación y barro (Fig. 4), para ambos transectos se notó cierta variación en los sustratos: para el de abajo se observaron, en mayor cantidad, piedras más grandes sobre el arroyo que en el transecto de arriba, donde la vegetación si era más abundante que en el otro. No se encontraron diferencias significativas ($X^2 = 5.43$, g.l. = 141, $P = 0.14$), en cuanto a preferencia de percha por sitio. La longitud hocico-ano fue la misma en ambos sitios, (abajo: Prom.= 42.33, d.s.= 3.18; arriba: 41.26, 2.61; $t_{cal.} = 0.028$, $P = 0.98$).

Discusión

En especies como *Smilisca sordida* se logran distinguir solamente dos armonías diferentes (dos bandas de frecuencia en rangos distintos) enfatizadas con la misma intensidad, en éstos casos la frecuencia dominante no se logra determinar y las dos armonías presentes son llamadas "frecuencias mayores" (Duellman, 1970). Estas últimas son las que se reportan como alta y baja para al presente análisis, y son estudiadas en su mayoría para cantos de coros; de los que se conoce presentan una

vaga organización y no se ha determinado si es el mismo individuo quien inicia el coro cada vez (Duellman, 1970).

Los sonidos ambientales (entre los que se incluyen cantos de otras especies, como *Bufo melanochloris* (?), ladridos, ruidos de motor de carros, y hasta, en algunas ocasiones la voz de las personas) son factores que logran estimular el canto de los coros de *S. sordida*.

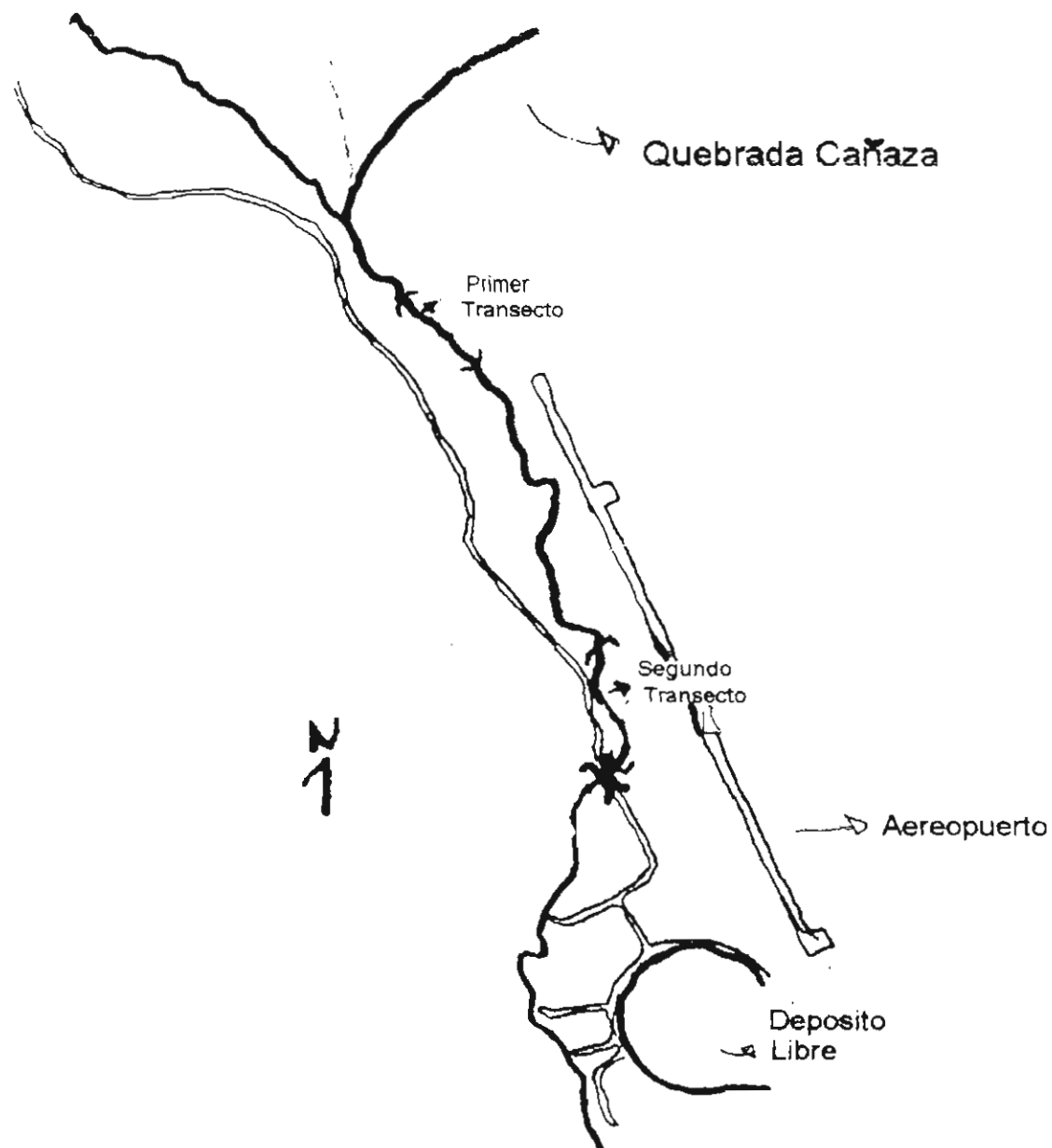


Fig. 1. Ubicación de los transectos, utilizados para el muestreo de *Smilisca sordida*, sobre la Quebrada Cañaza. 1997. Tomado de mapa del Refugio de Vida Silvestre Golfito, 1:10000.

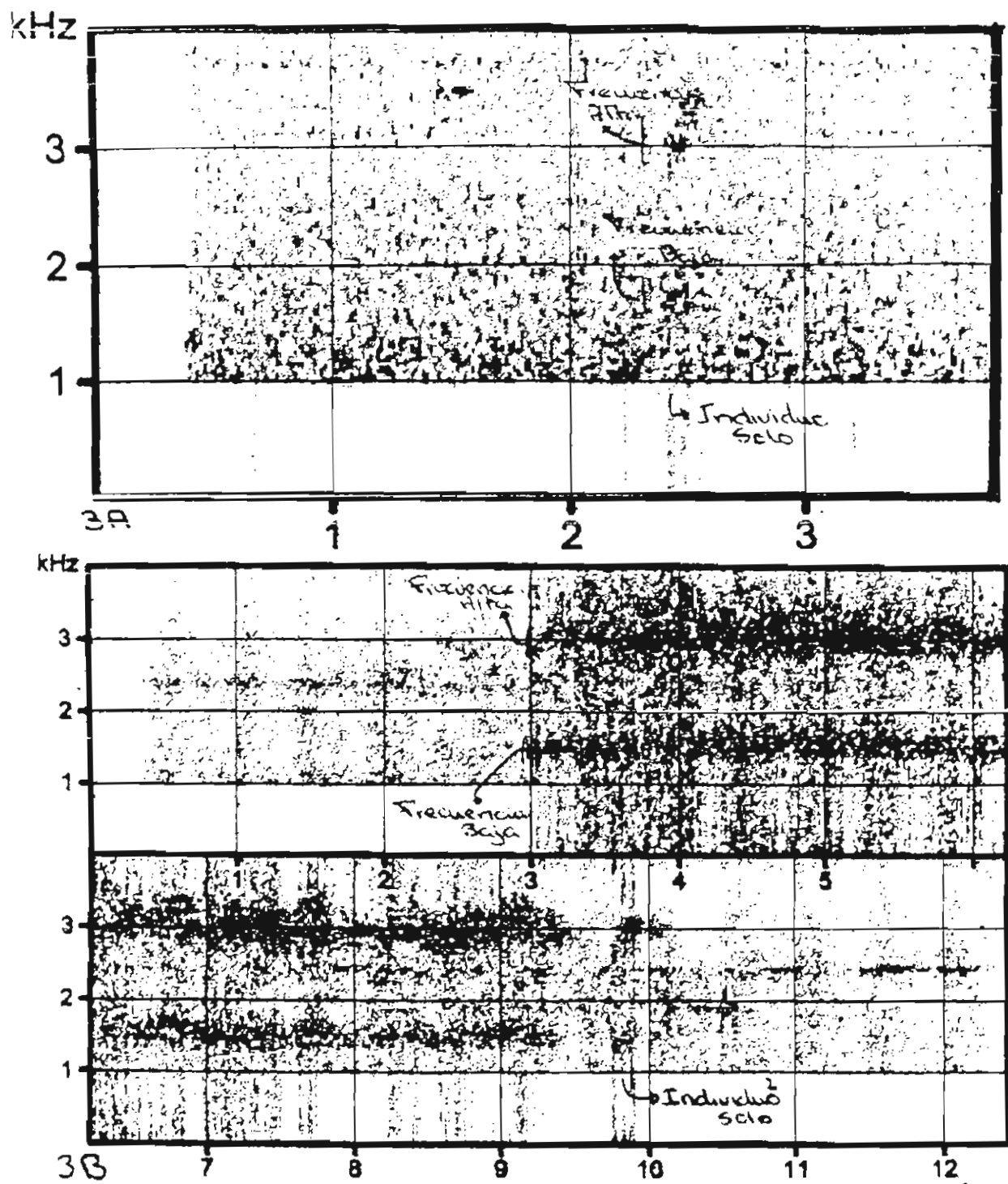


Fig 2. Sonogramas para el canto de *Smilisca sordida*. A. Individuo solo. B. Coro completo.

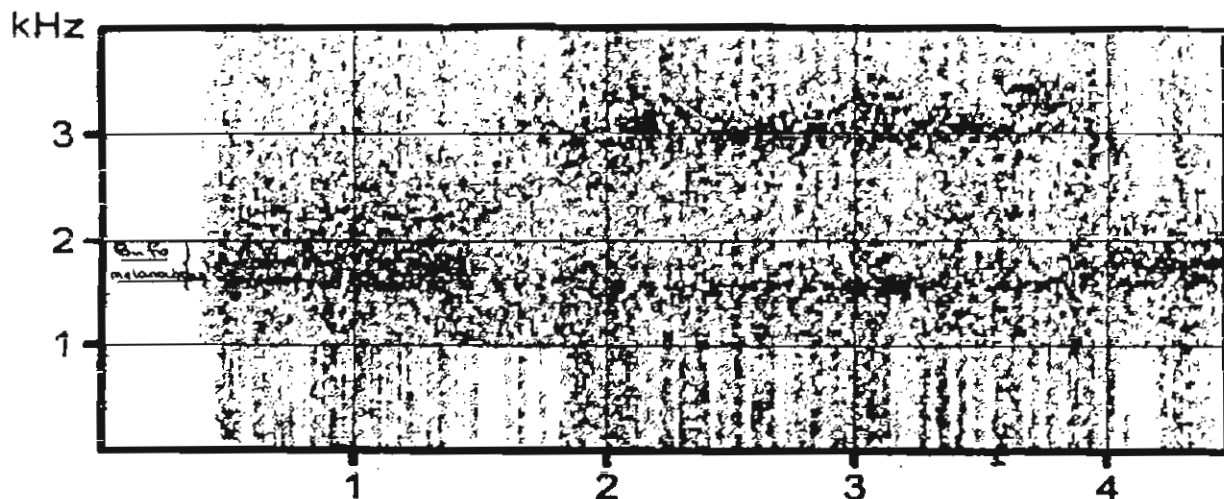


Fig. 3. Sonograma del canto de un coro de *Smilisca sordida* con interferencia del ambiente, sobre todo de *Bufo melanochloris*(?).

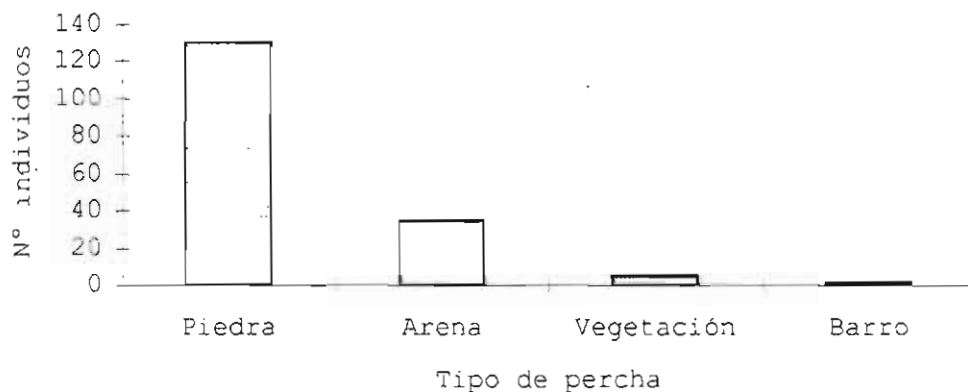


Fig. 4. Número de individuos de *S. sordida* según el tipo de percha utilizada.

Bufo melanochloris (?) es un factor de interferencia en el espectro de *S. sordida*, además de ser también un factor estimulante para el canto. Algunos autores, como Shiøtz (1973), consideran este tipo de interferencia como importante en cuanto al reconocimiento de individuos de la misma especie dentro de coros generalizados, pues podría darse el caso de hibridaciones entre especies muy parecidas y que utilicen el mismo sitio de apareamiento. Situación que generaría una tendencia, entre individuos de la misma especie, hacia la mayor diferenciación, con respecto a especies similares, en lo referente al espectro acústico de frecuencia utilizada (Shiøtz, 1973).

El ruido del agua fue una de las principales causas que impidieron el análisis de algunas de las grabaciones, y es que para especies como *Smilisca sila*, por ejemplo, el espectro de frecuencia del ruido del agua cubrió el rango completo de frecuencia de su canto, en el estudio realizado por Tuttle y Ryan (1982), lo que se podría decir sucede también para el espectro de frecuencia utilizado por *S. sordida*.

La estimación de la población para ambos transectos fue, básicamente, de machos activamente reproductivos, pues los transectos se ubicaron a lo largo de los sitios de cortejo, situación que provocó que no se tomarán en cuenta juveniles y que se observaran muy pocas hembras. Muchos estudios que involucran especies que se agrupan para aparearse, incluyen datos únicamente de los individuos reproductivos, estos datos son utilizados en la determinación del tamaño de las congregaciones, lo que no permite una idea real del tamaño de la población de la especie en todo su hábitat (Duellman y Trueb, 1986).

Los resultados muestran cierta variación, el número de individuos de la población del transecto de arriba es mayor que para la población del transecto de abajo, lo que hace pensar que podrían existir variaciones de tipo ambiental, en cuanto al tipo de sustrato y la contaminación existente, o bien que para el sitio de arriba se presente menos competencia por hembras y sustrato, que para el de abajo.

Se hubiera esperado que la población para el transecto de abajo fuese mayor que para el transecto de arriba, no sólo por que fue más fácil la observación de más individuos en ese sitio, sino por que dicho transecto era más contaminado que el otro, ya que ésta especie se adapta mejor a ambientes contaminados, que a aquellos que no los son (Chaves, com. pers.).

La comparación de las recapturas para cada transecto no presentó diferencias significativas, lo que sugiere que la variación encontrada para la estimación del tamaño de las poblaciones no es importante y que por esto, se estaría analizando una sola población y no dos. Sin embargo la población para cada transecto, se estudió como población local, o sea, semi-aisladas de otras poblaciones similares por grandes o pequeñas discontinuidades del hábitat, aunque pocas son totalmente aisladas (o cerradas) y la gran mayoría reciben inmigrantes ocasionalmente de poblaciones cercanas o lejanas y comúnmente pierden miembros via emigración (Zug, 1993).

En cuanto a la preferencia de percha se conocen algunos factores importantes que pueden afectar la escogencia de las mismas, por ejemplo, el tamaño y el peso de los individuos de la especie, (Duellman, 1967), también la altura, como en *Hyalinobatrachium fleischmanni* que logran atraer más hembras cuando cantan desde sitios elevados que cuando lo hacen desde sitios bajos (Greer y Wellis, 1981), o bien perchas con características particulares, como por ejemplo en los machos de *Hyla versicolor*, que cuando cantan desde perchas con cierta vegetación pequeña rodeándolas, son más exitosos, además de que éste tipo de perchas resultaron ser, para ésta especie, de mayor efectividad en la transmisión del sonido; el éxito reproductivo no ha sido relacionado con otra cosa que no sea el sitio de canto (Arak, 1983).

Según Duellman (1970) los machos de *S. sordida* suelen cantar desde rocas o bancos de grava, y algunos perchan sobre vegetación pequeña aledaña a los arroyos, lo que concuerda con los datos obtenidos para el presente trabajo (fig. 1). Las piedras parecen ser el mejor sitio de canto para *Smilisca sordida* en ambos transectos, quizás la transmisión del sonido sea mejor desde las piedras que desde otros sustratos utilizados para perchar, lo que estaría generando una mayor atracción de hembras, en este sentido el transecto de abajo presentaba una cantidad mayor de piedras que sobresalían de la superficie del agua, y fue en éstas donde se capturaron la mayor parte de los individuos y fue en éste donde se observaron los dos únicos amplexos del estudio y la mayor cantidad de hembras (3).

La longitud hocico-año no presentó variación significativa entre los transectos, lo que es de esperarse, pues no sería extraño que exista intercambio genético entre los individuos de los transectos analizados, para los que, como se vió anteriormente, podría hablarse de una sola población, con diferentes sitios para aparearse y así evitar un poco la competencia. Este tipo de variación es factible encontrarla en poblaciones para las que el intercambio de genes sea geográficamente imposible, o bien que por alguna otra circunstancia éste no se presente; por ejemplo, la población estudiada en Cachi, Cartago y la que se estudió en este trabajo, para las que aparentemente podría existir esta diferencia de forma (Chaves, com. pers.).

Bibliografía

- Arak, A. 1983. Male-male competition choice in anuran amphibians. pp. 181-211 en P. Bateson (Ed.) 1983. *Mate Choice*. Cambridge University Press. Cambridge, England.
- Chaves, G. A. 1995. Patrones de Canto y Distribución de *Smilisca sordida* (Anura, Hylidae). En. Bolaños, F. y Briceño, D. (Ed.). *Curso: Biología de Campo*. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica. 138 -142 pp.
- da Silva Nunes, V. 1988. Vocalizations of treefrogs (*Smilisca sila*) in response to bat predation. *Herpetologica* 44: 8-10.
- Duellman, W. E. 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica* 23: 169-183.
- Duellman, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America. Vol. I y II . Museum of natural History, University of Kansas, U.S.A. 753 pp.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, U.S.A. 670 pp.
- Jennions, M. D. y Backwell, P. R. Y. 1992. Chorus size influences on the anti-predator response of a Neotropical frog. *Anim. Behav.* 44: 990-992.
- Emlen, S. T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science* 197: 215-223.
- Odum, E. P. 1986. *Fundamentos de Ecología*. Nueva Editorial Interamericana, D. F., México, México. 422 pp.
- Ryan, M. J.; Tuttle, M. D., y L. K. Taft. 1981. The Cost and Benefits of Frog Chorus Behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8 : 273-278.
- Ryan, M. J. y Tuttle, M. D. 1981. Bat predation and the Evolution of Frog Vocalization in the Neotropics. *Science* 214: 677-678.
- Schiøtz, A. 1973. Evolution of Anuran Mating Calls Ecological Aspects. En J. L. Vial. 1973. *Evolutionary biology of the anurans*. University of Missouri Press. U.S.A. pp. 311-319
- Tuttle, M. D. y M. J. Ryan. 1982. The Role of Synchronized Calling, Ambient Light, and Ambient Noise, in Anti-Bat-Predator Behavior of a Treefrog. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11 : 125-131.
- Wells, K. D. y Greer, B. J. 1981. Vocal Responses to Conespecific Calls in a Neotropical Hylid Frog, *Hyla ebraccata*. *Copeia* 3: 615-624.
- Zug, G. R. 1993. *Herpetology : and introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, Inc. London, England. 527 pp.

Interacción entre hormigas y membrácidos en las plantas de *Vismia* sp. (Hypericaceae).

Natalia Ramírez Albán

Las hormigas son los insectos sociales que por poseer el mayor número de especies ocupan una mayor diversidad de nichos (Holldöbler y Wilson, 1990); y establecen diversas relaciones (depredación, mutualismo, competencia) con otros organismos. La gran mayoría de estas relaciones se deben a la obtención de alimento, ya que los hábitos alimenticios en las hormigas son muy variados, al igual, que las adaptaciones morfológicas que presentan para poder asimilar los nutrientes necesarios (Caetano, 1984 en Castaño, 1996).

Varios grupos de hormigas basan o complementan su dieta con las secreciones azucaradas de insectos del Orden Homoptera, estableciéndose así, relaciones mutualistas entre ambos grupos (Castaño, 1996). Una gran mayoría de miembros de las subfamilias de hormigas Myrmicinae, Dolichoderinae y Formicinae atienden homópteros de las familias Coccoidea, Membracidae, Aetalionidae, Acadellidae y Psylloidea (Holldöbler y Wilson, 1990). Según Holldöbler y Wilson (1990), los homópteros se incluyen en la categoría de trofobiontes debido a que no son dependientes de los insectos sociales por alimento, pero les suministran a éstos gotas de azúcar a cambio de protección contra parásitos y depredadores.

