

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

III Curso

Biología de Campo

Coordinadores

Kathryn Stoner

Daniel Briceño

Jorge Lobo

Golfito

Enero-Febrero, 1998

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.

El curso se desarrolló nuevamente en la localidad de Golfito, del 8 de enero al 7 de febrero de 1998. El paisaje de Golfito, caracterizado por la coexistencia de una gran reserva de bosque tropical húmedo e importantes ecosistemas costeros y marinos, le da condiciones muy apropiadas para el desarrollo de este tipo de cursos. Participaron un total de 14 estudiantes y 8 profesores. Este año contamos con la asistencia de un estudiante de otra carrera, Claudia Muñoz, estudiante del posgrado de Agronomía.

Como en años anteriores, el viaje a Golfito estuvo precedido por una serie de actividades en la Escuela de Biología. Estas consistieron en un pequeño curso de dos días sobre manejo de datos en computador, realizado en la sala de cómputo de la Escuela de Biología, y tres conferencias introductorias: "Clima del Pacífico Sur de Costa Rica", por Vilma Castro de la Escuela de Física, "El Ecosistema Marino del Golfo Dulce", por José Antonio Vargas, de la Escuela de Biología, y "Vegetación del Pacífico Sur de Costa Rica", por Quirco Jiménez, del INBIO.

En Golfito, la dinámica del curso repitió con pequeñas modificaciones la seguida en cursos anteriores. Nuevamente se desarrollaron tanto proyectos de grupo, coordinados por los profesores invitados y coordinadores, así como proyectos individuales, a partir de ideas originales de los estudiantes. Se desarrollaron tanto proyectos diurnos como nocturnos, así como trabajos de investigación en ecosistemas terrestres, acuáticos y marinos. En las noches se desarrollaron actividades expositivas, tales como charlas de los profesores invitados, presentación de resultados de proyectos de grupo y propuestas de investigación individual. Contamos además con una conferencia magistral de Luis Diego Gómez, reconocido botánico costarricense, sobre la historia natural y la polinización de *Zamia* y otra conferencia sobre la historia de Golfito, dictado por Claudio Barrantes, director de la sede universitaria de Golfito.

Este curso fué posible gracias a la colaboración de muchas personas, a quienes quisiéramos extender nuestro agradecimiento. En primer lugar al Sr. Hernán Camacho y a la Escuela de Biología por financiar y apoyar la realización del curso. Al Sr. Claudio Barrantes, por su gran interés en la realización del curso, interés probado a lo largo de los tres años de su existencia, y por el apoyo brindado para el hospedaje de profesores y estudiantes, así como la instalación de áreas de cocina y laboratorios. 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. Nuestras más sinceras gracias a Olga y a Piano, funcionarios de la Sede de Golfito, quienes siempre, como en años anteriores, nos brindaron su hospitalidad y colaboración para resolver las necesidades diarias del curso. Por último, un agradecimiento muy especial a Hugo y a Ana, quienes se encargaron de la preparación y compra de la comida, y permitieron, con sus sabrosa cocina, sobrellevar con más ánimo los quehaceres del curso en medio del agobiante calor del bellissimo paisaje de Golfito.

Estudiantes

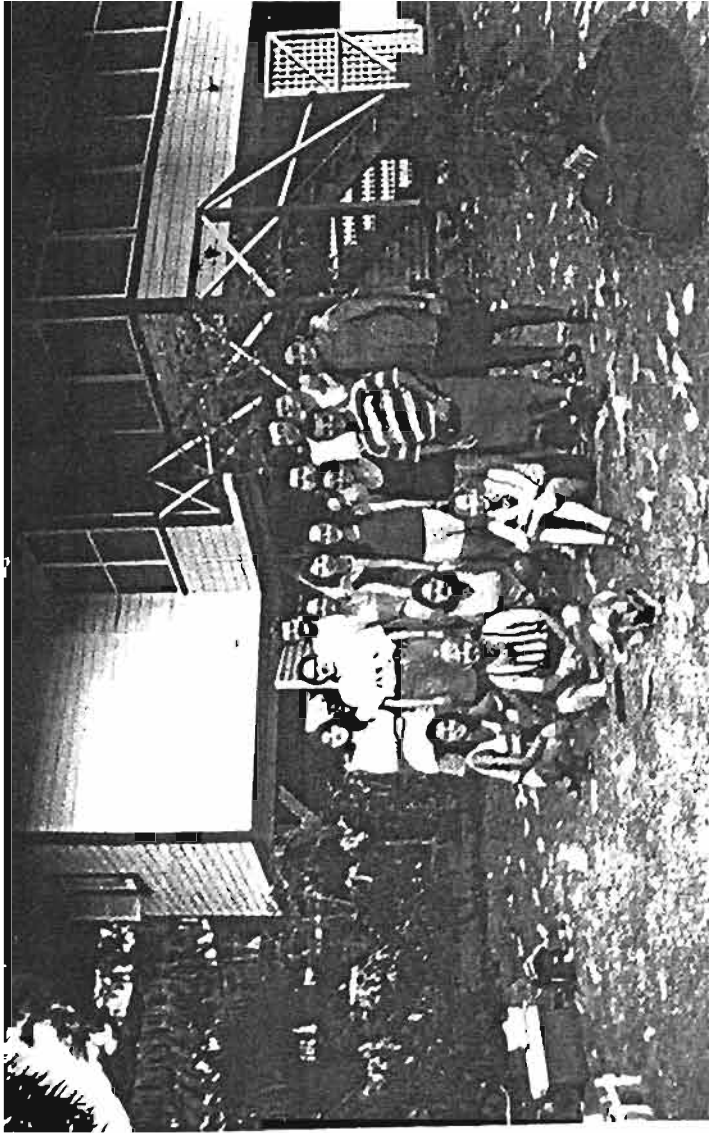
Patricia Azofeifa
Tania Bermúdez
Eric Fuchs
Guillermo Thiele
John Vargas
Pilar Cisneros
Carmen Flores
Roberto Brenes
Erwin Gamboa
Pablo Riba
Claudia Muñoz
Gabriela Chavarría
Andrea Cordero
Paula Solera