Estos homópteros se consideran verdaderos fitófagos, debido a que se alimentan exclusivamente del floema de las partes aéreas de las plantas (Strong *et al.*, 1984 en Castaño, 1996). Las gotas azucaradas son una excreción de excesos alimenticios derivadas del proceso digestivo, que contienen además de azúcares una mezcla de nutrientes tales como aminoácidos, proteínas, minerales y vitaminas (Castaño, 1996). Las mezclas de azúcares y otros componentes resultantes de las excreciones alimenticias, son específicas de cada especie de homóptero (Buckley, 1987).

Las interacciones entre hormigas-homópteros y plantas implican ciertos costos y beneficios. Para la hormiga un beneficio es complementar su dieta con gotas de azúcar, invirtiendo menor tiempo en la búsqueda de alimento, ya que lo obtiene, al estimular la secreción de los homópteros (Castaño, 1996). El costo que presenta al atender al homóptero es el tiempo y energía requerido para protegerlos de los enemigos y para coleccionar las gotas, ya que realizan a la vez un servicio de limpieza para evitar el ataque de hongos a los homópteros (Fokkema *et al.*, 1983; Haines, 1978; Majer, 1982 en Buckley, 1987). Las hormigas también toman el papel de "cuido parental", protegiendo ninfas y huevos, permitiendo que la hembra produzca otra prole (Buckley, 1987).

Con respecto a la planta hospedera, primero, la incidencia de este grupo de fitófagos aumenta la pérdida de nutrientes e indirectamente pueden transmitir patógenos como bacterias, hongos y virus (Castaño, 1996). Se ha sugerido que la gota de azúcar que cae al suelo, estimula la mineralización de nitrógeno por bacterias, favoreciendo a la planta, pero esto no se ha comprobado (Brown, 1985; Choudhury, 1985; Lam, 1985 en Buckley, 1987). La planta se favorece cuando las hormigas que defienden a los homópteros eliminan la presencia de otros fitófagos de la planta (Buckley, 1987). Pero, puede causar un impacto negativo a los homópteros, favoreciendo un aumento en su densidad y limitando el recurso alimenticio (Holldöbler y Wilson, 1990). Los beneficios que obtiene el homóptero de la planta son: un hábitat y tener una fuente constante de alimento; en muy pocos casos incorporan compuestos secundarios para utilizarlas como defensa (Holldöbler y Wilson, 1990).

Existen varias hipótesis con respecto a si los homópteros escogen a las plantas, o a las hormigas o si sucede lo opuesto, que las hormigas seleccionen a los homópteros, o que la relación podría ser casual. Buckley (1987) comenta que los homópteros emplean un rango visual, táctil y de percepción de sustancias químicas en la selección de sus plantas hospederas, y en sus sitios de alimentación dentro de la planta. Pero, existe la posibilidad de que la selección por los homópteros de sus plantas hospederas no esté

relacionada al genotipo de la planta sino que dependa de la presencia de hormigas y esto podría depender de la proximidad a sus nidos. Sin embargo, también es posible que las hormigas construyan sus nidos cerca de sus fuentes alimenticias de homópteros (Buckley, 1987).

El objetivo de este estudio es conocer los géneros de hormigas que atienden a los membrácidos, en la planta del género *Vismia sp.*, en una zona de bosque húmedo de Golfito. Además, analizar el tipo de asociación entre los diferentes géneros de hormigas y homópteros.

Métodos

El estudio se realizó durante los días 21-23, 27-31 de enero y 1-4 de febrero de 1997, en el camino que colinda con el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (desde la entrada de la Quebrada Cañaza hacia el poblado La Gamba). Las plantas de *Vismia sp.*, se encuentran en zonas abiertas o de vegetación alterada.

Se revisaron todas las plantas de *Vismia sp.* a lo largo del camino, no mayores de 2.50 mts. de altura. De las 256 plantas revisadas, se marcaron 38 plantas con membrácidos, las cuales fueron observadas todos los días durante el muestreo. Se contaron los homópteros por parches (es decir un grupo de individuos o un sólo individuo en lugares separados de la planta) en cada planta, clasificándolos en adultos y ninfas según su estadio. Al mismo tiempo se describió la localización de los parches en cada planta y el número de hormigas por parche en el momento de la observación (para facilitar este proceso se utilizó una lupa). Se colectaron tanto homópteros como hormigas para identificar sus géneros.

Se realizó el conteo de gotas azucaradas por minuto producidas por membrácido, los cuales fueron escogidos al azar, con el fin de conocer, de manera rápida la cantidad de recurso que ofrece según su estadio. Además, se observó el comportamiento de los homópteros cuando ofrece el recurso (gotas) con la ausencia o presencia del estímulo de la hormigas.

Se realizaron experimentos, con relación al comportamiento de defensa de la hormiga o de ofrecimiento de recurso del homóptero, ante situaciones como: -traslado de hormigas a otra planta con hormigas del mismo género, -traslado de hormigas a otra planta con hormigas de distinto género, -retiro de hormigas de un parche, dejando solo los homópteros, -colocación de hormigas en parches de homópteros en plantas que se encontraban sin hormigas, -traslado de ninfas de los membrácidos a parches en otras plantas.

Resultados

Se encontraron 3 géneros de hormigas, 6 géneros de membrácidos y un género de ninfa no identificada (N.N.I.), en las 38 plantas de *Vismia sp.* observadas (Cuadro 1). En 3 plantas se presentó un parche con distintos membrácidos es decir, parches mixtos; pero con respecto a las hormigas no se encontraron plantas con hormigas de distinto género juntas atendiendo homópteros, cada planta con parches de membrácidos tenía sólo un género de hormigas presente.

Los géneros de hormigas se encontraron atendiendo a distintos géneros de membrácidos. En el caso de los membrácidos *Enchenopa*, fueron atendidos sólo por las hormigas *Camponotus*, mientras los del género *Harmonides* los atendió únicamente las hormigas *Crematogaster*, y, los géneros *Enchophyllum* y *Horiola* por *Dolichoderus*. En los casos como el de *Bolbonota* y N.N.I, se encontraron parches atendidos por *Crematogaster* y otros por *Dolichoderus*, y los géneros *Guayaquila* fueron atendidos por hormigas *Dolichoderus* y *Camponotus*. La asociación que existe entre géneros de homópteros con los géneros de hormigas es significativa con respecto al número de parches de los géneros de membrácidos atendidos por cada género de hormigas ($G=187.505$, 12 g.l., $P(0.005)$), al igual que con el

número de plantas ($G=45.464$, 12 g.l., $P<0.005$; Cuadro 1). En general, se da una tendencia a encontrar un género de hormiga asociado a un género de homóptero.

Cuadro 1. Géneros de membrácidos y la cantidad de parches en el número de plantas que fueron atendidos por alguno de los tres géneros de hormigas, en 38 plantas de *Vismia sp.*

MEMBRACIDOS	HORMIGAS			
	<i>Camponotus</i>	<i>Crematogaster</i>	<i>Dolichoderus</i>	Sin hormigas
<i>Bolbonota</i>	-	4 (3)	4 (3)	-
<i>Enchenopa</i>	3 (1)	-	-	-
<i>Enchophylus</i>	-	-	2 (2)	-
<i>Guayaquila</i>	11 (2)	-	6 (3)	4 (3)
<i>Harmonides</i>	-	38 (8)	-	-
<i>Horiola</i>	-	-	31 (9)	-
N.N.I.*	-	28 (7)	5 (5)	-

* N.N.I.: ninfa no identificada de una sola especie de membrácido.
() número total de plantas que contienen los parches.

Un 52% del total de los parches de membrácidos (en 18 plantas) eran atendidos por hormigas del género *Crematogaster*, un 35% por *Dolichoderus* (en 22 plantas), un 10% por *Camponotus* (3 plantas) y un 3% de los parches de homópteros (3 plantas) no fueron atendidos por hormigas. En uno de estos últimos parches se encontró una avispa (*Vespidae: Polistinae*) atendiendo durante 3 días un parche de ninfas de *Guayaquila*.

Existen géneros de membrácidos con una mayor proporción de ninfas que de adultos y otros en los cuales sucede lo contrario ($G=5594.232$, 6 g.l., $P<0.005$; cuadro 2). La mayoría de los parches de homópteros estaban conformados por ninfas excepto en los géneros *Enchenopa* y *Enchophylus* que solo eran adultos. Y mediante el conteo de gotas azucaradas de individuos juveniles y adultos de los diferentes membrácidos, se puede de manera rápida conocer la cantidad de recurso que le brindan a las hormigas.

Cuadro 2. Cantidad de adultos y ninfas de membrácidos, según el total de individuos de cada género, y promedio de producción de gotas por minuto según estadio.

MEMBRACIDOS	Ninfas	Gotas/ min	Adultos	Gotas/ min	N
<i>Bolbonota</i>	46	0.5	7	-	53
<i>Enchenopa</i>	0	-	3	-	3
<i>Enchophylus</i>	0	-	3	-	3
<i>Guayaquila</i>	240	1	30	-	270
<i>Harmonides</i>	323	1	71	0.35	394
<i>Horiola</i>	84	3	54	1	138
N.N.I.*	107	1	0	-	107

N=total de individuos.

Las hormigas *Crematogaster* son las más abundantes (538 individuos), se encontraron en gran cantidad en los parches de *Harmonides* que poseen en su mayoría ninfas y además son los más abundantes de los membrácidos (394 individuos), éstas hormigas también atienden a los parches de las N.N.I., y a unos pocos parches de *Bolbonota* los cuales los componen también en su mayoría ninfas, al igual que los parches de *Guayaquila* y *Horiola* que son atendidos por *Dolichoderus*. Con los adultos fue difícil el conteo de gotas debido a que saltaban o volaban cuando se iba a realizar el conteo.

Todos los parches se localizaron en las partes terminales de las ramas o cerca de estas en el espacio interpeciolar. En dos plantas se encontraron parches de membrácidos y parches de otros homópteros (F. Coccidae o Pseudococcidae) los cuales se localizaron en las venas de las hojas.

Una característica de esta relación hormiga-homóptero que se observó en todos los casos cuando las distintas hormigas atendían a los diferentes géneros es, que la hormiga se encuentra palpando con las antenas toda la parte dorsal del homóptero casi continuamente, cuando el homóptero expulsa la gota por el ano la hormiga la toma. Después de succionar las gotas de miel, algunas hormigas (*Crematogaster* y *Dolichoderus*) se limpiaban sus mandíbulas con las patas delanteras. El homóptero permanece estable en un solo lugar y levanta el abdomen cuando expulsa la gota. En el caso de *Horiola*, tanto las ninfas como los adultos levantan las patas traseras, puede ser una forma de expulsar la gota y de llamar la atención de las hormigas, ya que cuando éstas llegan y palpan con sus antenas al homóptero, éste baja sus patas traseras (Fig. 1).

Se observó que la expulsión de gotas está relacionada con la presencia de hormigas que se encuentran palpando con las antenas a los homópteros. Algunas veces se encontró a la hormiga palpando a homópteros de un parche por cierto tiempo (aproximadamente 20 min.) y no hubo gotas de azúcar. La mayoría de veces el homóptero producía muchas gotas de forma continua durante varios minutos cuando la hormiga u hormigas lo palpaban.

En un parche de *Horiola* que se encontraba sin hormigas en toda la planta se realizó también el conteo de gotas y no hubo gotas durante 30 minutos de observación pero uno de los individuos lanzó la excreción a manera de chorro cayendo al suelo. Ninfas de este parche tenían adheridas al cuerpo gotas, y es muy posible de que fueran de ellos mismos o de otros. En la mayoría de parches de ninfas que eran atendidas, cuando expulsaban la gota pero no completamente, levantaban un poco el abdomen y si la(s) hormiga(s) no las atendían, succionaban la gota, inmediatamente después expulsaban nuevamente la gota así varias veces hasta que la atiendan.

Se contaron 5 masas de huevos, los cuales 3 tenían al adulto, dos eran de *Guayaquila* y una de *Enchophylum*, de estos parches dos se encontraban con hormigas (uno de *Guayaquila* y otro de *Enchophylum* ambos con *Dolichoderus*). En el caso de *Enchophylum*, se observaron 2 hormigas cerca pero no lo atendieron durante los 7 min. de observación, pero en el caso del adulto y masa de huevos de *Horiola* tenía 6 hormigas atendiéndolo y el promedio de gotas de azúcar por min. fue de 2 (durante los 7 min. de observación).

Cuando se eliminan las hormigas de un parche, los homópteros continúan excretando gotas, y en el caso de *Horiola* continúan levantando las patas traseras en forma de aviso pero, cuando los membrácidos no son atendidos por las hormigas caminan en diferentes direcciones. Si se encuentran adultos o ninfas maduras éstas saltan a ramas cercanas un tiempo después de que las hormigas fueron perturbadas. En el traslado de cinco hormigas *Dolichoderus* a una planta sin hormigas con parches de *Guayaquila*, sólo una permaneció en el parche, al otro día del traslado, no se encontraba la hormiga en el parche.

En relación a la defensa de las hormigas del recurso homóptero, al trasladar las hormigas de una planta a otra si se presentó agresividad entre las hormigas ante las hormigas intrusas, presentándose una fuerte lucha, con dos individuos del mismo género pero de distinta colonia del género *Dolichoderus* (se observó con uno de los individuos de los 3 que se colocaron, los otros dos fueron expulsados de la planta inmediatamente después de introducirlos). Con respecto a los otros cambios cuando se colocaron géneros de hormigas diferentes juntas (seis repeticiones), las hormigas intrusas se colocaban en hojas cerca del parche de homópteros y hormigas, las intrusas palpaban la hoja con las antenas caminando alrededor de la hoja como identificando el territorio. Cuando se acercaban al parche eran perseguidas por las dueñas de la planta por cortas distancias para expulsarla, muchas veces las hormigas intrusas caían al suelo. Con respecto a las *Crematogaster* cuando levantaban el abdomen expulsaban gotas del ano, cuando caminaban hacia la hormiga intrusa.

Entre los depredadores de homópteros se observó a una araña Salticidae que se encontraba en una hoja cerca de un parche de ninfas de *Horiola*, saltar al parche y capturar una de las ninfas llevándose a la hoja en la cual se encontraba, sin reacción de las hormigas. En 6 de las plantas con parches se encontraron salticidos. En varios parches del género *Harmonides*, se presentaron en los cuerpos de las ninfas ectoparásitos (ácaros) pero no se observó ninguna acción por parte de las hormigas de removerlos.

Discusión

Según los datos de este estudio, la asociación entre hormiga y homóptero, no es casual, se puede inferir en que existe asociación (en este caso a nivel genérico). Los géneros de homópteros son atendidos por cierto género de hormigas. Sería interesante conocer por medio de más datos sobre el lugar de las colonias de hormigas y la distancia de éstas del recurso homóptero y observar si existe preferencia entre los organismos ya que según autores como Hölldobler y Wilson (1990) sugieren que la relación mutualista entre hormigas y homópteros es específica; varios experimentos prueban que especies de membrácidos y áfidos tienen mayor sobrevivencia significativamente cuando son atendidos por una especie de hormiga que por otras (Hölldobler y Wilson, 1990). Way (1963), por ejemplo, menciona que la existencia de una asociación entre una especie particular de Homoptera y una especie particular de hormiga depende en que los hábitats coincidan, y si se encuentran adaptados para la asociación; esta relación se da más comúnmente con especies de hormigas tropicales arborícolas, como por ejemplo *Crematogaster spp.* Aunque también algunas avispas succionan las gotas de azúcar y los homópteros las prefieren (Hölldobler y Wilson).

La abundancia de membrácidos y su distribución en la planta de *Vismia sp.* puede deberse a que por ser una planta de crecimiento rápido, principalmente de zonas abiertas, presenta una serie de oportunidades para los insectos que se alimentan de savia, ya que poseen menor concentración de compuestos secundarios (Coley, 1983). Es predecible que los membrácidos se localizan cerca de los meristemas de las plantas ya que prefieren alimentarse del tejido nuevo porque es indicador de mayor flujo de nutrientes (Loye, 1992). Además las ninfas se encuentran en crecimiento y prefieren lugares de la planta donde se les facilite la absorción rápida del floema y por esa razón excretan también de forma rápida y continua la mezcla azucarada (Scriber y Slansky, 1981). En general fue mayor la proporción de ninfas que de adultos, esto debido a que las hembras que cuidan los huevos y ninfas maximizan la oportunidad de que las ninfas puedan ser atendidas por las hormigas, hasta el momento en que las ninfas puedan producir recurso alimenticio a las hormigas (Wood, 1993).

En todos los géneros de hormigas se presentó un comportamiento de defensa de territorio ante otras hormigas del mismo género o de otros géneros. Se conoce que las hormigas marcan su territorio de homópteros con sustancias específicas de la colonia (Eckoff, 1976 en Hölldobler y Wilson, 1990). Las hormigas que interactúan con los homópteros tienen como principal función defenderlos y protegerlos, esto no es siempre efectivo para todos los enemigos de Homoptera (Way, 1963), como fueron la araña, y los ectoparásitos. Pero, también los parasitoides son enemigos de los homópteros (Hölldobler y Wilson) y sería importante observar el comportamiento de las hormigas ante la presencia de éstos.

Se conoce la abundancia relativa de las hormigas que interactúan con los distintos géneros de homópteros, pero se desconoce la abundancia absoluta de hormigas y homópteros de la zona. Después de este trabajo surgen una serie de preguntas, una de éstas es conocer si existe especificidad o preferencia de un género de homóptero por un tipo de hormiga que le brinde ventajas, ya que las hormigas forrajea y si además de las adaptaciones físicas que caracterizan a los membrácidos que reciben atención de hormigas, presenten comportamientos característicos para mantener el mutualismo, como puede ser el de levantar las patas que presenta *Horiola*, o si distintas generaciones de ninfas producen mayor cantidad de recurso (gotas) o si no es la cantidad de gotas lo que importa sino la concentración de azúcar, podrían ser factores de estudio que permitan comprender esta interacción.

Bibliografía

- Buckley, R. 1987. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 111-135.
- Castaño, M.G. 1996. Las hormigas y sus relaciones con homópteros y plantas. *Dugesiana*, 3(1): 21 - 31.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*. 53(2):209-233.
- Hölldöbler, B. y E.O. Wilson. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Harvard. 732pp.
- Loye, J.E. 1992. Ecological diversity and host plant relationships of Treehoppers in a lowland tropical rainforest (Homoptera : Membracidae and Nicomiidae). En Quintero, D. y Aiello, A. (eds.). *Insects of Panama and Mesoamerica selected studies*. Oxford University Press. Walton Street. 280-289 pp.
- Scriber, J.M. y Slansky, Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.* 26:183-211.
- Way, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew - producing Homoptera. *Ann. Rev. Ent.* 8: 307- 344.
- Wood, T.K. 1993. Diversity in the new world Membracidae. *Annu. Rev. Entomol.* 38: 409 - 435.

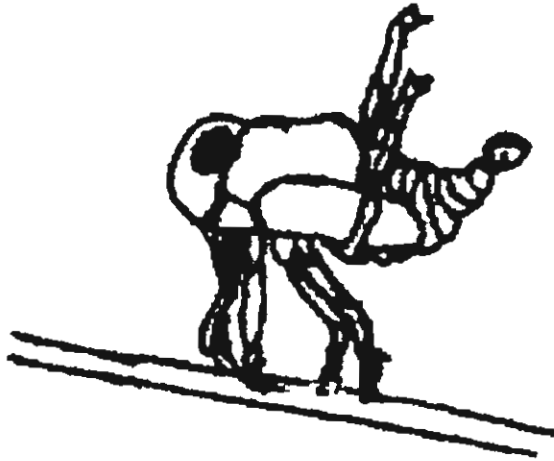


Fig.1. Comportamiento característico de una ninfa del género *HorioLa* cuando son atendidas por hormigas *Dolichoderus*.

Análisis Poblacional de *Carapa guianensis*: Evaluación del Modelo Janzen-Connell.

Tatiana Robles Cordero

En los bosques tropicales se da la producción periódica de frutos y la abundante reserva de las semillas de varias especies arbóreas, lo que produce una alta densidad de plántulas principalmente en aquellas especies más competitivas. Sin embargo, los individuos sobrevivientes son aquellos capaces de soportar la competencia por recursos, así como la intensa depredación sobre plántulas y semillas (Jiménez, 1995).

Janzen (1970) y Connell (1971) proponen que la distribución de los árboles adultos de las especies de bosques tropicales es influenciada por los enemigos naturales de las plántulas y las semillas en estas primeras etapas de vida. La alta mortalidad es causada por depredadores de semillas, herbívoros y patógenos de hospedero específico. El modelo predice una alta mortalidad de la progenie bajo la copa de conespecíficos adultos (hipótesis de distancia), a causa de los herbívoros que se alimentan de los adultos, agentes distancia- dependientes, o en sitios donde la densidad de conespecíficos juveniles es mayor (hipótesis de densidad), favoreciendo a depredadores y patógenos que responden a la densidad y que concentran su actividad cerca de los adultos donde es de suponer que el número inicial de plántulas y semillas es mayor, a éstos se les llama agentes denso-dependientes.

Los enemigos atacan a la planta y a todos los individuos de la misma especie cerca de ella, los adultos pueden soportar gran cantidad de enemigos, no así los más jóvenes. Según el modelo Janzen-Connell esta baja probabilidad de establecerse cerca de adultos conespecíficos favorece el establecimiento de otras especies, siendo los enemigos naturales un factor importante en el mantenimiento de la diversidad en los bosques tropicales.

La alta mortalidad cerca de los adultos predice que el mayor éxito ocurre a cierta distancia de éstos (Clark y Clark, 1984). De esta manera, la única forma en que las especies pueden reproducirse en bosques tropicales es dispersando sus plántulas suficientemente lejos del árbol madre para permitirles escapar al ataque de enemigos al menos hasta alcanzar un tamaño apropiado (Connell, 1971).

El objetivo de este estudio fue evaluar el cumplimiento del modelo Janzen-Connell en la población de *Carapa guianensis* en un Bosque Muy Húmedo Tropical.

Historia Natural

Carapa guianensis es un árbol del dosel, predominante en ciénagas o tierras que se inundan, en lugares muy lluviosos es posible encontrarlo en estribaciones (McHargue y Harsthorn; en Janzen, 1991). Es una especie tolerante a la sombra, con un patrón de crecimiento lento y con una gran inversión en la producción de estructuras permanentes (Fetcher *et al.*; en McDade, 1994)

La reproducción es anual, la floración va de enero a abril y los frutos aparecen entre mayo y agosto (Jiménez *et al.*, 1996). Un árbol con un diámetro de 60 a 100cm es capaz de producir de 2000 hasta 4000 semillas. Estas son de gran tamaño, con alta cantidad de sustancias de almacenamiento que permiten el crecimiento en condiciones adversas de sombra (Finegan, 1991). Al germinar produce un tallo alto antes de que aparezcan las hojas, lo que es de provecho para las plántulas ya que las primeras hojas quedan por encima de los niveles de inundación (McHargue y Harsthorn; en Janzen, 1991). El crecimiento que puede realizar una planta en base a las reservas de las semillas es impresionante, hasta 50cm o más (McHargue y Harsthorn, 1983).

La escogencia de esta especie se hizo tomando en cuenta varios factores, es una especie maderable de gran importancia comercial y su explotación ha aumentado en los últimos años. Se regenera bien en cosechas anuales y bien definidas. Es común y abundante en la zona donde se realizó el estudio, y los días en que éste se llevó a cabo correspondían con el periodo reproductivo.

Métodos

El estudio se llevó a cabo en enero de 1997 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. El bosque se clasifica según Holdridge como Muy Húmedo Tropical, con una precipitación anual media que oscila entre 4000 y 6000mm, la estación lluviosa abarca prácticamente todo el año (Bolaños y Watson, 1993).

Se localizaron cinco diferentes sectores del Refugio, a partir de un punto central se trazaron transectos rectangulares (50x6m), hacia los cuatro puntos cardinales, se muestreó un área de 0.12ha en cada sector, 0.60ha en total.

Se realizó el censo de todos los individuos de *Carapa guianensis* en cada transecto, desde plántulas hasta adultos. Se midió la altura de las plántulas y el diámetro a la altura del pecho de los juveniles, subadultos y adultos con un DAP > 0.1m. La determinación de las edades se realizó en base a la siguiente distribución diametral: plántulas < 0.01m, juveniles > 0.01-0.15m, subadultos > 0.15-0.40m y adultos > 0.40m. La altura de los juveniles se estimó > 3-10m y para subadultos y adultos > 10m. Tanto la altura como el diámetro fueron usados como criterio del estado de desarrollo.

Se midió la distancia de cada plántula, juvenil y subadulto al árbol reproductivo más cercano. La determinación del estado reproductivo de los árboles se hizo indirectamente por la presencia o ausencia de semillas y/o frutos o restos de frutos bajo la copa del árbol, porque los individuos no se encontraban en floración.

Mediante el cálculo de correlaciones se evaluó la variación del número de individuos y la distribución de tamaños con la distancia a partir del árbol reproductivo más cercano.

Resultados

La densidad de adultos y subadultos en los diferentes sectores donde se realizaron los muestreos fue de 3, 4 y 7 ind/0.12ha, por extrapolación de estos datos se obtuvo una densidad promedio de 41.4 ind/ha (25-58 ind/ha, N=5).

La distribución por edades del total de individuos estudiados fue continua (Cuadro N°1), pues todas las clases de edades están presentes. La distribución sigue la forma de la "J invertida", donde la cantidad de plántulas se reduce drásticamente al pasar al estado juvenil, las clases intermedias (juveniles y subadultos) están poco representadas.

Cuadro 1. Distribución por tamaños de los individuos de *Carapa guianensis* en 0.6 ha en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, enero 1997.

Clase	Diámetro(m)	Altura(m)	Número
Plántulas	<0.01	<3	280
Juveniles	>0.01-0.15	>3	9
Subadultos	>0.15-0.40	>10	3
Adultos	>0.40	>10	21*

*19 en estado reproductivo

La alta regeneración de esta especie se comprueba por la gran cantidad de individuos en estado reproductivo que representan una población efectiva del 90% aproximadamente.

Para el estudio del modelo Janzen- Connell se utilizaron los individuos (plántulas, juveniles y subadultos) situados dentro de un radio máximo de 25m a partir del árbol reproductivo más cercano.

La distancia y el número de individuos (Fig 1) se correlacionan negativamente ($r=-0.84$, $N=12$, $p=0.00063$). La correlación entre la distancia y la altura de los individuos (Fig 2) es positiva pero muy leve ($r=0.24$, $N=279$, $p=0.00005$), los individuos pequeños aparecen en todas las distancias, los de mediana altura son poco comunes a cualquier distancia, y los individuos más grandes se encuentran únicamente después de los 15m. La Fig 3 muestra cómo varía la situación de los individuos en cada clase generacional, las plántulas son muy abundantes en los primeros metros pero la cantidad disminuye notablemente después de los 12m. De las plántulas, como se mencionó anteriormente, muy pocas alcanzan el estado juvenil a cualquier distancia, sin embargo los únicos subadultos están en las mayores distancias.

En cinco de los transectos se hizo una revisión de los individuos para observar los daños que presentaban, el más común fue la pérdida de hojas por herbivoría. Otro daño fue la pérdida de meristema produciendo en muchos casos crecimiento bifurcado. Todos los daños se observaron en plántulas a excepción de uno observado en un juvenil. La distancia máxima a la que se registraron daños fue de 12m.

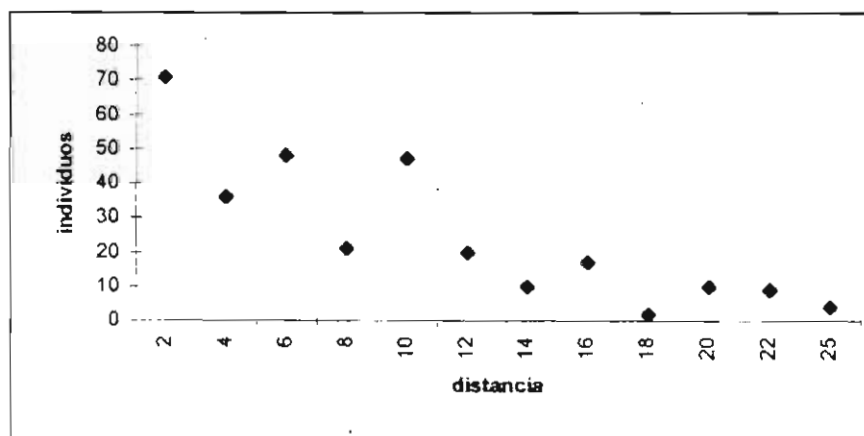


Fig 1. Relación entre la distancia de los individuos al árbol reproductivo más cercano y el número de individuos (Golfito, 1997).

Discusión

La densidad obtenida para *Carapa guianensis* resulta alta al compararla con las obtenidas para otras especies, por ejemplo, Hubell y Foster (1983) en Clark y Clark (1987a), reportan que más del 82% de las especies en 50 ha de bosque tropical tenían densidades menores a 1 ind/ha. *C. guianensis* es una de las especies más comunes de la zona. El que la densidad varíe en los diferentes sectores, puede deberse en gran parte a la topografía local, los transectos ubicados en las partes más altas tienen densidad menor, probablemente las pendientes favorecen la dispersión de las semillas a distancias mayores o, en casos de pendientes muy escarpadas, impiden su establecimiento.

La distribución de tamaños es típica de especies con regeneración en sotobosque: muchas plántulas, pocos juveniles y subadultos, siendo los adultos un poco más numerosos (Harsthor, 1980; en Barros y Elias, 1989). Datos similares fueron obtenidos para la misma especie en un estudio

realizado en Brasil (Barros y Elias, 1989) y para *Dypterix panamensis* en La Selva (Clark y Clark, 1987b). Las tasas de mortalidad son mayores en los tamaños pequeños y disminuyen en los juveniles (Clark, 1994; en McDade, 1994), de estos juveniles son pocos los que logran establecerse y llegar a adultos. Para especies de bosque tropical, aun cuando los adultos de una especie son comunes, los juveniles pueden ser escasos (Clark y Clark, 1987a). En el estudio realizado en 4ha en La Selva por Clark y Clark (1987b), *D. panamensis* estuvo representada por 8 adultos pero sólo un individuo entre 0.10-0.30m de DAP (Clark y Clark, 1987b).

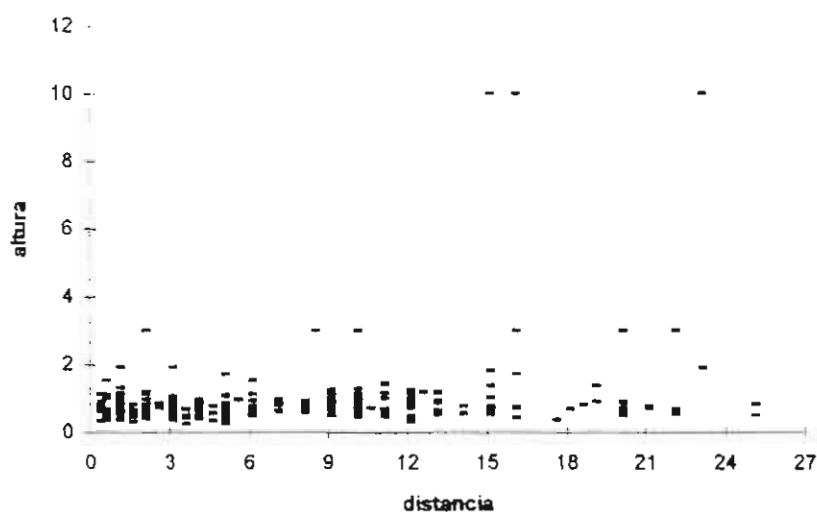


Fig 2. Relación entre la distancia de los individuos al árbol reproductivo más cercano y la altura de los individuos (Golfito, 1997).

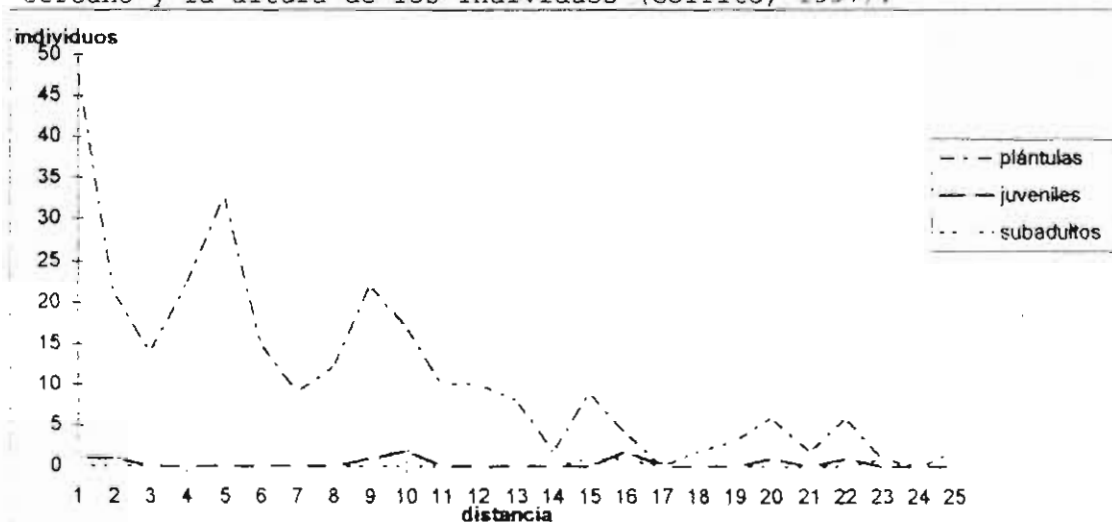


Fig 3. Relación entre la distancia de los individuos al árbol reproductivo más cercano y el número de individuos en cada clase generacional (Golfito, 1997).

La disminución del número de individuos a medida que éstos se alejan del árbol reproductivo más cercano (Fig 1), al igual que la presencia de mayores tamaños a mayores distancias (Fig 2), concuerda con lo esperado de acuerdo al modelo de Janzen-Connell. A partir de la Fig 3 se puede predecir que la probabilidad de sobrevivencia es mayor después de los 12m; al comparar la cantidad de plántulas, juveniles y subadultos antes y después de esa distancia, se observa que la mortalidad de plántulas es muy alta o prácticamente total cerca de los adultos. Se puede decir que la distribución de *Carapa guianensis* responde a agentes denso dependientes y/o distancia-dependientes. Por ser una especie tolerante a la sombra, es poco afectada por la falta de luminosidad, tampoco es fuerte la competencia por nutrientes al ser proporcionados por la semilla durante gran parte del desarrollo de la plántula. Las principales causas de mortalidad de plantas se atribuyen a patógenos y herbívoros (McHargue y Harsthorn, 1983; Auspurger, 1984; Clark y Clark, 1985). Ambos tipos de ataques se observaron en las plántulas estudiadas.

La disminución del área foliar causada por la herbivoría, disminuye la longevidad de las plántulas o al menos entorpece su desarrollo. La tasa de pérdida de área foliar se relaciona con la densidad de plántulas y con su cercanía al adulto (Clark y Clark, 1985). Otro daño muy frecuente es la pérdida del meristema apical provocado por la polilla *Hypsipyla grandella* (Flores, 1994). En un estudio realizado para nueve especies (Auspurger, 1984), se obtuvo que los patógenos fueron la principal causa de muerte de las plántulas, se comprobó también que la incidencia de patógenos disminuyó significativamente con el aumento de la distancia a partir del árbol madre.

Para *Carapa guianensis* específicamente, se conoce que los principales depredadores vertebrados de semillas son *Tayassu tajacu*, *T. pecari*, *Dasyprocta punctata* y *Agouti paca*, que remueven la mayor parte de las semillas concentradas en el suelo bajo la copa del árbol reproductivo (McHargue y Harsthorn, 1983). Aunque estos depredadores se alimentan de las semillas, contribuyen en gran medida a la dispersión.

La depredación de las semillas también se da en el árbol, mediante el ataque de larvas. Aunque este tipo de depredación no influye en la valoración del modelo de Janzen-Connell, es importante considerarlo dado que en varias semillas recolectadas en el campo, se extrajeron larvas de tres grupos de insectos: Lepidoptera, Diptera (Familia Tipulidae), Coleoptera (Familia Nitidulidae). Los dos últimos grupos son posiblemente invasores secundarios, comunes en materia vegetal en descomposición, invaden la semilla cuando ésta ya está en el suelo y solamente si ha sido invadida previamente por las larvas de lepidópteros que se supone son los invasores primarios, que atacan al fruto antes de su maduración (Hanson, com.pers.).

En algunos casos el número de larvas de Lepidoptera fue superior a 35 individuos por semilla. Estos datos concuerdan con reportes hechos por McHague y Harsthorn (1983), para semillas de *Carapa guianensis* en La Selva, de ataques a las semillas por individuos de *Hypsipyla ferrealis* (Lepidoptera, Pyralidae), por lo que es muy probable que se trate de la misma especie.

La distribución de la especie *Carapa guianensis* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Goffito se adecuó al modelo Janzen-Connell, sin embargo es importante tomar en cuenta que este modelo es solamente aplicable para árboles de bosques tropicales y que su cumplimiento varía para cada especie.

Bibliografía

- Auspurger, C. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6): 1705-1712.
- Barros, R. P. y Elias, E. C. 1989. Population Structure, Dispersion and Microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in Northeastern Brazil. *Biotrópica* 21(3): 204-209.

- Bolaños, R. y Watson, V. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica. Centro Científico Tropical.
- Clark, D. A. 1994. Plant demography. En McDade (Ed.) 1994. La Selva : Ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago. pp. 128-141.
- Clark, D. A y Clark, D. B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : Evaluation of the Janzen-Connell Model. Am. Nat. 124 : 769-788.
- ____ 1987a. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical aspectos teóricos y prácticos. Rev. Biol. Trop. 35(supl. 1) : 41-54.
- Clark, D. B. y Clark, D. A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree : impacts of herbivory and meristem damage. Ecology 66(6) : 1884-1892.
- ____ 1987b. Population ecology and microhabitat distribution of *Dypterix panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. Biotrópica 19 (3) : 236-244.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En P.J. den Boer and G.R. Gradwell (Eds.). Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of numbers in populations, Oosterbeek, 1970. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. pp.298-310.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S. y Chazdon, R. 1994. Physiological ecology of plants. En McDade (Ed.). 1994. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago. pp.128-141.
- Finegan, B. 1991. Los gremios de especies forestales. Curso: Bases ecológicas para la silvicultura. CATIE. p.11
- Flores, E. 1994. Árboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica. San José. Volumen 3, p.38
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the numbers of tree species in tropical forest. Am. Nat. 104 : 501-528.
- Jiménez, Q. 1995. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INCAFO. San José. p. 121.
- Jiménez, Q.; Estrada, A.; Rodríguez, A. y Arroyo, P. 1996. Manual dendrológico de Costa Rica. ITCR. Cartago. p. 165.
- McHargue, L. A. y Hartshorn, G. S. 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. Turrialba 33(4) : 399-404.
- ____ 1991. *Carapa guianensis* (Meliaceae). En Janzen (Ed.) 1991. Historia Natural de Costa Rica. Universidad de Costa Rica. pp. 209-210.

Incidencia de agallas en Piperaceas en una quebrada y una fila

Dylana Ulate Fuentes

Según Marquis y Braker (1994), el tema acerca de las interacciones planta-herbívoro enfoca si las plantas comparten defensas entre las especies (o partes de la planta) y si esos patrones de defensa están basados en las diferencias de la historia de vida de la planta, preferencia de macrohábitat, microhábitat, o partes individuales de la planta.

La formación de agallas o cecidogénesis es un fenómeno complejo que incluye la recanalización y reorientación del desarrollo de la planta y tal proceso activa un crecimiento que resulta en que los insectos llegan a ser parte o completamente encerrados, y así el insecto crece, madura y se reproduce dentro de la agalla (Rosenthal y Jansen en Ananthakrishnan 1986). Una interacción entre el estímulo ofensivo incluyendo las sustancias de crecimiento liberadas por los insectos y la respuesta defensiva de las plantas, parece ser distintivo de la producción de agallas (Rosenthal y Jansen en Ananthakrishnan 1986).

Muchos grupos de insectos son reconocidos como agalleros, y entre los grupos más dominantes están Hymenoptera incluyendo las avispas agalleras; díptera, incluyendo los cecidómidos o mosquitos agalleros y otros ocasionales como agromizidos, tripétidos y antómidos; Homóptera (áfidos, aleuródidos, cóccidos y psyllidos); Thysanoptera, Coleóptera y Lepidóptera son también conocidos (Rosenthal y Jansen en Ananthakrishnan 1986). Los moscos agalleros son pequeños, frágiles y difíciles de clasificar. Pero el gran número de especies, la amplia diversidad de plantas hospederas que ellos atacan, y su papel en varios ecosistemas, los hacen muy importantes (Ananthakrishnan 1986).

Generalmente se cree que el agallador se beneficia en cuanto a la nutrición y refugio para su reproducción, pero la planta tiende a sufrir pérdida de sustancias esenciales así como cambios en la dirección del crecimiento (Mani en Ananthakrishnan 1986). Se piensa que las agallas producidas en plantas superiores son causadas generalmente por la introducción de algún tipo de sustancias químicas por el insecto inductor (Ananthakrishnan 1986).

Considerando acerca de la utilización del recurso por miembros de las comunidades de agallas, dos aspectos parecen estar involucrados, alimentación de los inmaduros y adultos de las especies inductoras tanto como de las especies inquilinas, las cuales a menudo viven en una cercana asociación con los inductores, siendo generalmente incapaces de inducir agallas. Askew (en Ananthakrishnan 1986) sugiere que el inquilinismo es una clase de comensalismo. Donde esos inquilinos, mayormente especies pertenecientes al mismo grupo de los formadores, pueden alimentarse de los tejidos de la agalla utilizando la provisión de alimento o depredar los huevos, inmaduros y adultos de los agalleros, o modificar las agallas hechas por los inductores primarios de agallas, también como un caso raro, jugar un papel doble como un inquilino en una agalla y como un inductor en otra.