Profesores Invitados

Jorge Gómez Laurito
Rodolfo Ortiz
William Eberhard
Paul Hanson
Alvaro Morales
Gerardo Umaña
Mónica Springer
Mauricio Quesada

Asistente

Harold Arias



INDICE

Presentación del curso	1
Estudiantes y Profesores	2
Fotografía del grupo	3
Indice	4
PROYECTOS DE GRUPO	
Factores que afectan la Productividad Primaria del Fitoplancton en Golfito	5
Guillermo Thiele Mora	
Comparación de muestreos de Zooplancton marino utilizando dos tipos diferentes de red	12
Tania Bermúdez Rojas	
Cambios en la composición y estructura florística en diferentes planos altitudinales del bosque tropical húmedo de la zona sur de Costa Rica	18
Eric Fuchs Castillo	
Herbivoría en plantas de crecimiento lento y rápido en Fila La Gamba (Golfito, Puntarenas)	27
Erwin Gamboa Segura	
Relación entre factores morfológicos florales y polinización	31
Roberto Brenes Fernández	
Mariposas como vectores de Acaros en <i>Lantana camara</i> (Verbenaceae)	37
Patricia Azofeifa Arias	
Distribución espacial y temporal de Sépsidos (Sepsidae: Diptera), en condiciones de sol y sombra	42
Andrea Cordero Cordero	
Distribución, diversidad, composición y funcionalidad de macroinvertebrados acuáticos, en sol y en sombra para tres quebradas de Golfito	47
Paola María Solera Steller	
Ecología y comportamiento de <i>Hetaerina sp</i> (Zygoptera: Calopterygidae) en la Quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas	54
Carmen Flores y Gabriela Chavarria	
Abejas Euglossinas (Hymenoptera: Euglossinae) como transportadoras de polinarios de orquídeas	60
Claudia Muñoz Espinoza	
Dinámica de reclutamiento en hormigas del sotobosque: una comparación entre cuatro especies	61
Pablo Riba Hernández	

Distribución y condiciones de preferencia de *Bufo marinus*, *B. Melanocloris* (Bufonidae) y *Smilisca sordida* (Hylidae) en una quebrada 67
John Vargas Fonseca

PROYECTOS INDIVIDUALES

Distribución y abundancia de copépodos y cladóceros (Crustacea) en tres estaciones del manglar de Llano Bonito en Golfito 76
Andrea Cordero Cordero

Comparación de la composición y abundancia de larvas de crustáceos, en una zona interior y exterior de un manglar en Golfito, Puntarenas 89
Claudia Muñoz Espinoza

Distribución espacial de *Welfia georgii* para tres sitios con diferente cantidad de luz 99
Paola Maria Solera Steller

Comparación del éxito de polinización de abejas y colibríes, en una planta ornitofílica, *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae). Zona Sur, Costa Rica 105
Eric Fuchs Castillo

Consumo de frutos de *Piper friedrichsthalii* (Piperaceae) por parte de aves y murciélagos 112
Gabriela Chavarría Soley

Efecto de la salinidad sobre la composición florística y estructural del manglar La Purruja, Golfito, Puntarenas 118
Tania Bermúdez Rojas

Análisis de la dinámica de agregación de mariposas del género *Marpesia* (Lepidoptera: Nymphalidae) asociadas con orina de mamíferos 123
John Vargas Fonseca

Efecto de la salinidad en la distribución de macro invertebrados sésiles y caracoles asociados a las raíces de *Rhizophora spp.* 130
Patricia Azofeifa Arias