Las agallas en las hojas son del tipo más común causadas por cecidómidos. Hay varias formas que van desde pequeñas depresiones en la superficie de la hoja, protuberancias circulares, cilíndricas, doblez de los márgenes de la hoja, etc y a menudo nuevas formas que casi son irreconocibles (Ananthakrishnan 1986). La presencia de agallas, especialmente en altos números, probablemente reduce la capacidad fotosintética de la hoja, así el efecto en la infestación aumenta con el número de agallas. En segundo lugar, la ocurrencia de agallas causa reubicación, y por lo tanto pérdida, de químicos necesarios para el crecimiento normal de la planta dándose una reducción en este (Ananthakrishnan 1986).

Las plantas del género *Piper* (Piperaceae) son miembros comunes y muy ampliamente distribuidos del sotobosque tropical. El género es pantrópico, aunque la mayoría de las especies (cerca

de quinientas) se encuentra en los trópicos del Nuevo Mundo. En general se encuentran en hábitats perturbados (Fleming 1991).

El propósito del siguiente trabajo es conocer la incidencia de agallas en diferentes especies de la familia Piperaceae, describir los diferentes tipos de agallas y, de ser posible, también a los inductores

Métodos

El siguiente estudio se realizó del 29 de enero al 4 de febrero de 1997, en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, Costa Rica. Fueron muestreados dos sitios, la Quebrada y la Fila Gamba, en donde se recolectaron 168 muestras de 23 especies de plantas de la familia Piperaceae. Identificadas en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ). Aquellas especies pertenecientes a los géneros *Piper* o *Peperomia* que no se pudieron identificar se dejaron como A, B, C. Cuando se encontraban agallas en plantas se caracterizaban, tomando en cuenta aspectos como tamaño, textura, color, pubescencia y ubicación en la planta. Las agallas fueron criadas con el propósito de obtener el inductor. Como pruebas estadísticas se utilizó la Prueba G para conocer las diferencias en la incidencia de agallas en especies por sitio y entre el total de especies. Para estudiar incidencia en especies en común, se aplicó una ANDEVA, por individuo y por sitio.

Resultados

Se encontraron 23 especies de la familia Piperaceae: 4 del género *Peperomia* y 19 del género *Piper* (cuadro 1).

En la Quebrada Gamba se encontraron 18 especies de piperáceas con un total de 81 individuos. Las especies más representativas fueron *Pi. arboreum* (14 individuos) y *Pi. fimbriatum* (10 individuos) mientras que de especies como *Pi. sancti-felicis*, *Pi. B*, *Pi. urophyllum*, *Pe. obtusifolia* y *Pe. rotundifolia* se encontraron pocas muestras. De especies como *Pi. friedrichsthalii*, *Pi. arieianum*, *Pi. arboreum* y *Pi. fimbriatum*, *Pe. A*, se hallaron bastantes individuos, pero ninguno presentó agallas.

El único individuo de *Pe. B* presentó agallas. De 8 individuos de *Pi. auritum*, 3 presentaban agallas. *Pi. auritum* y *Pi. terrabanum*, aunque de este último sólo se encontró un representante, fueron las muestras que más agallas tuvieron.

Las agallas encontradas fueron producidas por moscas de la familia Cecidomyiidae, aunque todas eran específicas según la especie de Piperaceae.

En la Quebrada donde el ataque ocurre en pocos individuos, no se encuentran diferencias entre las especies de plantas en cuanto a la presencia de agallas ($G=26.29$, g.l.=17, $p=0.069$, Cuadro 1).

En la Fila Gamba se hallaron 14 especies de piperáceas para un total de 87 individuos. De las especies que se encontraron más representantes están: *Pi. sancti-felicis* (11 ind.), *Pi. A* (18 ind.), *Pi. sinugaudens* (13 ind.), siendo los dos últimos, los individuos más infestados de agallas. De *Pi. carrilloanum* y *Pi. arboreum* se encontró un solo individuo.

En la Fila, especies como *Pi. A* y *Pi. sinugaudens* tienen muchos individuos con agallas, a diferencia de *Pi. biarutum*, *Pi. B* y *Pi. peracuminatum*. En este sitio sí se encuentran diferencias entre una especie y otra de Piperaceae en cuanto a la incidencia de agallas ($G=22.90$, g.l.=13, $p=0.043$).

En general, las especies más atacadas por insectos agalleros fueron *Pi. A*, *Pi. auritum* y *Pi. sinugaudens*. En conjunto se encuentran diferencias entre la especie de Piperaceae y la presencia de agallas en cada una ($G=48.07$, $g.l.=22$, $p=0.001$).

Cuadro 1. Especies de Piperaceae y número de individuos con agallas presentes en la Quebrada y Fila Gamba. Golfito, 1997.

especie	Nind Queb.	Nind agall. (*)	Nind Fila	Nind agall. (*)
<i>Pi. aequale</i>	0	0	2	0
<i>Pi. biarutum</i>	0	0	1	1
<i>Pi. friedrichsthalli</i>	7	0	6	1(24)
<i>Pi. A</i>	9	1(4)	18	6(79)
<i>Pi. carrilloanum</i>	2	0	1	0
<i>Pi. auritum</i>	8	3(43)	3	0
<i>Pi. arisienum</i>	5	0	9	0
<i>Pi. B</i>	1	0	5	1(24)
<i>Pi. sinugaudens</i>	0	0	13	6(179)
<i>Pi. sancti-felicis</i>	1	0	11	0
<i>Pi. curtispicum</i>	0	0	9	2(23)
<i>Pi. riparense</i>	0	0	3	0
<i>Pi. peracuminatum</i>	4	1(6)	5	1(1)
<i>Pi. arboreum</i>	14	0	1	0
<i>Pi. C</i>	1	0	0	0
<i>Pe. A</i>	8	0	0	0
<i>Pe. B</i>	1	1(4)	0	0
<i>Pi. urophyllum</i>	3	0	0	0
<i>Pi. fimbriulatum</i>	10	0	0	0
<i>Pi. terrabanum</i>	1	1(31)	0	0
<i>Pi. aff. dotanum</i>	2	0	0	0
<i>Pe. obtusifolia</i>	3	0	0	0
<i>Pe. rotundifolia</i>	1	0	0	0

(*) Número de agallas presentes.

Se hallaron en total 10 especies de piperáceas con agallas, lo que corresponde aproximadamente a la mitad de las especies muestreadas. Existe mayor número de individuos con agallas en la Fila que en la Quebrada.

La Quebrada y la Fila comparten 9 especies de piperáceas donde sólo 5 tienen agallas. Cuadro 2.

Pi. B tuvo en promedio mayor número de agallas, seguido por *Pi. auritum*, la especie que tuvo menor número de agallas fue *Pi. peracuminatum*. Para las especies compartidas no existen diferencias entre los sitios ($F=0.866$, $g.l.=1/8$, $p=0.354$) y la especie ($F=0.860$, $g.l.=8/1$, $p=0.553$) con respecto a la formación de agallas.

Se observaron diferentes tipos de agallas en los diferentes especies de piperáceas. Ver apéndice, fig. 1-6.

De todas las muestras que se pudieron criar sólo se obtuvieron inductores de *Piper A* y *Piper sinugaudens*: los individuos siempre fueron mosquitos de la familia Cecidomyiidae.

Discusión

El hecho de que se encontraran más especies de la familia Piperaceae en la Quebrada Gamba se debe posiblemente a que estas plantas prefieren hábitats abiertos más que los cerrados (P. Hanson com pers).

Entre las especies de Piperaceae en la Quebrada Gamba no existen diferencias significativas con respecto al ataque de mosquitos agalleros, es decir, cualquier individuo de esta familia en este sitio, puede ser infestado. Es probable que este resultado estuviera afectado por el tamaño de muestra, ya que se sabe que los cecidómidos son específicos en cuanto a la especie de planta que atacan: lo que no se sabe es cuán específicos son (P. Hanson, com pers). En la Fila Gamba, si se encontraron diferencias significativas. Lo anterior podría deberse a que la formación de agallas es una adaptación para anular los efectos patógenos de los insectos agalleros necesita ser reconocida; y la planta hospedera a través de este crecimiento anormal tiene posiblemente la exigencia de que el agallero llegue a ser un herbívoro extremadamente específico (Mani en Ananthakrishnan 1986, Cuadro 1).

Cuadro 2. Promedios del número de agallas en especies compartidas de Piperaceae en la Quebrada y Fila Gamba. Golfito, 1997.

especie	n	promedio	error std
<i>Piper friedrichstalii</i>	13	1.846	1.846
<i>Pi. A</i>	27	3.111	1.732
<i>Pi. carrilloanum</i>	3	0.000	0.000
<i>Pi. auritum</i>	11	3.909	2.765
<i>Pi. arieianum</i>	14	0.000	0.000
<i>Pi. B</i>	6	4.000	4.000
<i>Pi. sanctifelicis</i>	12	0.000	0.000
<i>Pi. peracuminatum</i>	9	0.778	0.662
<i>Pi. arboreum</i>	15	0.000	0.000

En general, las diferencias en la incidencia de agallas en el total de individuos muestreados son significativas, por lo tanto, el ataque de insectos inductores revela algún grado de especificidad por la especie de Piperaceae atacada (P. Hanson com pers).

Para las especies compartidas no se encontraron diferencias significativas entre los sitios y entre especies infestadas. Esto posiblemente refleje un efecto del tamaño de muestra o de la metodología aplicada, ya que se afirma que en general, las plantas de áreas soleadas o que se encuentran en zonas algo alteradas, como en la Quebrada, tienden a sufrir más ataques de agalleros que aquellas especies que se encuentran en áreas cerradas, como sucede en la Fila (P. Hanson com pers).

Solamente se encontraron representantes de la familia Cecidomyiidae, ya que estos son los únicos que provocan agallas en la familia Piperaceae (P. Hanson com pers).

La estructura de la agalla depende principalmente de la especie del organismo inductor de la agalla, la especie de la planta atacada, y el órgano en la cual la agalla es producida (Ananthakrishnan

1986). Así la agalla causada por un formador es totalmente distinguible en cuanto a tamaño, forma y morfología y se puede diferenciar de aquellas provocadas por otras especies. Dos especies de inductores a menudo pueden atacar la misma estructura de la misma planta pero causan diferentes tipos de agallas; la razón de tales diferencias, en parte, está relacionada probablemente con el estadio de desarrollo del tejido en el momento de ataque, y por supuesto, con el hecho de que dos especies de insectos estén involucradas (Ananthakrishnan 1986). El órgano de la planta hospedera es también importante para determinar el tipo de morfología de la agalla y la misma especie de insectos puede causar muchas diferentes agallas cuando este ataca diferentes órganos de la misma planta (Ananthakrishnan 1986). Es probable que esto sea la causa de los diferentes tipos de agallas encontrados en las piperáceas muestreadas.

El estudio de las agallas en especies de plantas del Neotrópico es poco conocido, por lo que sería de mucho valor realizar estudios filogenéticos en esta familia de plantas y mosquitos agalleros, para lograr un mayor entendimiento de la relación Piperaceae-agallero. Es importante resaltar que géneros tan amplios como *Piper*, permite tales estudios (P. Hanson com pers).

Bibliografía

- Ananthakrishnan, T. N. 1986. Biology of gall insects. Oxford & IBH Publishing Co. Inglaterra. 22pp.
- Fleming, T.H. 1991. *Piper* en Janzen, D. Historia Natural de Costa Rica. Manuel Chavarria (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. 306-307 pp.
- Marquis, R. J. y Braker, H. E. 1994. Plant-Herbivore Interactions: Diversity, Specificity, and Impact en McDade, L. et al. La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press. Chicago. 271-274 pp.

APENDICE

Descripción de las agallas de diferentes especies de piperáceas

Piper biarutum:

Cualquier parte del envés de la hoja, 5x4 mm. de diámetro, color verde claro con tricomas, forma la mitad de una esfera, textura suave (Fig 1).

Piper A:

Cualquier parte de la hoja, esférica, 3x3 mm. de diámetro, áspera, color verde (Fig 2).

Piper sinugaudens:

Abultamiento redondo a ambos lados de la hoja, 5x6 mm. de diámetro, textura suave (Fig 3).

Piper curtispicum:

A ambos lados de la hoja, conglomerado de círculos aplanados, cada círculo mide 2.5x2.5 mm. de diámetro, textura suave (Fig 4).

Piper B:

En cualquier parte de la hoja, redondo por el envés, cónico por el haz, 4x4 mm., color amarillo, textura áspera (Fig 5).

Piper peracuminatum:

En vena central de la hoja, por el haz la lámina se recoge, alargado con tricomas, 5x2 mm. de diámetro, color café-verdoso, textura dura (Fig 6).

Piper friedrichsthalii:

En hoja, entre vena y vena, alargado como un túnel blanquecino, 7x1 mm. de diámetro, la hoja se recoge formando una especie de relieve duro.

Piper auritum:

Envés de la hoja, color verde, circular aplanado, 4x4 mm. de diámetro, textura suave.

Las agallas de *Peperomia B*, *Piper terrabanum* no fueron descritas.

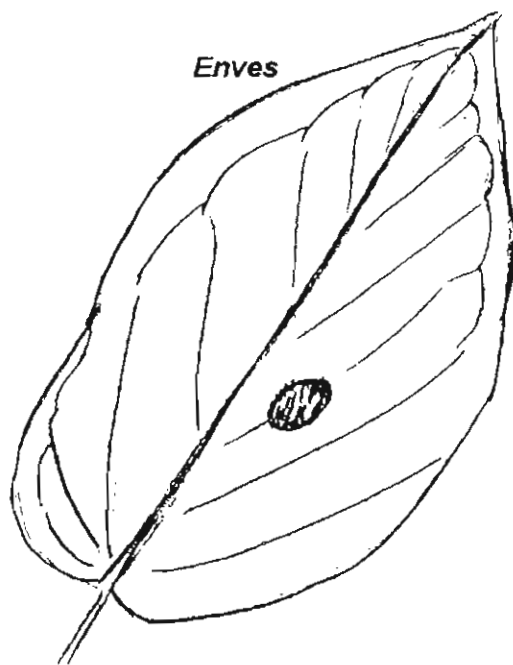


Fig. 1: *Piper biarutum*

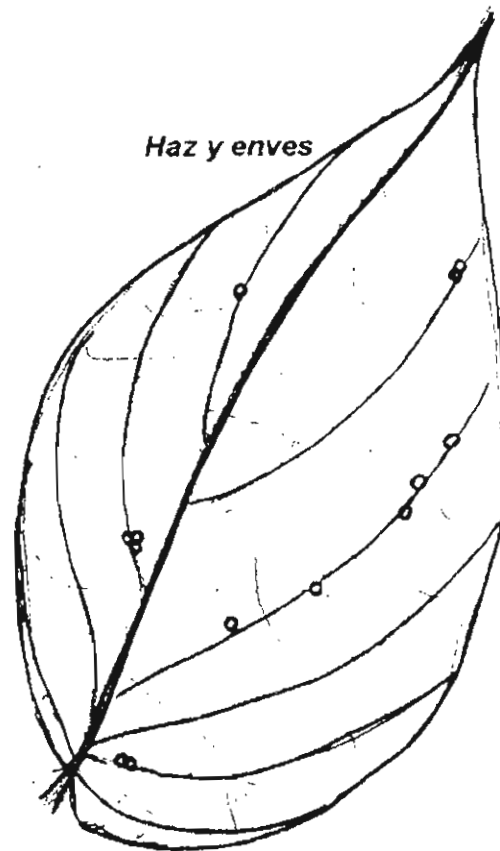


Fig. 2: *Piper A*



Fig. 3: *Piper sinugaudens*

Haz y enves

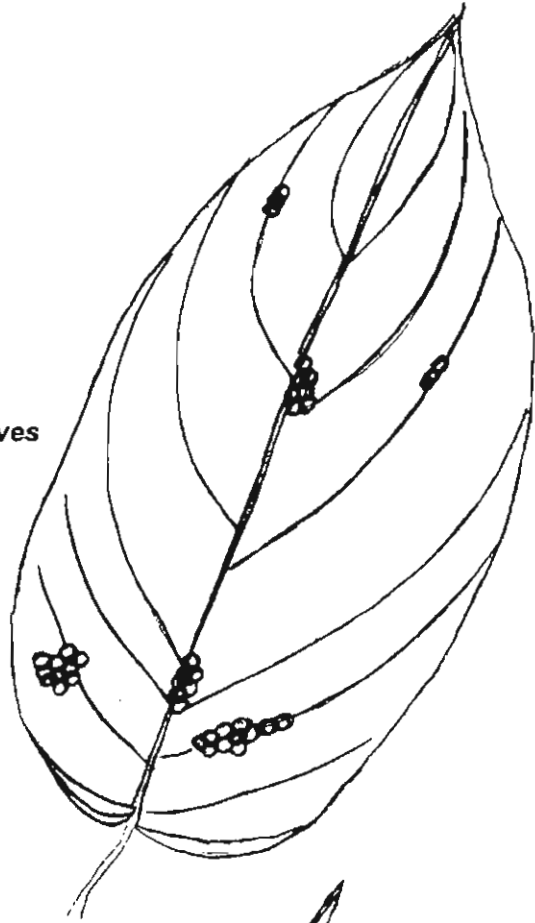


Fig. 4: *Piper cutispicum*

Haz

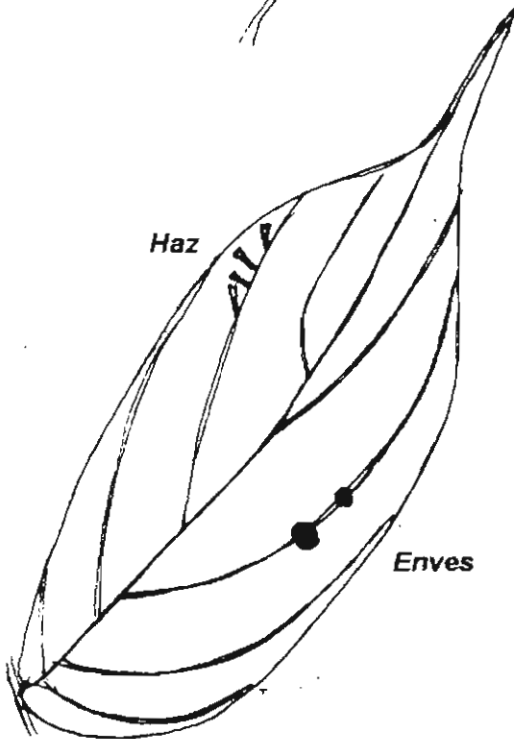


Fig. 5: *Piper B*



Fig. 6: *Piper peracuminatum*

Insectos acuáticos y calidad del agua en una Quebrada

Allison Villalobos Solis

Las aguas de los ríos reflejan las condiciones climáticas, geológicas, edáficas y del uso del suelo de las cuencas que drenan. Estas condiciones influyen y determinan las comunidades biológicas de los ríos (Drake *et al.* 1993).

A muchos cauces de ríos llegan contaminantes orgánicos que provienen de residuos domésticos, industriales y agrícolas. Esta contaminación se produce cuando se emiten grandes cantidades de sustancias orgánicas que actúan como sustrato de microorganismos, éstos utilizan el oxígeno disuelto en mayor medida y se produce carencia, afectando al resto de organismos del río. Esta contaminación también suele contener sólidos suspendidos que dificultan la fotosíntesis y además contienen gran cantidad de patógenos (Mason 1984).

La fauna de muchos ríos del mundo ha desaparecido o se ha reducido por la incorporación de desechos industriales y domésticos a los cauces de éstos (Roldán 1988). Esta sensibilidad por la contaminación convierte a las comunidades biológicas de los ríos en un reflejo de las condiciones del agua (Drake *et al.* 1993). En general, los organismos asociados con las regiones cenagosas de los ríos son los que mejor resisten la contaminación orgánica, mientras que las especies típicas de aguas rápidas son las más sensibles (Mason 1984).

Si se conocen los organismos que habitan las aguas, se pueden obtener datos más confiables que los conseguidos por análisis químicos, porque el estado actual de los cuerpos de agua varía rápidamente debido a la corriente (Schmidt 1996). Un estudio biológico evidencia la presencia de cambios ecológicos significativos, siendo indicador de la salud de un cuerpo de agua a largo plazo (Drake *et al.* 1993). El monitoreo puede basarse en la diversidad biológica de los sitios o utilizando organismos indicadores (Resh y Unzicker 1975). El uso de diversidad puede incluir errores de interpretación dado que ésta se debe a muchos factores y no sólo a la calidad del agua. El uso de indicadores requiere de un vasto conocimiento de la ecología y taxonomía de las especies (Jiménez *et al.* 1996).

Este trabajo pretende determinar los cambios en las comunidades de insectos acuáticos en sitios sujetos a diferentes efectos de contaminación urbana, en la quebrada Cañaza, Golfito.

Métodos

El estudio se realizó en la Quebrada Cañaza, en Golfito, del 20 de enero al 3 de febrero de 1997.

Se escogieron 9 sitios de muestreo a lo largo de la Quebrada (Fig. 1) en los que se realizaron dos muestras en días diferentes, 4 de los sitios correspondían a áreas cercanas al bosque y dentro de éste, 4 estaban a lo largo del Barrio Ureña y 1 después de los pueblos, cerca de la desembocadura. Se procuró que todos los sitios tuvieran microhábitats semejantes (corrientes, remansos, piedras, hojas acumuladas y vegetación sumergida de la orilla).

En el sitio 1 se colectó los días 20/1/97 y 3/2/97, se encontraba a 5 m aguas abajo de una salida de aguas negras, el agua era oscura y con sustancias espesas y pegajosas en la orilla, presenta tanto sol como sombra. El sitio 2 se muestreó los días 21/1/97 y 31/1/97, recibe aguas de un caño del pueblo, no presenta sombra. El sitio 3 muestreado el 21/1/97 y 3/2/97 está antes de las aguas del caño y después de un tramo de bosque que no recibe contaminación, sin embargo recibe el efecto de las aguas sucias que caen río arriba, no tiene sombra. El sitio 4 se colectó el 22/1/97 y el 31/1/97,

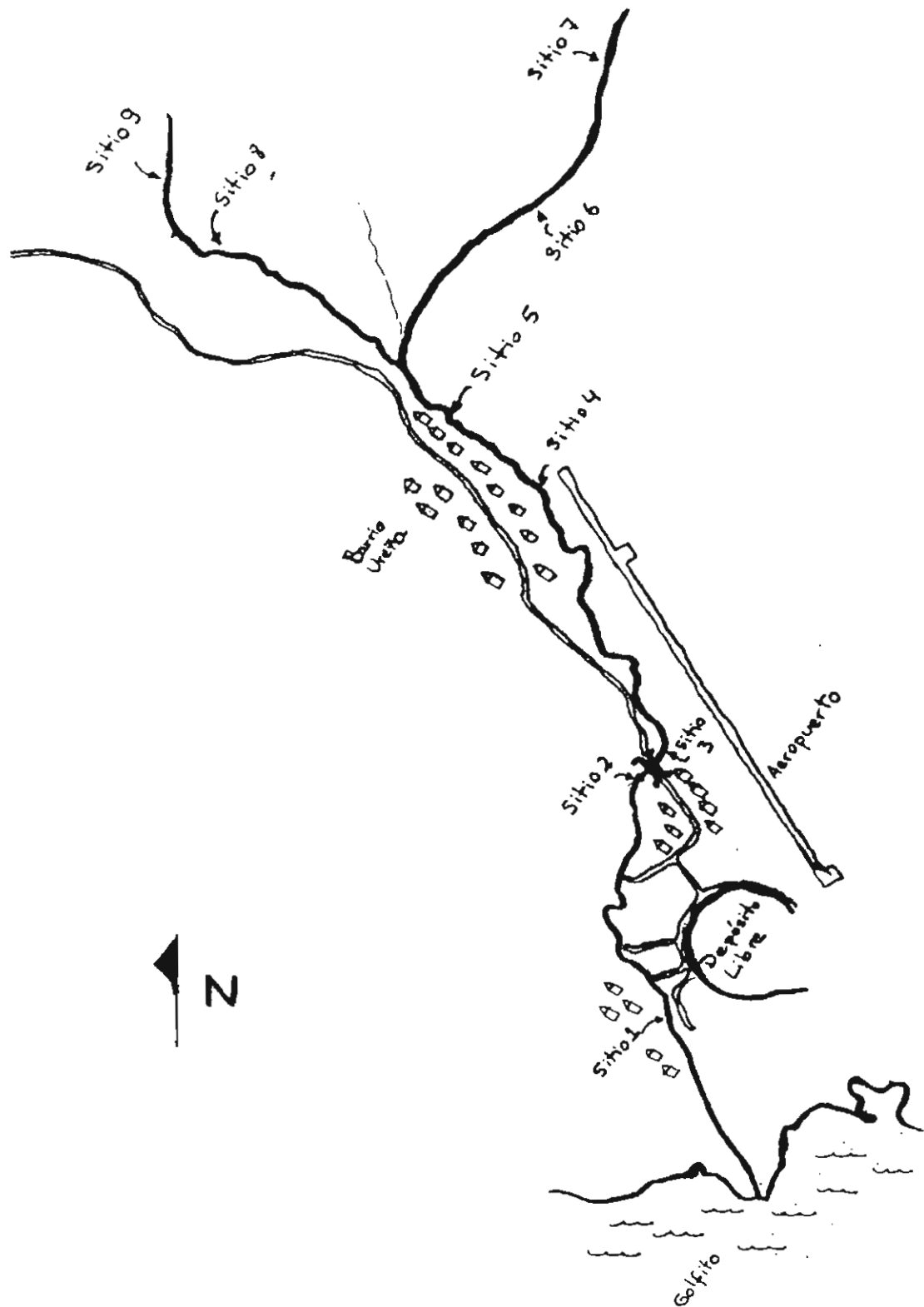


Fig. 1: Ubicación de los sitios de muestreo, tomado de Mapa de Refugio de Vida Silvestre Golfo Fito (1:10000).

está en el Barrio Ureña, a 3 m aguas abajo de la entrada de aguas negras, no presenta sombra. El sitio 5 sólo se muestreó una vez, el día 22/1/97, se encuentra en medio del Barrio Ureña, en un sitio con bosque alterado, a 200 m río arriba vierten agua de pilas y basura, presenta sol y sombra. El sitio 6, muestreado los días 27/1/97 y 1/2/97 se encuentra después del Barrio Ureña en un claro entrando al bosque, el día 24/1/97 y sólo resenta sol. El sitio 7 se muestreó el 27/1/97 y el 1/2/97, se encuentra dentro del bosque a 100 m río abajo de la cascada, el día 24/1/97, presenta sol y sombra. En el sitio 8, se colectó el 29/1/97 y 2/2/97 se ubica en el otro brazo de la quebrada, entrando al bosque, sólo presenta sol. El sitio 9 muestreado el 29/1/97 y 2/2/97, también se ubica en el otro brazo, dentro del bosque y presenta tanto sol como sombra. Los sitios 6 y 7 tuvieron el efecto de un veneno que fue agregado el 24/1/97.

Se midió el oxígeno disuelto, pH y Sílice con un kit de limnología La Motte y la temperatura. Estos análisis se hicieron con agua que corría por el centro de la quebrada en cada sitio de muestreo.

Para la recolección de los insectos se utilizó el método cualitativo, que consiste en obtener hojas acumuladas, piedras y otros materiales con un colador ubicado contra corriente, éstos se depositaron en una bandeja, los insectos se tomaron con pinzas suaves y se depositaron en alcohol al 70%. La recolección se efectuó durante 1 hora procurando obtener muestras de todos los microhábitats presentes en cada sitio de muestreo. Los organismos se identificaron en su mayoría a nivel de género con ayuda de la M.Sc. Monika Springer y las claves respectivas (Roldán 1988, Springer y De la Rosa en preparación). Los especímenes serán depositados en la colección de insectos acuáticos del Museo de Zoología, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Se utilizó el índice de Shannon base 2 para determinar la diversidad en cada punto de muestreo y para cada colecta y con Jackknife (cuchilla de Jack) (Krebs 1989) se obtuvieron pseudovalores de diversidad para cada sitio, mismos que se sometieron a un análisis de variancia para determinar si existen diferencias significativas, entre sitios y entre colectas. También se hicieron análisis de variancia para determinar si hay diferencias en número de géneros y cantidad de individuos colectados en los sitios de muestreo.

Se realizó un análisis de grupos de unión simple basado en el índice de similitud de Morisita que compara los géneros y la cantidad de individuos de éstos, en cada sitio.

Como análisis paralelo, se comparó la diversidad de los sitios 6 y 7 con datos obtenidos en el proyecto grupal (Ulate, este volumen) que estudió la composición de macroinvertebrados en dos puntos, uno de ellos en en mismo sitio y el otro aproximadamente 30 m aguas arriba el día 14 de enero. Con esto se estudió el efecto, sobre los insectos, de un veneno que fue agregado a la zona de la cascada por pobladores para colectar langostinos. Debido a que la cantidad de horas de colecta es diferente (5 horas para el grupal y 4 para el presente trabajo) los valores esperados para la prueba de chi-cuadrado se obtienen según la proporción de tiempo de cada uno de los muestreos.

Resultados

El cuadro 1 muestra los resultados fisicoquímicos de cada punto. No se presenta gran variación en los sitios, se evidencia una ligera acidez en los primeros 4 puntos y la temperatura no demuestra lo que ocurre durante el día ya que siempre fue tomada en horas de la mañana (entre 8 y 9 a.m.).

Se colectó un total de 741 individuos de 38 géneros distribuidos en 25 familias y 9 órdenes, con la limitación de no poder identificar a nivel de género familias como Chironomidae y Elmidae que seguramente hubieran elevado la cantidad de géneros (Cuadro 2). El análisis de variancia determinó que las diferencias en diversidad entre los sitios son significativas ($F= 10.299$, g.l.= 8/8, $p= 0.002$), mostrándose como más diversos el sitio 8 y los sitios a los que se les agregó veneno (6 y 7) y con la diversidad más baja el sitio 1 seguido del 5, 2 y 4, todos con entrada de aguas sucias. Por otra parte

según la cantidad de géneros colectados en cada sitio, el análisis de variancia determina que las diferencias son significativas ($F= 9.114$, g.l. = 8/8, $p= 0.003$) y con estos datos son los sitios 8 y 9 (poco alterados) los que presentan la mayor cantidad, los sitios 6 y 7 presentan pocos géneros y 1 y 5 son los que presentan la menor cantidad. Las diferencias en cantidad de individuos no resultan significativas ($F= 3.303$, g.l. = 8/8, $p= 0.055$), pero se dan más en los sitios 8 y 9 y menos en los sitios 6 y 7.

Cuadro 1. Datos fisicoquímicos de los sitios de muestreo.

	pH	Temp	O ₂ (ppm)	Silicat. (ppm)
sito 1	<7	26	11	35
sito 2	<7	25	12	40
sito 3	<7	25	12	40
sito 4	<7	25	8.3	50
sito 5	7,5	26	10	40
sito 6	8	25	11	50
sito 7	8	25	10	50
sito 8	8	25	10	50
sito 9	8	25	12	50

Cuadro 2. Lista de insectos acuáticos colectados en los sitios de muestreo

Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9
O. EPHEMEROPTERA									
Fam Baetidae									
<i>gen A</i>	-	-	-	10	-	-	-	1	2
<i>gen B</i>	-	-	-	3	-	-	-	2	-
<i>cf. Baetis sp.</i>	28	15	21	9	15	1	-	7	2
<i>Baetodes sp.</i>	-	-	3	-	-	-	2	7	6
<i>Camelobaetidius sp.</i>	-	1	1	-	1	-	1	10	-
Fam Leptohyphidae									
<i>Leptohyphes sp.</i>	-	14	11	13	11	1	2	37	54
<i>Tricorythodes sp.</i>	3	-	2	23	1	-	-	2	-
Fam Leptophlebiidae									
<i>Farrodes sp.</i>	-	3	2	1	-	1	2	-	2
<i>Thraulodes sp.</i>	-	7	11	4	9	-	1	15	17
O. ODONATA									
Fam Calopterygidae									
<i>Hetaerina sp.</i>	1	1	1	4	-	-	-	-	-
Fam Coenagrionidae									
<i>Heteragrion sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>cf. Telebasis sp.</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Fam Libellulidae									

Cuadro 2. Continuación

Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>cf. Brechmorhoga sp.</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-
O. PLECOPTERA									
Fam. Perlidae									
<i>Anacroneuria sp.</i>	-	-	-	-	-	1	1	2	2
O. HEMIPTERA									
Fam Gerridae									
<i>Rheumatobates sp.</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-
Fam Veliidae									
<i>Rhagovelia sp.</i>	1	4				1		1	2
O. BLATTODEA									
Fam indet.									
<i>gen indet</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1
O. COLEOPTERA									
Fam Ptilodactylidae									
<i>Anchytarsus sp.</i>	-	-	1	-	-	1	1	-	-
Fam Elmidae									
<i>gen indet.</i>	-	-	2	-	-	1	4	6	3
Fam Psephenidae									
<i>Psephenops sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Fam Staphylinidae									
<i>gen A</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>gen B</i>	-	-	1	-	-	-	1	1	-
O. TRICHOPTERA									
Fam Glossosomatidae									
<i>Protoptila sp.</i>	-	1	-	-	-	-	-	1	-
Fam Hydropsychidae									
<i>Leptonema sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	7
<i>Smicridea sp.</i>	1	1	-	-	-	1	-	1	2
Fam Leptoceridae									
<i>Nectopsyche sp.</i>	-	1	2	1	-	-	-	-	-
<i>Oecetis sp.</i>	-	-	-	2	-	-	-	-	-
Fam Philopotamidae									
<i>Chimarra sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1	7	2
O. LEPIDOPTERA									
Fam Pyralidae									
<i>Petrophila sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	-
O. DIPTERA									
Fam indet.									
<i>gen indet.</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	-
Fam Ceratopogonidae									
<i>cf. Forcipomyia sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Probezzia sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Fam Chironomidae									
<i>gen indet.</i>	49	28	7	19	24	2	8	24	5

Cuadro 2 (Continuación)

Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Fam Psychodidae									
gen A	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Marina</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	3	-
Fam Simuliidae									
<i>Simulium</i> sp.	-	12	27	-	-	-	-	34	6
Fam Stratiomyidae									
<i>Odontomyia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Total individuos	84	88	93	90	61	12	28	168	117
Total géneros	7	12	15	12	6	11	15	22	18
H	1.5096	2.9107	3.0001	2.9656	2.1681	3.4183	3.4787	3.5746	2.9661
J	0.5377	0.8119	0.7679	0.8272	0.8387	0.9881	0.8904	0.8016	0.7113

Según el índice de similitud de morisita (Fig. 2), los sitios más semejantes son el 5, 2 y 1. El sitio 8 (cerca del bosque) se asemeja más a este grupo que a los sitios 3 y 9 que tenían poca y ninguna influencia de aguas sucias. El sitio 4, que se esperaba unido con el primer grupo es disímil de todos en general; por otra parte, los sitios 6 y 7 se unen con un porcentaje de similitud relativamente bajo pero siempre aislados del resto de los sitios.

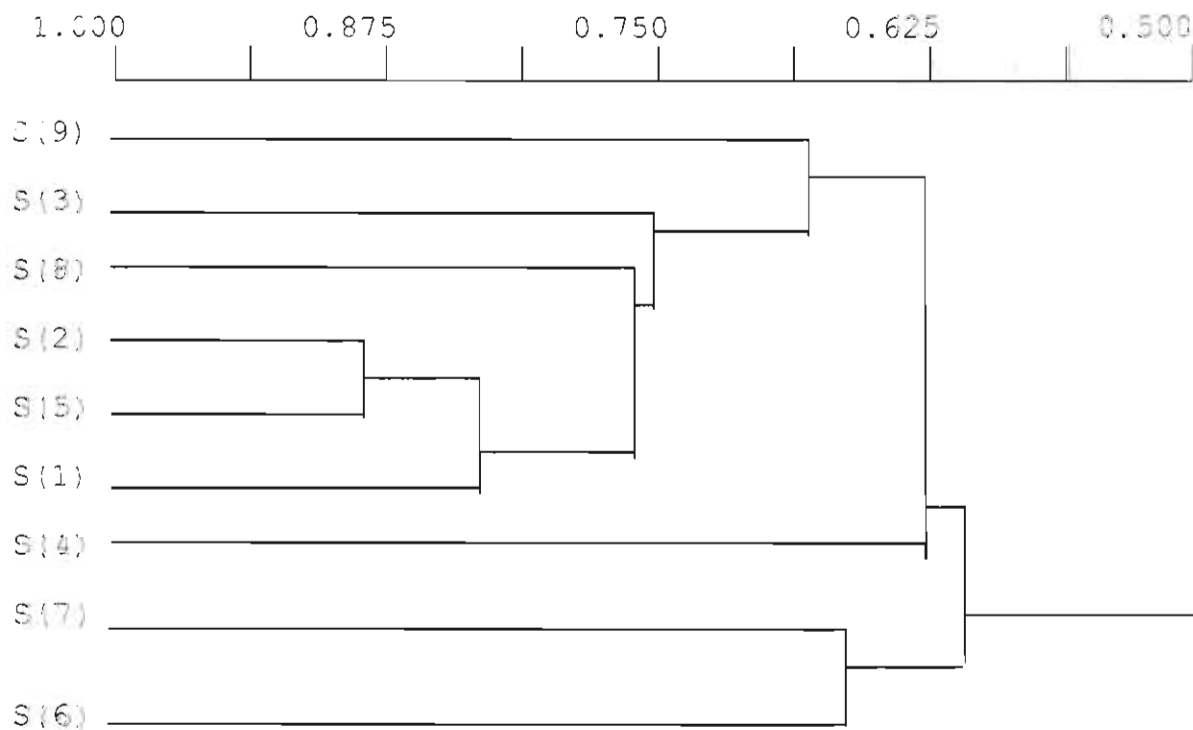


Fig. 2 Dendrograma de similitud basado en el índice de similitud de Morisita para los sitios de colecta.

El cuadro 3 presenta los géneros colectados en los sitios con entrada de aguas sucias y los que no las tenían. Se destaca la ausencia, en los sitios con influencia directa de contaminantes, de géneros como *Baetodes*, *Telebasis*, *Anacroneuria*, todos los coleópteros que si están presentes en las otras muestras, *Chimarra*, *Leptonema*, *Petrophila*, *Forcipomyia*, *Maruinia* y *Odontomyia*, por otra parte la disminución en géneros como *Simulium* y *Leptohyphes* y un aumento considerable en los Chironómidos. En el sitio 3 se encuentra poca cantidad de chironómidos, una cantidad importante de individuos de *Simulium* y sólo comparte dos géneros (*Nectopsyche* y *Hetaerina*) con el grupo de influencia directa que no están en los sitios que no reciben agua sucia.

Cuadro 3. Características de los géneros compartidos entre los sitios que reciben aguas negras en forma directa (1, 2, 4 y 5), de forma indirecta (3) y los sitios que no las reciben (8 y 9). (Las tres primeras letras corresponden a las primeras letras del orden)

	directa	indirecta	nula	Agua (Roldán 1988)	Alvarez 1996
EPH BaeA	10		3		
EPH BaeB	3		2		
EPH <i>Baetodes</i>		3	13	limpia, tolera un poco	
EPH <i>Camelobaetidius</i>	2	1	10		
EPH cf. <i>Baetis</i>	67	21	9	limpia	
EPH <i>Farrodes</i>	4	2	2		
EPH <i>Leptohyphes</i>	38	11	91	ligeram. cont.	
EPH <i>Thraulodes</i>	20	11	32	limpia a ligeram. cont.	
EPH <i>Tricorythodes</i>	27	2	2	medianam. cont.	
ODO cf. <i>Brechmorhoga</i>	1			oligotrófica	
ODO <i>Hetaerina</i>	6	1		oligomesotrófica	
ODO <i>Telebasis</i>		1		oligomesotrófica	
PLE <i>Anacroneuria</i>			4	muy limpia	sólo en agua limpia*
HEM <i>Rhagovelia</i>	5		3	oligotrófica	
HEM <i>Rheumatobates</i>	1				
BLA gen indet			1		sólo en Bosque primario
COL <i>Anchytarsus</i>		1			
COL Elmidae		2	9		más en Bosque secund.
COL <i>Psephenops</i>			2		
COL <i>Stap A</i>			2		sólo en Bosque primario
COL <i>Stap B</i>			2		sólo en Bosque primario
TRI <i>Chimarra</i>			9	oligotrófica	sólo en agua limpia*
TRI <i>Leptonema</i>			9	oligo a eutrófica	
TRI <i>Nectopsyche</i>	2	1		oligomesoeutrófica	
TRI <i>Oecetis</i>	2			oligo a eutrófica	
TRI <i>Protoptila</i>	1		1	oligotrófica	
TRI <i>Smicnidea</i>	2		3	oligo a eutrófica	
LEP <i>Petrophila</i>			2	oligotrófica	
DIP cf. <i>Forcipomyia</i>			1		
DIP Chironomidae	120	7	29	tolerante	aumenta en agua sucia*

Cuadro 3 (Continuación)

	directa	indirecta	nula	Agua (Roldán 1988)	Alvarez 1996
DIP <i>Maruina</i>			3	oligotrófica	más en Bosque secund.
DIP <i>Odontomyia</i>			2	mesoeutrónica	
DIP <i>Simulium</i>	12	27	47	oligotrófica	aumenta en agua limpia*

* Springer (com. pers.)