Memoria de la calidad de presa en *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae) 138
Erwin Gamboa Segura

Hormigas del género *Azteca* (Formicidae: Dolichoderinae) en el manglar 144
Carmen Flores Badilla

Fidelidad de percha de *Smilisca sordida*, (Anura, Hylidae), en la Quebrada Cañaza, Golfito 150
Roberto Brenas Fernández

Efecto de la ingestión por murciélagos filostómidos sobre la viabilidad de semillas 160
Guillermo Thiele Mora

Coexistencia de la comunidad de murciélagos frugívoros de la Reserva Forestal Golfito, Puntarenas: Análisis de factores de segregación ecológica 168
Pablo Riba Hernández

Factores que afectan la Productividad Primaria del Fitoplancton en Golfofito.

Guillermo Thiele Mora

Paola Solera (ed.), Gerardo Umaña (coord.).

Los océanos comprenden 71% de la superficie de la Tierra, el fitoplancton marino claramente juega un rol significativo en el ciclo biogeoquímico global del carbono, nitrógeno, fósforo, silicón y muchos otros elementos (Broecker en Kilham, 1988), el hecho de ser un productor primario constituye la base de una cadena alimenticia; está compuesto por pequeñas plantas microscópicas y unicelulares (Tait, 1981), generalmente algas, que son los elementos dominantes del nivel trófico productor (Odum, 1972).

La distribución y crecimiento del fitoplancton marino se ven afectados por un complejo grupo de factores que pueden ser físicos (luz, temperatura, corriente, viscosidad, velocidad y turbidez del agua), químicos (nitratos, fosfatos, silicatos y factores orgánicos) así como rasgos biológicos (tasa de crecimiento, e interacciones) (Round, 1973).

Los objetivos de la presente investigación son: medir la productividad primaria del fitoplancton a diferentes profundidades, determinar el efecto de la profundidad sobre diferentes variables ambientales marinas, ver el efecto de enriquecimiento de los nutrientes, y determinar diferencias entre dos diferentes tratamientos para medir la productividad.

Métodos.

Golfofito es un pequeño golfo situado dentro del Golfo Dulce, al sur de la Provincia de Puntarenas, localizado a 8 °40' Norte y 83 ° 10' Oeste.

La investigación se realizó del 15 al 17 de enero de 1998, en las inmediaciones del muelle de Golfofito. Se realizó en 3 etapas, cada una de un día de duración. El primer día se midió la productividad primaria mediante la medición de los cambios en la concentración de O₂ por el método de Winkler (Gotterman & Clymo, 1969); también se midió la salinidad y la temperatura a diferentes profundidades. Para ello se utilizó 24 botellas de vidrio DBO taradas a 300 ml con tapada esmerilada, se tomaron muestras de agua con la botella de Van Dorm, con la cual se procedió a llenar las botellas con el cuidado de no dejar burbujas dentro de la botella, las muestras se incubaron por un período de 4 horas, luego se procedió a fijar el O₂ con la adición de sulfato de manganeso y de ioduro de sordio con hidróxido de sodio (Método de Winkler).

El segundo día se midió el efecto de la adición de dos nutrientes (PO₄, NO₃) sobre la Productividad Primaria. Se utilizaron 19 botellas de vidrio DBO taradas a 300 ml, todas se llenaron con agua de mar colectada con la botella Van Dorm a 1m de profundidad; a 3 botellas inmediatamente se les fijó el oxígeno con ácido sulfúrico (botellas iniciales). A otras 8 botellas previamente cubiertas con plástico negro y papel aluminio (botellas oscuras), a cada 2 botellas se les añadió uno de los siguientes tratamientos; 1 ml de NO₃, 1 ml de PO₄, 1 ml de NO₃ + 1 ml de PO₄ y a las 2 restantes no se les añadió nada; por último a las 8 botellas restantes, las cuales no presentaban ninguna modificación (botellas claras), se les dio el mismo tratamiento de las oscuras.

Las 16 botellas (exceptuando las iniciales) se colocaron en 2 mallas cosidas con compartimentos individuales, en cada malla se les ordenó de la siguiente forma, 2 claras, 4 oscuras y 2 claras.

Después de 4 horas de incubación se les fijó el O_2 *in.situ*. por el método de Winkler.

En el laboratorio se calculó la concentración de oxígeno por medio de una titulación con tiosulfato de sodio y almidón como indicador. Con el volumen resultante, se calculó la concentración de O_2 por medio de una fórmula, multiplicando el volumen de tiosulfato por 160 y dividiendo entre 99.33. Con las concentraciones de O_2 , se calculó la productividad primaria neta (PPN) que es igual a la diferencia entre la concentración de O_2 de la botella clara y la concentración de O_2 en la botella inicial; la respiración, que es igual a la concentración O_2 en la botella inicial menos la concentración de O_2 en la botella oscura y la PPB que es igual a la adición de la PPN y la respiración.