El cuadro 4 muestra los géneros colectados en los puntos 6 y 7 antes y después de que agregaron el veneno. Se debe resaltar que uno de los individuos del O. Plecoptera, colectado más cerca del punto donde se agregó el veneno, se encontró muerto. Muchos de los géneros se hacen raros después del veneno y son pocos los que aparecen como nuevos (cf. *Baetis*, *Rheumatobates*, *Probezzia* y otros dos dípteros no identificados). La diferencia en cantidad de géneros no resulta significativa con la prueba de chi-cuadrado ($\chi^2 = 2.03$, g.l. = 1, $p = 0.15$), pero al analizar la cantidad de individuos, la diferencia sí resulta significativa ($\chi^2 = 119$, g.l. = 1, $p < 0.0001$).

Cuadro 4. Géneros y cantidad de individuos colectados en los sitios 6 y 7 antes y después de agregado el veneno.

	con veneno	sin veneno
EPH Baetidae		4
EPH cf. <i>Baetis</i> sp.	1	
EPH <i>Baetodes</i> sp.	2	6
EPH <i>Leptohyphes</i> sp.	3	17
EPH <i>Tricorythodes</i> sp.		3
EPH <i>Farrododes</i> sp.	3	1
EPH <i>Hagenulopsis</i>		2
EPH <i>Thraulodes</i> sp.	1	41
ODO <i>Heteragrion</i> sp.	1	7
ODO <i>Philogenia</i>		1
ODO gen indet		2
ODO <i>Cora</i>		7
ODO <i>Palaemnema</i>		1
PLE <i>Anacroneuria</i> sp.	2	34
HEM Gerridae		6
HEM <i>Ambrysus</i>		2
HEM <i>Rheumatobates</i> sp.	1	
HEM <i>Rhagovelia</i> sp.	1	20
BLA gen indet		12
COL Elmidae	5	6
COL gen indet 2		1
COL <i>Psephenops</i> sp.		4
COL <i>Anchytarsus</i> sp.	2	3

Cuadro 4. Continuación

	con veneno	sin veneno
COL <i>Elodes</i>		2
COL Staphylinidae	1	5
TRI Glossosomatidae		11
TRI <i>Leptonema sp.</i>		3
TRI <i>Smicridea sp.</i>	1	40
TRI <i>Nectopsyche sp.</i>		1
TRI <i>Chimarra sp.</i>	1	2
TRI <i>Phylloicus</i>		2
LEP <i>Petrophila sp.</i>		2
DIP <i>gen indet 1</i>	2	
DIP <i>Probezzia sp.</i>	1	
DIP Chironomidae	10	1
DIP <i>gen indet 2</i>		3
DIP Psychodidae	1	
DIP <i>Simulium sp.</i>		7
DIP <i>Hexatoma</i>		1
Total individuos	39	260
Total géneros	18	34

Discusión

A pesar de que es evidente que en ciertos puntos se da la entrada de agua contaminada a la quebrada, los datos fisicoquímicos no muestran grandes diferencias entre los sitios de muestreo. La validez de estos resultados es poco confiable por posibles errores a la hora de la determinación de colores que implican los métodos químicos utilizados, bajo estas condiciones no se puede concluir que la calidad del agua de la Quebrada sea buena en todos los puntos. Con otros métodos de análisis como el de coliformes, dependencia biológica de oxígeno (DBO), pesticidas, metales pesados y nutrientes, no accesibles para este trabajo, probablemente se hubiesen detectado diferencias significativas en los sitios.

Basando el análisis en la diversidad que presentan los sitios, la situación se torna diferente y se puede decir que, en este estudio, una baja diversidad indica contaminación orgánica, como es el caso de los sitios que reciben aguas sucias. Estos datos de diversidad más baja se explican en gran medida por la presencia de un alto número de chironómidos en todos estos sitios y la baja representación de otros géneros que resultan poco tolerantes. La familia Chironomidae es sumamente adaptable a casi cualquier condición de contaminación (Coffman y Ferrington 1996) por la presencia de hemoglobina en su sistema circulatorio, lo que les permite vivir en situaciones anóxicas, por lo que, cuando el resto de organismos se ausenta, los chironómidos utilizan sus nichos y aumentan su población (M. Springer, com. pers.). No se puede concluir de la misma manera, que en este caso, una diversidad alta implica un ambiente óptimo, ya que, los sitios 6 y 7 tuvieron el efecto del veneno, que probablemente mató a la mayoría de organismos dejando unos cuantos representantes de algunos géneros, lo que hace que la distribución de los individuos aparente ser ideal desde un punto de vista matemático (misma cantidad de individuos por género presente).

La separación de los sitios 6 y 7 del resto (Fig. 2), puede deberse al efecto del veneno, por otra parte, los sitios más semejantes tienen la influencia constante de aguas negras, sin embargo, sitios con poca influencia humana son relativamente semejantes a este grupo, lo que podría indicar que la contaminación no es tan severa para la mayoría de los géneros y sólo unos pocos, muy sensibles, son los que hacen la diferencia entre los sitios de esta quebrada.

Al comparar los sitios que reciben aguas sucias con los que no las reciben y los datos de tolerancia (Cuadro 3), algunos de estos géneros son indicadores de agua limpia o poco contaminada, pero para muchos de los organismos no hay datos al respecto. Se debe destacar que cf. *Baetis* no tiene una identificación segura, por lo que no se puede concluir nada respecto a la tolerancia a contaminantes que reporta Roldán (1988). Se destacan varios organismos ausentes en agua sucia que podrían servir como indicadores de contaminación, sin embargo, se presentan casos en que la definición de Roldán es muy amplia como *Leptonema*, *Odontomyia* y *Telebasis* entre otros, que señala habitan en aguas de oligo a eutróficas, porque están incluyendo a varias especies con diferentes grados de tolerancia; por otra parte, géneros como *Tricorythodes* se esperarían en mayor cantidad en sitios limpios sin embargo el dato que presenta el cuadro puede deberse a algunas especies en particular que son más tolerantes. Estas situaciones hacen necesario que los análisis y la determinación de tolerancia sean a nivel de especie, para que los datos obtenidos sean utilizados como indicadores con mayor credibilidad.

Se presentan 3 casos que con certeza, a nivel de género y uno a nivel de familia, pueden ser determinantes de calidad de agua; el género *Anacroneturia* (Plecoptera) que se da únicamente en aguas muy limpias y bien oxigenadas (Roldán 1988), el género *Chimarra* (Tricoptera) que se presenta en aguas oligotróficas (poca materia orgánica y bien oxigenada) (Roldán 1988), que podría ser sinónimo de agua limpia, aunque esta clasificación no incluye otros contaminantes como metales pesados y pesticidas. Por otra parte, del Orden Diptera, el género *Simulium* siempre muestra mayor abundancia en aguas limpias, mientras que la familia Chironomidae aumenta su abundancia en agua sucia (M. Springer, com. pers.). Se podría decir, por las abundancias de Chironomidae y *Simulium*, que la influencia del agua sucia que entra en la quebrada aguas arriba, no es tan grave para los insectos acuáticos presentes en el sitio 3 y que la autopurificación del río puede hacer a este sitio favorable para que habiten organismos poco tolerantes.

Al comparar con el trabajo de Alvarez (1996), todos los géneros coinciden con el tipo de ambiente en que fueron colectados por él y se podría decir que, además de los 4 casos ya mencionados, los coleópteros y la cucaracha (Blattodea) encontrados en las colectas de la Cañaza, funcionan como indicadores de agua poco intervenida, sin embargo, se debe hacer un estudio profundo de su biología para determinar tolerancia y poder llegar a esta conclusión.

Las diferencias que se muestran en las colectas de los sitios 6 y 7 antes y después del veneno, podrían deberse a varios factores. Antes del veneno fueron 5 personas las que colectaron, cada una con una imagen de búsqueda probablemente diferente, lo que puede ocasionar la ausencia de algunos géneros y la presencia de unos pocos nuevos después del veneno, sin embargo las diferencias son tan grandes, que el efecto del veneno parece bastante importante. Es muy probable que el plecóptero encontrado muerto sea por causa del veneno y que las reducciones tan drásticas en los individuos de la mayoría de los géneros, se deban más a esta acción que a los tipos de colectores. El análisis hecho para determinar significancia en las diferencias de cantidad de géneros no es el más apropiado porque la relación de nuevos taxa no es lineal y los datos esperados no son tan confiables como lo son para la cantidad de individuos.

Se podría concluir que el uso de insectos acuáticos como indicadores de calidad en un cuerpo de agua que corre, es bastante apropiado, sin embargo, el análisis ideal debe hacerse a nivel de especie y se debe dedicar mucho esfuerzo al estudio de la biología y ecología de éstas en las zonas tropicales, para poder tener datos confiables sobre estructuras de población y tolerancia a contaminantes.

Bibliografía

- Alvarez, J.A. 1996. Utilización de macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad del agua. Río Jaba. Cantón de Coto Brus, Costa Rica. Curso OET 796 Agroecología. 17 pp
- Coffman, W.P. y L.C. Ferrington Jr. 1996. Chironomidae. En: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds.). An Introduction to the aquatic insects of North America. 3 edición. Kendall/Hunt Publishing Company. pp: 635-754.
- Deutsch, W. 1993. Aquatic Resource Management. Tropical Managed Ecosystems 934, Organization for Tropical Studies and Auburn University International Center for Aquaculture and Aquatic Environments. 83 pp.
- Drake, N.L., M. Mizak, C.R. Preuss y M. Seandel. 1993. Aquatic invertebrates as a bioindicator of river water quality in Coto Brus, Costa Rica. Darmouth studies in tropical ecology. Darmouth College: Dept of Biological Sciences.
- Jiménez, G., H. Pereira, J.E. Euceda y J.A. Alvarez. 1996. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de agua en la cuenca del río Puerto Viejo Sarapiquí, Costa Rica. Curso OET 796 Agroecología. 16 pp.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, Publishers, New York. pp: 336-339 y 464.
- Mason, C.F. 1984. Biología de la contaminación del agua dulce. Editorial Alhambra, S.A. Madrid. pp: 125.
- Resh, V.H. y J.D. Unzicker. 1975. Water quality monitoring and aquatic organisms: the importance of species identification. Journal Water Pollution Control. Vol 47: 9 - 19
- Roldán, G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquía. Editorial Presencia. Bogotá. 359 pp.
- Schmidt, V. 1996. La composición de la macrofauna bentónica del Río Segundo en la parte del Parque Residencial del Monte, San Rafael de Heredia, Costa Rica. Laboratorio de Limnología, Escuela de Biología, Universidad Nacional. Heredia. 18 pp.
- Springer, M. y C. de la Rosa, (eds) (en preparación). Guía para la identificación de los artrópodos de agua dulce de Costa Rica. South Florida Water Management District.

Polimorfismo en rasgos cuantitativos de castas en zompopas (*Atta* sp.) y relación con la división de labores, Quebrada La Gamba.

Cristina Villavicencio Rosales

En todas especies de hormigas se pueden encontrar a nivel reproductivo dos castas básicas dentro de las hembras: la reina, que es reproductivamente activa y un grupo muy variable de hormigas determinada como obreras, son las hembras estériles. Sin embargo en algunas ocasiones los machos son definidos como una "casta" adicional (Wilson 1977). Dentro de las obreras se han definido varios tipos de castas, en algunas especies de hormigas se clasifican a nivel físico y funcional. Por ejemplo los soldados son referidos como obreras mayores, que difieren de las obreras menores, en cuanto a la función de labor en la colonia y en rasgos físicos. La casta debe ser estable durante uno o más etapas de su ciclo en la colonia (Wilson, 1983).

En insectos sociales especialmente en colonias de hormigas se se usa el término polimorfismo, como la coexistencia de dos o más castas funcionales dentro del mismo sexo. Este polimorfismo se define como una variación en rasgos principalmente cuantitativos que separan a los grupos en castas físicas. Este concepto se le ha usado como la variación genética no continua en una población (como se expresa en la literatura genética), en este caso en hormigas (Wilson, 1997). Mayr en 1963 propuso el término de polyphenismo para variación no genética, principalmente al referimos a castas en individuos sociales (Wilson, 1983). Es una regla, pero no estricta en la definición del polimorfismo, que todas las castas aparecen en el curso de desarrollo de la colonia. Además, algunas obreras cambian de labor, ellas en determinado momento de su vida cambian de casta a nivel funcional o comportamental, pero no implica un cambio de casta física (Wilson 1983).

El polimorfismo puede ser analizado en función de dos variables de crecimiento en las hembras adultas. La primera como un crecimiento alométrico, que se define como diferencias en la tasa de crecimiento de dos partes del cuerpo. Mucho del crecimiento en animales es alométrico (Wilson 1977), como lo es en estudios de obreras, se analiza principalmente la variación de tamaño de la cabeza entre las castas (Wilson 1983). La segunda como el análisis de la variación de tamaño del individuo dentro de la colonia (intracolonia). Ocurre sobre un rango tamaño suficiente, pero que se encuentren en los extremos del rango de tamaño, según la edad de la colonia. Se ha observado que la primera y segunda variable usualmente están asociados (Wilson 1983).

Todos los grados de alometría de la casta de obreras pueden ser demostrados en diferentes especies de hormigas, progresando de un absoluto monomorfismo hasta un alto grado polimorfismo en algunos grupos. Las casta de obreras de la mayoría de géneros y especies de hormigas son monomórficas, son isométricas o muestran un tamaño de variabilidad limitado y su distribución de frecuencia es unimodal como por ejemplo las formicidae, en *Formica exsectoides*. Otros géneros en myrmicidae el monomorfismo aparece como un rasgo secundario. Sin embargo es difícil determinar el límite entre uno y otro (Wilson 1983)

En este trabajo se pretende determinar las casta en la zompopas (*Atta* sp) por medio de mediciones cuantitativas de diferentes partes del cuerpo y relacionarlas con las diferentes funciones en la colonia.

Métodos

Colecta

Se colectaron 200 individuos de una colonia cerca de la Quebrada Gamba, Golfito. El muestreo se realizó en diferentes entradas: se localizaron tres entradas de hojas y dos de botadero de desechos,

que consistían principalmente en partículas de suelo. La colecta de soldados fue en una de las entradas de transporte de hojas, después de golpear el nido repetidas veces.

Se clasificaron según el sitio donde se colectaron:

- 1- *Desechos*: cincuenta hormigas que se localizaron donde sacaban materiales de desecho del nido.
- 2- *General de trillo*: cincuenta hormigas al azar, estas contenían todas las que estaban en el camino de transporte de hojas.
- 3.a- *Hormigas con hojas*: hormigas que cargaban hojas, localizadas en el trillo.
- 4.b- *Hormigas sobre hojas*: las pequeñas que se transportan o montan sobre las hojas que cargan las otras hormigas, llamadas en la literatura "hitch hikers" o jinetes (Wilson 1977).
- 5- *Soldados*: Las hormigas colectadas después de golpear en nido y destruir una de las entradas, que salían en una actitud defensiva.

Todas las hormigas se montaron en cajas de petri con esmalte de uñas, numeradas por sitio de colecta.

Medición

Se utilizó un micrómetro con un estereoscopio. Las variables medidas para cada uno de los individuos fueron (Fig. 8):

CAVER: longitud de la cabeza.

CAHOR: ancho de la cabeza, parte superior de la cabeza (arriba).

CAOH: ancho de la cabeza, a la altura de los ojos.

MAND: longitud de la mandíbula.

SEGFE: longitud del fémur de la segunda pata.

TERFE: longitud del fémur de la tercera pata.

ANTO: Ancho del tórax, parte superior.

LONTO: Longitud del tórax.

Las variables del ancho de la cabeza se escogieron debido a que son utilizadas en diversos estudios encontrados en la literatura (Wilson 1977). Las medidas del ancho de la cabeza y el resto de ellas permite caracterizar el aspecto general de la hormiga, a excepción del abdomen. Otro motivo por el que se escogieron por la facilidad de definir.

Análisis

Se utilizó el análisis de regresión como una forma de distinguir castas físicas. Este método ha sido empleado por diferentes autores, entre ellos Wilson (1977), para mostrar el cambio alométrico relacionado con las castas en hormigas. Además poder asociarlas con diversas funciones. La regresión calcula la pendiente, esta determina la divergencia entre dos partes del cuerpo, junto con un aumento del tamaño total del individuo y puede referirse a la alometría. Pero si es la pendiente igual a la unidad, es decir que no hay divergencia en las partes del cuerpo, el crecimiento es isométrico (Wilson 1997).

Resultados

La relación que se encontró entre todas las medidas de la cabeza y cuerpo en el grupo de desechos, de trillo, las que cargan hojas y las que vienen sobre las hojas es una correlación positiva alta, tanto entre las mismas medidas de la cabeza como entre cabeza y tórax (Cuadro 1 y 2). En los soldados como se observa en el cuadro 3, presenta pocas correlaciones altas y se refieren a las medidas de la cabeza, el resto de las variables las correlaciones positivas son bajas y no son significativas. Algunas como las que existe entre el ancho del tórax con mandíbula y con el tercer fémur la correlación es negativa, resultados que son diferentes a los grupos anteriores.

En la fig. 1 se presentan dos variables que se midieron a nivel de la cabeza. Se puede observar en las hormigas de todos los grupos que el crecimiento del ancho de la cabeza es proporcional al ancho

de la cabeza a la altura de los ojos. Para estas hormigas se puede decir que tienen un crecimiento isométrico en las dimensiones del ancho de la cabeza, pero si se compara con la longitud de la cabeza (fig. 2), las cabezas de las hormigas tienden a ser proporcionalmente más anchas con respecto a su longitud. En el caso de los soldados se puede determinar que los individuos van a tener cabezas más anchas arriba de los ojos que a la altura de los ojos. Además cuando las hormigas van aumentando de tamaño, el desarrollo de la longitud de la cabeza es menor con respecto al ancho de la cabeza. Las hormigas sobre las hojas tienen un crecimiento isométrico, tienden a ser con cabezas de tamaño proporcional entre la longitud y ancho de la cabeza (fig. 2).

En un análisis del subgrupo de hormigas con hojas y sobre hojas, junto con las hormigas de desechos (fig. 3), se puede observar una separación parcial con respecto al ancho de la cabeza. Las de cabezas más pequeñas corresponden a las que van sobre las hojas, pero algunas en este rango tienen la función de tirar los desechos fuera del nido, es decir con las mismas dimensiones de las "jinetes". También hormigas que tienen la función de cargar hojas se encuentran dentro de las dimensiones de cabeza de las que sacan los materiales de desecho.

La longitud de la cabeza tiene un desarrollo mayor (o más rápido) con respecto a la longitud de la mandíbula para los grupos de desechos, trillo y hormigas con hojas (Fig. 4). En estas hormigas se presenta con cabeza grande y mandíbula pequeña. Las hormigas sobre las hojas y los soldados tienden a tener cabeza no tan proporcional al compararse con la mandíbula. Para los soldados, se encuentra variación de esta casta entre ambas variables, lo que significa que van a presentarse individuos con cabeza larga y mandíbula pequeña u otros relación entre ambas variables.

En el tórax la longitud crece alométricamente en relación al ancho del mismo (fig.5), en todos los grupos. En los soldados se presenta un comportamiento similar como las anteriores variables, una baja correlación de dos variables; con una tendencia al aumento más rápido del ancho que del larga, pero con un patrón de variación en la distribución de tamaños similar a las variables de la fig. 4.

Si tomamos en cuenta las dos partes del cuerpo, cabeza y tórax, en la fig. 6 se encontró una relación alométrica entre las dos variables con un desarrollo más rápido del tórax en relación al ancho de la cabeza. Sin embargo, en los soldados que esta relación es inversa, es decir que individuos tienden a ser con cabeza más ancha que la longitud del tórax. La longitud del segundo fémur, en todos los grupos, llega a tener un crecimiento más rápido que el ancho de la cabeza, excepto para los soldados se encontró lo contrario (Fig. 7).

Discusión

En hormigas como el género *Atta*, se ha creado un arreglo complejo de castas físicas, por medio de la programación de la divergencia de líneas de desarrollo de los individuos, a lo largo de una diferenciación alométrica dentro de dichas líneas. En el curso de la evolución de este grupo, se formó la división de labor relacionado al tamaño de las obreras, acompañado con la adición del crecimiento alométrico (Holldober y Wilson 1990).

En las obreras se pueden encontrar individuos con una proporción de cabeza que varía al aumentar el tamaño. Por ejemplo, en las hormigas de desechos, las que cargan hojas y las de trillo presentan un mayor aumento en el ancho de la cabeza con respecto a la longitud de la cabeza y mandíbula. En las hormigas sobre las hojas el ancho de la cabeza es menor que la longitud de la cabeza, pero la mandíbula es proporcional al primero. Los estudios de casta y división de labor en *Atta cephalotes*, se experimentó en la eliminación de obreras que cargan hojas. La colonia no responde para adicionar el grupo que se redujo, sino que las hormigas de las clases de tamaño adyacentes tomaron posesión en la función de coleccionar hojas (Wilson 1983). Esto puede explicar de alguna manera que las hormigas de desecho y las que cargan hojas presentan una misma proporción de cabeza y mandíbula. El mantenimiento de esta relación puede estar asociado con la carga de hojas.

o desechos, debido a que tienen una función similar y pueden ejercer las dos labores, a pesar de que se pueden separar con respecto al ancho de la cabeza, las primeras van siendo mas pequeñas que las que cargan hojas, con algunas excepciones de hormigas que son del mismo tamaño que el otro grupo (Holldober y Wilson 1990).

Los cambios morfológicos pueden identificar a las obreras con una función determinada (Wilson,1977). En el caso de los soldados, el ancho de la cabeza y la longitud de la mandíbula es mucho mayor que el resto de los grupo, este aumento de la cavidad cefálica podría almacenar más músculo para el mejor manejo y fuerza en las mandíbulas. Lo que las hormigas de este tamaño presentan las características propias de la función de defensa en la colonia (Holldober y Wilson 1990). Sin embargo, en este grupo se observó que existe un patrón de variación constante entre todas las medidas del cuerpo, se puede decir que las obreras no tienen una presión de desarrollo entre ellas mismas.

El polimorfismo de muchas especies de hormigas es un patrón de variación que fue generado durante la evolución y es desplegado en cada colonia en el curso de su ciclo de vida. La determinación de castas físicas, puede ser determinado por dos ideas manejadas desde 1950. Una de ellas es que la casta es determinada genéticamente, con una respuesta particular a un grupo de genes. Otra idea que se maneja, pero que es muy relacionada con la anterior, es que se tiene un polimorfismo controlado por la plasticidad fenotípica por un único grupo de genes. Este grupo de genes puede ser activado dentro del huevo (blastogénesis), por estímulos nutricionales, es decir a nivel del material nutriente almacenado en el huevo. Si la determinación ocurre en la larva parece probable que la nutrición tenga un papel importante, también llamado trofogénesis. Gregg en 1942 descubrió que los soldados de *Pheidole morrisoni* tiende a una transformación inhibitoria de la larva de su propia casta, este resultado es paralela a las termitas. Sin embargo, los datos de Gregg no determinan en si el mecanismo, pero provee que la determinación de los soldados es fenotípica además de estrictamente genotípica. En 1950 con una cantidad modesta de evidencia a ocurrido para indicar que las castas de las hembras son determinadas por factores genéticos y ambientales, por lo tanto además de la importante nutrición larval hay otros aspectos involucrados (Holldober y Wilson 1990). Sin embargo, los estudios no son suficientes para los mecanismos específicos por los cuales se da el polimorfismo en las obreras.

Bibliografía

- Holldober, B. y Wilson, E. O. 1990. The ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts. 732p.
- Weber, N. A. 1982. Fungus ants, pp 255-363.. En: Hermann, H. R. (De) Social Insects, , Nueva York. 385pp.
- Wilson, E. O. 1983. b.Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). III. Behavior Ecol. Sociobiol. 14:47-54.
- Wilson, E. O. 1983. b.Casta and diviosn of labor in leaf -cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). IV. Behavior Ecol. Sociobiol. 14:55-60.
- Wilson, E. O. 1977. The insect Societies. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge. Massachusetts.

Cuadro 1. Correlaciones (r) entre rasgos de la cabeza y el torax en Zompopas. Esquina superior hormigas de desechos (n=50), esquina inferior grupo del trillo de hormigas que cargan hojas (n=50).

	CAVER	CAHO	CAOH	MAND	SEGFE	TERFE	ANTO	LONTO
CAVER		.93*	.93*	.65*	.80*	.77*	.82*	.82*
CAHO	.94*		.99*	.78*	.85*	.81*	.87*	.85*
CAOH	.95*	.99*		.76*	.83*	.80*	.86*	.86*
MAND	.84*	.89*	.91*		.74*	.67*	.71*	.70*
SEGFE	.95*	.98*	.99*	.90*		.94*	.91*	.89*
TERFE	.91*	.95*	.95*	.89*	.95*		.88*	.87*
ANTO	.78*	.82*	.83*	.76*	.83*	.81*		.89*
LONTO	.94*	.97*	.98*	.91*	.98*	.94*	.81*	

* Correlación de las variables es significativamente de cero (P<0.05)

Cuadro 2. Correlaciones (r) entre rasgos de la cabeza y el torax en Zompopas. Esquina superior grupo de hormigas con hojas (n=29), esquina inferior hormigas sobre hojas (n=21).

VARIB	CAVER	CAHO	CAOH	MAND	SEGFE	TERFE	ANTO	LONTO
CAVER		.91*	.87*	.82*	.90*	.82*	.88*	.87*
CAHO	.79*		.98*	.87*	.97*	.92*	.99*	.95*
CAOH	.83*	.96*		.87*	.96*	.91*	.97*	.93*
MAND	.38	.57*	.66*		.85*	.85*	.84*	.83*
SEGFE	.77*	.87*	.95*	.72*		.90*	.97*	.94*
TERFE	.78*	.94*	.97*	.68*	.97*		.92*	.85*
ANTO	.75*	.87*	.92*	.64*	.89*	.91*		
LONTO	.67*	.88*	.93*	.71*	.95*	.94*	.90*	

* Correlación de las variables es significativamente de cero (P<0.05)

Cuadro 3. Correlación (r) entre rasgos de cabeza y torax de los soldados (N=50).

VARIB	CAVER	CAHO	CAOH	MAND	SEGFE	TERFE	ANTO	LONTO
CAVER								
CAHO	.74*							
CAOH	.64*	.89*						
MAND	.15	.12	.01					
SEGFE	.14	.19	.19	.27				
TERFE	.33*	.51*	.45*	.14	.29*			
ANTO	.31*	.37*	.35*	-.03	.14	-.07		
LONTO	.50*	.67*	.67*	.03	.25	.49*	.24	

* Correlación de las variables es significativamente de cero (P<0.05)

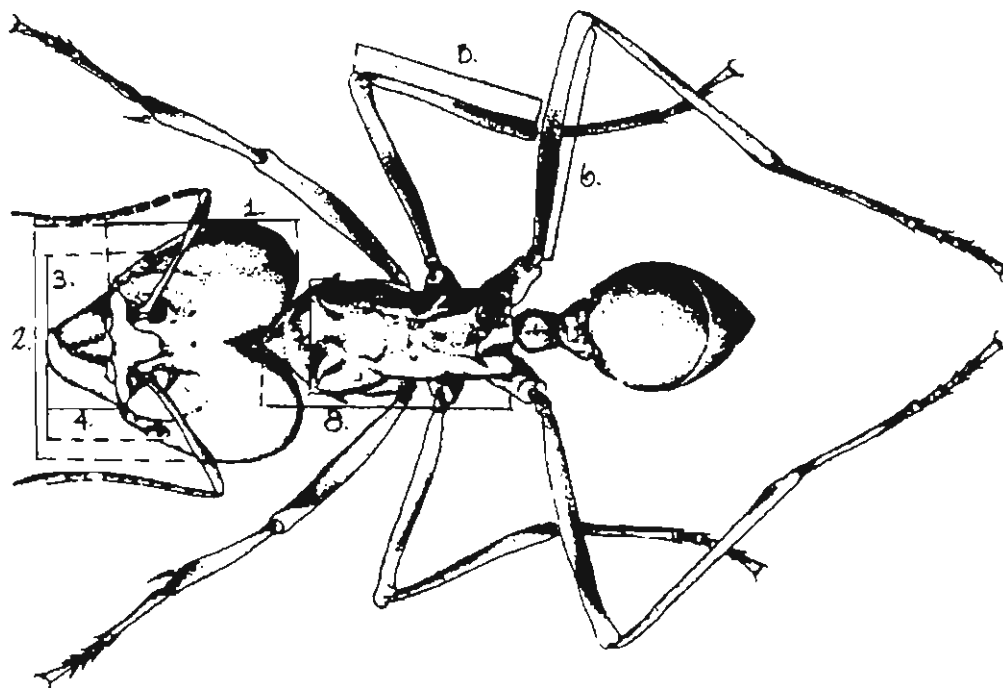


Fig. 8. Medidas del cuerpo de las hormigas. 1. *CAVER*: longitud de la cabeza; 2. *CAHOR*: ancho de la cabeza, parte superior de la cabeza (arriba); 3. *CAOH*: ancho de la cabeza, parte inferior que incluye los ojos en la medida; 4. *MAND*: longitud de la mandíbula; 5. *SEGFE*: Fémur de la segunda pata; 6. *TERFE*: Fémur de la tercera pata; 7. *ANTO*: Ancho del tórax, parte superior; y 8. *LONTO*: Longitud del tórax.

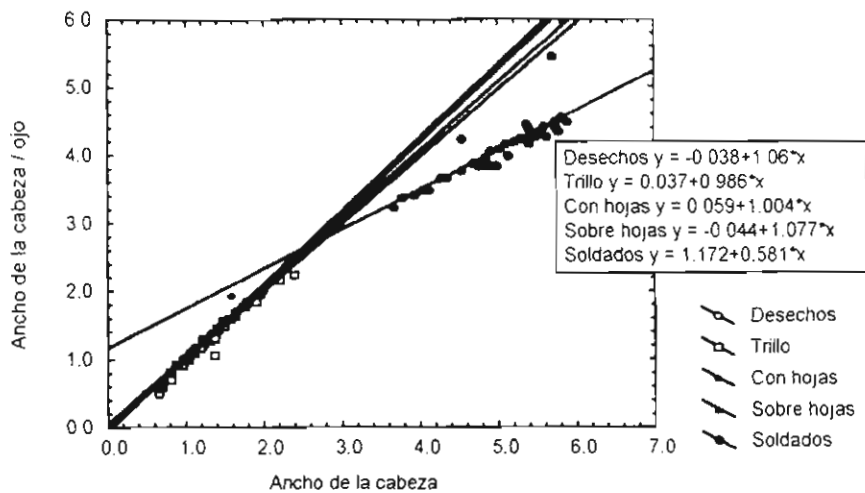


Fig 1. Regresion de variables en ancho de cabeza, para todos los grupos

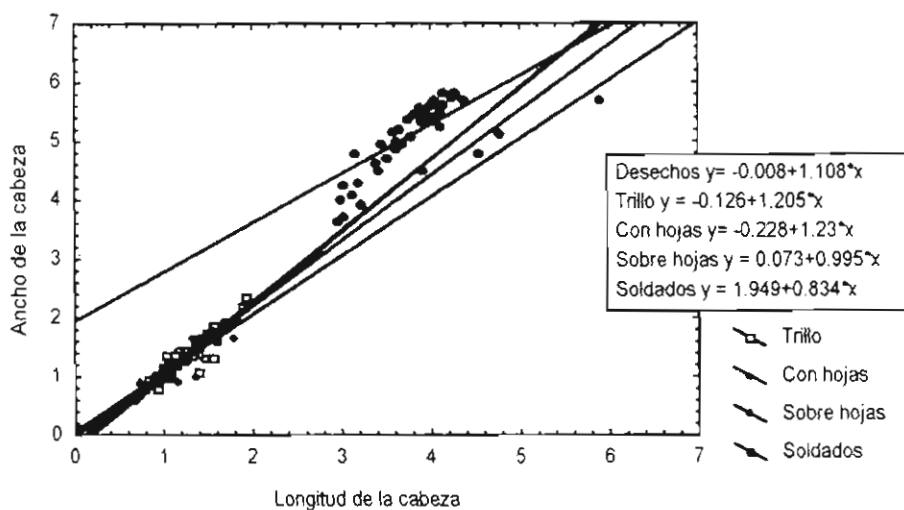


Fig 2. Regresion de dos variables de la cabeza, por grupo.

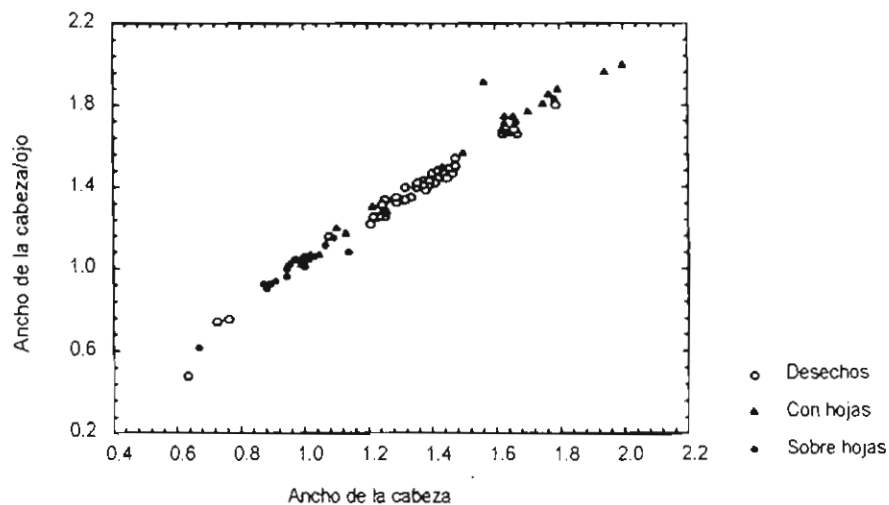


Fig 3. Distribucion de dos variables de ancho de la cabeza para tres grupos

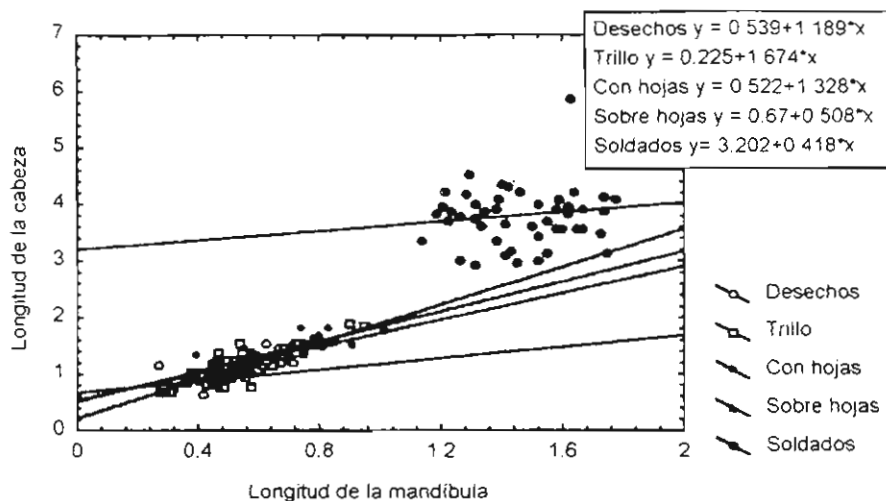


Fig 4. Regresión de dos variables de la cabeza por grupo.

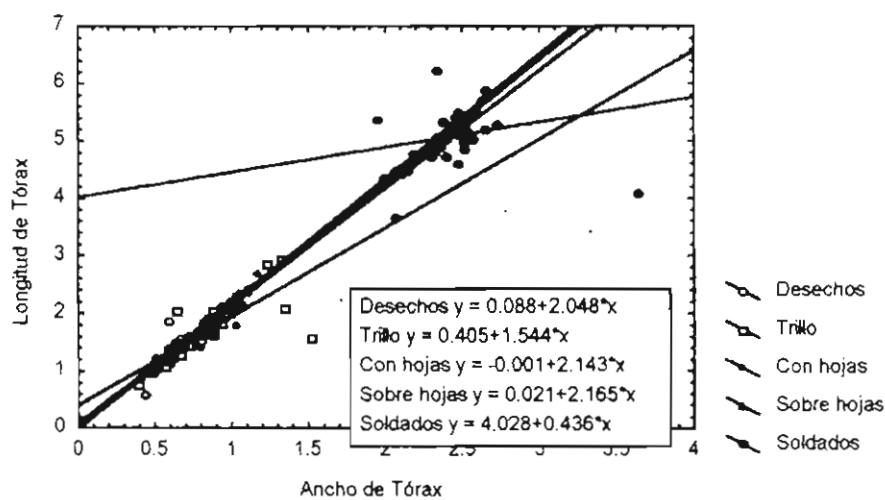


Fig 5 Regresión de dos variables a nivel del tórax, por grupo.

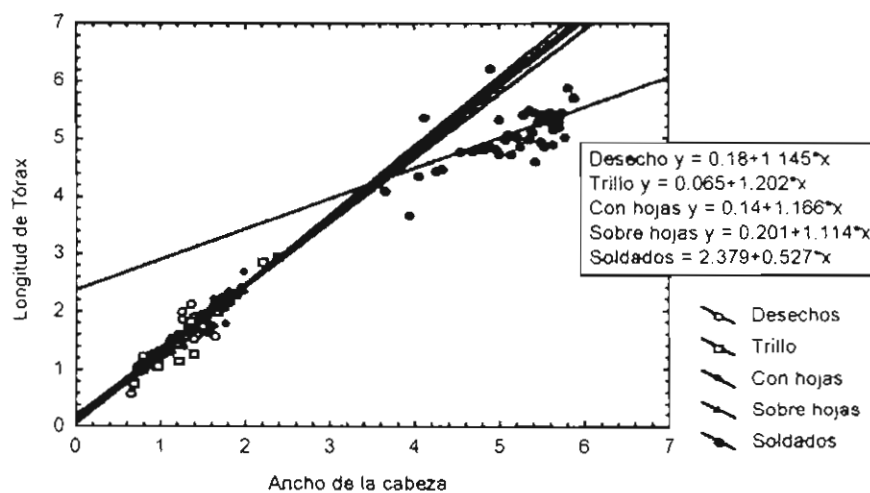


Fig 6 Regresión de dos variables, de cabeza y tórax, para cada grupo

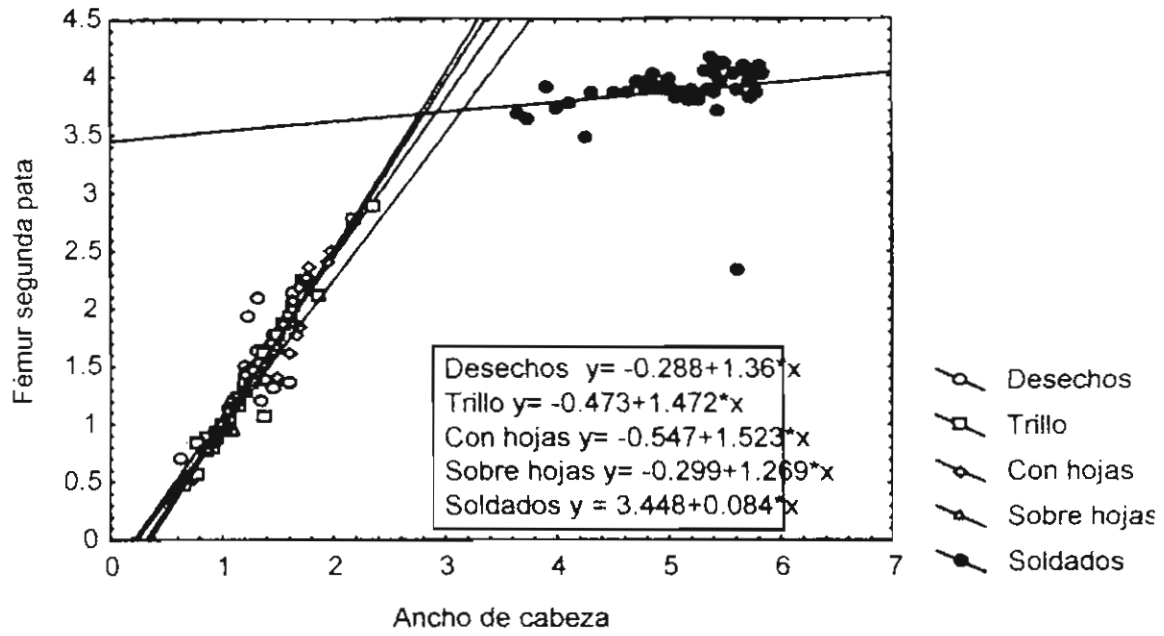


Fig. 7 Regresión de ancho de cabeza con fémur de la segunda pata.

Distribución y estructura de nidos de *Apterostigma* sp. (Hymenoptera: Formicidae) en vegetación riparia.

Ju-Lin Weng H.

El cultivo de hongos como fuente de alimento es característico de las hormigas de la tribu Attini. Estas hormigas poseen el hábito de llevar materiales hacia el nido que sirven como sustrato para el cultivo del hongo, cuidar y mantener un "jardín", del cual todos los miembros del nido se alimentan, aunque no exclusivamente (Weber 1982).

Al menos 7 especies del género *Apterostigma* están presentes en Costa Rica (Hanson y Gauld 1995). Son monomórficas con pequeños lóbulos frontales que tapan las inserciones de las antenas y tienen cabezas redondeadas en el occipital. Tanto las obreras como las hembras son pilosas, los machos tienen una cabeza pequeña con antenas desproporcionalmente largas y las hembras poseen una terminación en forma de clava. Estas hormigas neotropicales (Hanson y Gauld 1995) son encontradas principalmente en regiones húmedas (Weber 1982) y las colonias maduras son pequeñas a comparación con la de *Atta* (Black 1987 y Wilson 1971). Sus nidos se caracterizan por poseer una pared formada por un hongo blancuzco del grupo de los Basidiomicetes (Wilson 1971) y son situados en troncos, raíces, cavidades ó en el envés de las hojas (Weber 1982, Black 1987). Utilizan principalmente heces de insectos y materiales vegetales muertos como sustrato para el crecimiento del hongo (Wilson 1971).

Las hormigas *Apterostigma* están emparentadas con las muy estudiadas zompopas (*Atta* y *Acromyrmex*), pero se conoce muy poco sobre su historia natural y su comportamiento. Con el fin de conocer más acerca de la estructuración de los nidos de estas hormigas, se propuso para el presente trabajo los siguientes objetivos: 1) Determinar la distribución espacial y la densidad de nidos de *Apterostigma* sp. en dos sitios contiguos en una quebrada. 2) Observar y cuantificar los principales tipos de sustratos para el cultivo de hongos en nidos de colonias recién establecidas y colonias con obreras. 3) Observar algunos aspectos biológicos y de comportamiento de las colonias de hormigas.

Métodos

El presente estudio se realizó en la Quebrada Gamba, Refugio Nacional de Vida Silvestre Goffito, Puntarenas, en el mes de enero de 1997. El sitio de estudio, a ambos bordes de la Quebrada, presenta una vegetación de bosque ripario. Para estudiar la distribución espacial y densidad de los nidos se escogieron dos sitios contiguos. En el primer sitio (transecto de 800 m), la luz solar entra hasta el sotobosque directamente y la temperatura máxima al medio día es 27.5 °C. Los componentes principales de la flora pertenecen a las familias Heliconiaceae, Marantaceae, Arecaceae, Musaceae (*Musa*), Rubiaceae, Araceae y Sterculiaceae. En el segundo sitio (transecto de 400 m) hay árboles más altos, entre ellos *Carapa guianensis* (Meliaceae), que evitan la entrada directa de la luz hasta el sotobosque, la mayor parte del día permanece sombreada, la temperatura máxima al medio día es de 25.5 °C y la flora a la orilla del cauce presenta dominancia de la palma *Asterogyne martiana* sobre otras arecáceas. En cada sitio se estableció cuadrículas de 2 X 10 m perpendiculares al cauce, separadas por 120 m entre si alternados a ambos lados de la quebrada (lzq-der.). En estas cuadrículas (28 en el sitio de sol y 18 en el sitio de sombra) se cuantificaron todos los nidos encontrados en cada cuadrícula. No se tomó en cuenta las pendientes pronunciadas ni los parches sin vegetación por carencia de sustratos para el establecimiento de los nidos. También se usó un psicrómetro para obtener la humedad relativa de cada sitio.

Se colectaron diez nidos recién fundados (sólo con presencia de la reina) y la mitad de cada uno de los diez nidos activos (con obreras). Se separó y comparó la cantidad y tipo de materiales (fecal, animal y vegetal) que sirvieron como sustrato para el hongo en los dos tipos de nidos

Se marcaron 50 nidos para observar la persistencia en el tiempo y se midió el largo, ancho máximo y la altura promedio de cada nido y con base en éstos se calculó el volumen. Se categorizó los nidos por individuos presentes: 1- Nido recién fundado con sólo reina presente, 2- Nido con reina y obreras, 3- Nido con reina, obreras y machos ó hembras aladas, 4- Nido con individuos alados de ambos sexos. También se cuantificó el número de hormigas por casta y se colectaron todos los individuos reproductores (reinas, machos y hembras aladas) de aquellos nidos con más de una reina y con individuos reproductivos para dispersión (alados). Para los nidos con más de una reina, se disectaron todas las reinas desprovistas de alas para verificar su estado reproductivo. Se estimó el peso promedio (se pesó todos los individuos y se dividió el peso total entre el número de individuos) de cada reproductor para dispersión en aquellos nidos con ambos sexos presentes, luego se sacó el gran total de todos los pesos promedios. Utilizando el peso promedio del total (10 nidos) como parámetro, se determinó si es la reina o son las obreras quienes determinan la inversión relativa por sexo en reproductores para dispersión.

Se escogieron 20 nidos grandes (> 5 cm. de largo) adicionales y se les aplicó a cada diez nidos uno de los siguientes tratamientos: 1) Ruptura y destrucción en parte o total de la estructura física, 2) Extracción de todos los individuos reproductores, y se observó durante los 6 días siguientes el comportamiento de cada colonia.

Resultados

Los nidos se distribuyen en forma agrupada en ambos sitios del área. En el sitio uno (n= 29) se encontró una densidad promedio de 1.76 ± 2.15 nidos por cuadrícula usada y una densidad total de 0.0879 nidos / m^2 . La densidad promedio en el sitio dos (n= 18) fue 2.22 ± 2.15 con un total de 0.1111 nidos / m^2 . La comparación entre los dos sitios no resultó ser significativamente diferente ($t = 0.718$, 45 g.l., $p = 0.477$). Se encontró que la humedad relativa de ambos sitios es similar (92%).

En un área de $1000 m^2$ se encontró un total de 132 nidos en el sitio sombreado, un 53% de los nidos fueron encontrados sobre *A. martiana*, un 23% en hojas de las plantas de las familias Marantaceae y Heliconiaceae, un 6% en otras palmas y el resto en hojas anchas de Liliaceae, Rubiaceae, troncos y un caso en el bulbo de una orquídea. En el sitio soleado, en un área similar, se encontró un total de 121 nidos en los que un 39% estaban en hojas de Heliconiaceae y Marantaceae, 25% en *A. martiana*, 12% sobre hojas de otras palmas, 8% en las hojas de Araceae (entre 20 a 30 cm de largo), el restante sobre hojas grandes de dicotiledoneas de diferentes familias y algunos sobre hojas y troncos del cacao (*Theobroma cacao*). Una mayor cantidad de nidos fue encontrado sobre la palma *A. martiana* ($X^2 = 18$, 1 g.l., $p = 0.00006$) cuando ambos sitios fueron separados.

Las hormigas utilizan diferentes tipos de sustratos para cultivar el hongo. Debido a la condición de la mayoría del material, éste fue clasificado en tres grupos: fecal (principalmente de insectos), vegetal que consiste principalmente de tejidos de las plantas, partes florales y semillas; y animal que consiste en restos de exoesqueleto de insectos y arácnidos y sus mudas. Los tipos de sustratos más utilizados por la reina fueron material fecal (44,7%) y materia vegetal (42,5%) en el cual se encontró espinas pequeñas, epífilos y estambres. En cambio, en nidos con obreras activas, un 73% del los materiales son heces y una proporción menor de material animal (7%). Se observó un número mayor de semillas, estípulas, pétalos y muchas flores enteras en el 20% correspondiente a material vegetal. La composición del sustrato resultó ser significativamente diferentes ($X^2 = 472.62$, 2 g.l., $p < 0.001$) entre los dos tipos de nidos.

De los 50 nidos examinados, 3 de ellos presentaron sólo la reina, 27 nidos ergonómicos (nidos en desarrollo con obreras) y el resto presentaba individuos reproductores alados (para dispersión) (Cuadro 1). De estos últimos, 10 nidos poseen tanto machos como hembras alados, 8 con sólo hembras aladas y 2 sólo con machos alados. Se encontró 6 nidos con más de una reina (2-3) y la disección demostró que la cantidad y el grado de desarrollo de los ovarios son diferentes en cada reina, sólo en un caso ambas reinas poseían huevos maduros, en el resto de los nidos, sólo una poseían huevos maduros (4 a 6 huevos). La cantidad de machos y hembras aladas entre nidos reproductores no fue significativamente diferente ($F = 2,814$, $1/18$ g.l. y $p = 0,4410$) (cuadro 2). pero si hay diferencia en cuanto al peso promedio estimado entre machos y hembras por nido ($F = 5,51$, $1/9$ g.l., $p = 0,0435$). Se encontró una relación directa ($r_s = 0,7988$, $p = 0,0056$, $n = 10$) entre el número de obreras con el número de individuos alados.

El número de obreras resultó corresponder a la categoría asignada a cada tipo de nido (Cuadro 1). El promedio de obreras por categoría demostró ser significativamente diferente ($F = 16,037$, $3/46$ g.l., $p < 0,001$), al igual que este promedio con respecto a las medidas de largo ($F = 6,512$, $3/46$ g.l., $p = 0,001$), ancho ($F = 5,710$, $3/46$ g.l., $p = 0,002$), alto ($F = 6,277$, $3/46$ g.l., $p = 0,00$) y volumen ($F = 6,761$, $3/46$ g.l., $p = 0,001$) de los nidos. La correlación entre el promedio de obreras y el volumen de los nidos resultó ser alta para la categoría dos ($r_s = 0,778$, $p < 0,001$, $n = 27$). En las otras categorías no se encontró una tendencia similar.

Los promedios del peso estimado por individuo, en la muestra de 10 nidos, son $0,0008 \pm 0,0002$ g de 30 hembras reproductoras y $0,0006 \pm 0,0002$ g de 37 machos reproductores. La relación de inversión por sexo de reproductores resultó ser 1:1 en un total de 67 individuos ($\chi^2 = 0,1927$; 1 g.l.; $p = 0,6606$).

De los cincuenta nidos marcados para observar la persistencia durante los 15 días, sólo uno se trasladó enteramente hacia otra hoja más joven de la misma planta (*A. martiana*), tuvo una ruptura de 50%.

Los 20 nidos que recibieron los tratamientos de ruptura y extracción de individuos reproductores, tuvieron un 100% de recuperación. En el tratamiento de ruptura del nido, 5 de ellos que tuvieron una pérdida de más del 80% del área total, reubicaron el nido hacia otra hoja próxima a la original. De éstos, tres se desplazaron hacia otra hoja de la misma planta y dos de ellos hacia otra hoja perteneciente a una *Calathea sp.* y una *Heliconia sp.*, cuyas hojas se traslapaban con las de *A. martiana*, en que se encontraban originalmente. En todos los casos, se observó que reutilizaron los materiales caídos. Las obreras movilizaron tanto el material con hifas de hongos como la progenie inmadura que se encontraba disperso en el nido, hacia un sector cubierto por restos de la pared. En caso de no haber restos del nido, las obreras se encargaron de cubrir las larvas y pupas con sus cuerpos. En un 80% de los nidos tratados, las obreras movilizaron materiales de otros lados del nido para formar una red de sustratos para recuperar primeramente la pared (domo).

Los diez nidos a los que se les privó de los individuos reproductores, las obreras repararon totalmente la superficies de la pared del hongo (cubierto con sustratos) y parcialmente los montículos internos (jardín de hongo) al cabo de 4 días. Al final de los 6 días de observación se encontró en dos de los nidos dos machos y una hembra alados.

Se pudo observar y verificar la existencia de nidos anexos de la misma colonia. En una ocasión, se observó una mudanza o formación de un nido periférico, en que las obreras extrajeron materiales de la pared por el lado adyacente a la lámina de la hoja y luego, iban recuperando la parte rota con materiales nuevos traídos desde afuera del nido. Hubo un flujo constante de salida de materiales con hongo hacia el nido en formación y una entrada de materiales nuevos al nido existente. En este caso, llevaron materiales envueltos en hifas, se sujetó cada carga con las mandíbulas y presionó el material contra la hoja para adherirlo, luego, con el primer par de patas, movieron el material de lado a lado para terminar de fijarlo a una hoja de *A. martiana*. Lo primero que se formó fue la base para el jardín interno.

Discusión

El tamaño de la colonia madura de la especie en estudio resultó ser pequeña en comparación con otros Attini, con un máximo de 78 individuos en un nido. La tarea de fundar un nido es realizada sólo por la reina y hasta que emerjan las obreras y empiecen a trabajar, ella se encarga de la construcción, mantenimiento y defensa del nido (obs. pers.). La reina pierde la agresividad al delegar su labor general (obs. pers.) y se dedica exclusivamente a la reproducción (Hölldobler y Wilson 1990). Las obreras fueron observadas llevando diferentes tipos de materiales al nido que sirven tanto de alimento como sustrato para el cultivo de hongo (Black 1987). A diferencia de las cortadoras de hojas, no se observó que ellas manipularan el material en fragmentos más pequeños, aunque si utilizan un movimiento parecido para insertar el material dentro del sustrato para el hongo (Hölldobler y Wilson 1990). En los nidos recién fundados, las fuentes para el cultivo del hongo fueron el material fecal (44,7%) y el vegetal (42,55), de los cuales, muchos fueron colectados en forrajeos sobre las hojas de las mismas plantas donde se ubicaba el nido. A diferencia, en nidos activos, un 73% del sustrato consiste en heces de insectos. El material vegetal no sólo consiste de tejidos y estambres, sino también muchas semillas diminutas, pétalos y flores enteras (Flacurtiaceae ó Clusiaceae). En una ocasión se observó que utilizaron materiales muy frescos como heces y epífitos muy húmedos como sustrato. En la mayoría de los casos, el material llevado al nido se encontraba marchito y relativamente seco. A diferencia de las hormigas de nidos de cartón (Briceño y Loisele 1993), las semillas que son utilizadas como sustrato no germinaron, es probable que estas hormigas reconozcan y prefieran el material muerto.

La distribución agrupada de los nidos puede ser resultado del fenómeno de la polidomía (colonia con varios nidos) reportado por Black (1987) y Hölldobler y Wilson (1990), a pesar de que sólo se pudo verificar la existencia de 3 colonias con nidos periféricos durante el estudio. Aparentemente la agregación no interfiere con la actividad del forrajeo de las hormigas, todas las colonias tienen sus rutas establecidas (obs. pers.); en el caso de la llegada de una intrusa dentro del perímetro del nido, las obreras más antiguas se encargan de halarla hacia fuera y permanecen en el forcejeo hasta que la intrusa desista y huya. No se observó persecución de hormigas intrusas. La agresión fue observada sólo cuando hay intrusión por la entrada del nido. No parece que sean muy territoriales en la ruta de forrajeo, tolerando a otros individuos cerca de su territorio. La reutilización de casi todo el material del nido viejo, la velocidad de recuperación y el tipo de cuidado de la cría durante el traspaso, sugieren que es más conveniente reconstruir el nido en un lugar cercano.

El jardín necesita de cierta humedad para la sobrevivencia (Weber 1982). La humedad fue similar en los dos sitios examinados y la densidad de nidos no resultó ser diferente, aunque la cantidad y posición de nidos sobre las plantas podrían estar siendo determinados por el tipo de vegetación predominante y por la cantidad de luz en cada sitio. La diferencia en cuanto a la composición florística no parece afectar la densidad de la población. En el sitio de sombra se localizaron un número significativamente mayor de nidos en la palma *A. martiana*, probablemente como un reflejo de su mayor abundancia. Fueron encontrados principalmente sobre las plantas con hojas largas y anchas probablemente por su longevidad, dureza, área de protección y para el forrajeo.

Como sugieren Hölldobler y Wilson (1990), las colonias de las hormigas observadas son generalmente monogínicas, la presencia de 2 a 3 reinas fértiles no necesariamente representa un número de reproductoras activas. Con excepción de un caso, en los nidos con más de una reina sólo una tenía huevos maduros y el resto con los ovarios en diferentes etapas de desarrollo, esto sugiere que una reina podría estar reprimiendo el desarrollo del ovario de las demás (Hölldobler y Wilson 1990). La localización de las reinas en diferentes áreas sugiere que poseen cierta rivalidad, pero son toleradas dentro de un mismo nido a pesar de ser polidómicas (Forsyth 1981).

La población de individuos reproductores para dispersión empieza a darse cuando el nido alcanza cierta capacidad dependiente del número de obreras, y el pico coincide con la población máxima de las últimas (Hölldober y Wilson 1990). La relación directa que tiene el número de individuos alados con el número de obreras en los nidos se adapta al modelo propuesto por Oster y Wilson (1978) (Hölldober y Wilson 1990). La diferencia significativa entre las categorías de nidos y su número promedio de obreras sugiere, al igual que la relación directa entre el número de éstas con las medidas de los nidos, que la cantidad de obreras determina el grado de desarrollo de la colonia. Es probable que las obreras controlen el tamaño de la población (Hölldober y Wilson 1990).

La relación entre el número de individuos reproductores de cada sexo y el peso promedio estimado por nido no tuvo una tendencia clara; sin embargo, la diferencia del promedio de peso entre machos y hembras por nido sugiere que la inversión de recursos para generar la población reproductiva de cada sexo es diferente. Es de esperar que las hembras sean favorecidas ya que que las hembras aladas tienen la tarea de dispersar, fundar y cuidar la primera generación de obreras. La reina fecundada metaboliza todo su músculo del tórax y reservas de lípidos para fundar la nueva colonia, bajo condiciones casi de inanición (Hölldober y Wilson 1990). Mientras que la inversión hacia los machos tiene importancia sólo a la hora de volar y alcanzar a una reina para fecundarla (Hölldober y Wilson 1990).

Se utilizó el peso promedio de machos y hembras reproductivas y no el número de hormigas por nido como parámetro para estimar la inversión, ya que el primero refleja directamente el esfuerzo aplicado hacia la población de cada nido. La inversión, que es aproximadamente 1:1, sugiere la posibilidad de que sea la reina quien decide en cuanto a la inversión por sexo. Debido a que ella está emparentada en igual grado tanto con hijas como con hijos, destinará una inversión semejante a ambos sexos. En cambio, si fuesen las obreras quienes deciden, las hembras serían favorecidas con mayor inversión debido a un grado mayor de parentesco ($3/4$ con las hermanas y $1/4$ con los hermanos) debido al fenómeno de haplodiploidía presente en el grupo de los himenópteros. Forsyth (1981) encontró una mayor inversión hacia las hembras alada lo que se contrapone a los resultados de este trabajo.

La recuperación de los nidos sin individuos reproductivos fue igualmente rápida y completa. La ausencia de la reina no parece ser vital para la actividad de la colonia. Se sabe que en ausencia de la reina, estas obreras pueden poner huevos infértiles que producen machos haploides (Hölldober y Wilson 1990), por lo que la recuperación del nido por las obreras es indispensable para el seguimiento de la colonia. La progenie de la reina ausente no es desechada por las obreras, ya que se pudo observar una cantidad considerable de inmaduros (blancos) de diferentes estadios sobre el sustrato de hongo, días después de la extracción. Además, la emergencia de los tres individuos alados demuestra que fueron protegidos después de la ruptura del nido, aunque no necesitaban alimentación en su estadio de pupa. Con base en dos observaciones, en un lapso de 12 días logran recuperar parcialmente el aspecto liso y blancuzco de la pared colgante.

Bibliografía

- Black, R.W. 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica* 19: 319-325.
- Briceño, R.D. y B. Loiselle. 1993. Carton building ants in a lowland tropical forest: nest characteristics and associated biota. *Brenesia* 38-40:167-171.
- Forsyth, A. 1981. Sex ratio and parental investment in an ant population. *Evolution*, 35: 1252-1253.
- Hanson, E.P. y I.D. Gauld (eds.). 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford university Press, Inc., Nueva York. 893 pp.

Hölldober, B. y E.O. Wilson. 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press. Massachusetts. 732 pp.

Weber, N.A. 1982. Fungus ants, pp.255-363. In: Hermann, H.R. (ed.) Social Insects, IV. Academic Press Nueva York. 385 pp.

Wilson, E.O. 1977. The Insect Societies. The Belknap Press of Harvard University Press. Massachusetts. 548 pp.

Cuadro 1. Datos de 50 nidos de 4 categorías examinados. Quebrada La Gamba, Golfito, 1997.

CATEGORIA	No. NIDOS	OBWERAS	LARGO (cm)	ANCHO (cm)	ALTO (cm)	VOLUMEN (cm ³)
1	3	0	1,97 ± 1,09	1,03 ± 0,62	0,83 ± 0,29	1.84 ± 11.51
2	27	10,41 ± 1,82	3,77 ± 0,36	2,52 ± 0,21	1,40 ± 0,10	17,57 ± 3,84
3	10	22,80 ± 3,00	6,00 ± 0,60	3,23 ± 0,34	1,86 ± 0,17	36,32 ± 6,31
4	10	31,00 ± 3,00	5,64 ± 0,60	3,60 ± 0,34	1,98 ± 0,17	44,26 ± 6,30

Categoría de nido: 1= Sólo con reina, 2= Reina con obrera(s), 3= Reina con individuos alados (macho o hembra), 4= Con todo tipo de reproductores además de la reina.

Cuadro 2. Datos sobre los diez nidos con individuos reproductores de ambos sexos. Quebrada Gamba, Golfito, 1997

NIDO	No. reinas	No. hembras aladas	peso prom. estimado ± 0.0002 g	No. machos	peso prom. estimado ± 0.0002 g	No. obreras
1	2	6	0.00093	12	0.00050	58
2	1	3	0.00103	5	0.00076	32
3	1	4	0.00080	1	0.00100	28
4	1	3	0.00077	4	0.00078	38
5	1	2	0.00130	1	0.00050	20
6	1	1	0.00040	4	0.00062	25
7	1	3	0.00087	1	0.00020	24
8	2	3	0.00073	2	0.00050	30
9	1	3	0.00083	1	0.00060	32
10	1	2	0.00065	6	0.00037	32
TOTAL	12	30	0.00831	37	0.00583	319