El tercer día también se midió el efecto de los mismos nutrientes utilizando el procedimiento del día 2, con la modificación de que cuando se llenaron las botellas oscuras no tenían ninguna cobertura, luego se guardaron en dos bolsas de plástico negro, cada una conteniendo cuatro botellas.

Las pruebas estadísticas realizadas son: un ANDEVA de Friedman para ver el efecto de los nutrientes por tratamiento sobre la PPN; otro ANDEVA de Friedman con las mismas variables y su efecto sobre la respiración. Para determinar los cambios en la PPB con los dos tratamientos y diferentes nutrientes se realizó un Kruskal-Wallis. Para determinar el efecto múltiple de la profundidad sobre la temperatura, la concentración de O_2 y PPB se realizó una regresión multivariada. Para determinar el efecto de la profundidad sobre la salinidad se hizo una regresión simple.

Resultados.

Existen variaciones significativas entre los valores de PPN por tratamiento (Friedman: $\chi^2_r = 18.92308$, $p = 0.00028$, g.l. = 3, $N = 8$). En la figura 1 se muestra el efecto combinado de NO_3 y PO_4 , que fue el mayor de todos, luego en orden descendente sigue el efecto del NO_3 , el grupo control y por último el del PO_4 .

Existen variaciones significativas entre los valores de la respiración por tratamiento (Friedman; $\chi^2_r = 21.38461$, $p = 0.00009$, g.l. = 3, $N = 8$). En la figura 2 se observan diferencias muy marcadas entre los tratamientos aplicados, el efecto de los nutrientes presenta una variación de un máximo para el efecto combinado de los dos nutrientes, a una similitud entre los dos nutrientes en forma individual terminando con el grupo control.

No existen diferencias significativas entre los valores de la PPB por tratamiento (Kruskal Wallis, $H(3, N=4) = 3.000000$, $p = 0.3916$; $\chi^2 = 4.000000$, gl = 3, $p = 0.2615$), la figura 3 muestra diferencias entre los tratamientos y los nutrientes donde el comportamiento de cada tratamiento respecto a otro es opuesto para cada nutriente.

Existen relaciones estadísticas (regresión multivariada $R^2 = 0.91657459$, $df = 1.3$, $p = 0.010495$), entre las diferentes variables (la PPB (fig. 4), la temperatura (fig. 5), la concentración de O_2 (fig. 6)) y la profundidad; presentan un mismo comportamiento respecto a la profundidad (disminuyen con el aumento de la profundidad). Tenemos una confianza de 91.66 % de tener un modelo bien planteado.

No existe relación estadística entre la salinidad y la profundidad (regresión simple $R^2 = 0.22442748$, $df = 1.4$, $p = 0.342553$), mostrando que el modelo planteado no es muy bueno ya que

tiene una relación de un 22.44%, lo cual queda demostrado en la figura 7 donde la salinidad no presenta variaciones según aumenta la profundidad.

Discusión

Los resultados indican que la PPN se ve afectada por los nutrientes adicionados (cuya naturaleza es diferente). El P, N y SiO₂ son los nutrientes limitantes de crecimiento del fitoplancton en sistemas marinos, el nitrógeno es el principal factor limitante de la distribución del fitoplancton en muchas partes del océano (Ryther & Dunstan en Krebs, 1985); sin embargo no ocurre lo mismo con los otros nutrientes. Naturalmente se ha calculado el radio de Redfield (106:16:1) para los nutrientes C:N:P, lo que son característicos del crecimiento de algas cerca de la μ_{max} (Sommer, 1988), lo cual se varió en este experimento (7:1 para N y P) afectando el comportamiento del fitoplancton. Las variaciones entre tratamientos puede deberse a la capacidad de la cobertura de las botellas para impedir que se produjera fotosíntesis durante la respiración; otro efecto es que cuando la botella de Van Dorm es subida al bote el fitoplancton sufre un choque grande debido al cambio de ambiente lo cual puede afectar los resultados del experimento (Gerardo Umaña con. Pers.). El tiempo que duran las botellas con las muestras fuera del agua, nunca debe exceder los 15 min (Strickland & Parsons, 1972), lo cual no fué medido. En la titulación el error del analista es grande, se incrementa al aumentar la cantidad de analistas (14 analistas en total).

Las diferencias entre los tratamientos realizados para la respiración, se deben a la metodología empleada, las variaciones entre los tratamientos fueron muy sencillas, de utilizar botellas forradas con plástico y aluminio, a utilizar botellas sin ninguna cobertura, para ser guardadas en bolsas de plástico, porque al llenar las botellas DBO se debe tener el cuidado de no dejar burbujas de aire (Strickland & Parsons, 1972), lo que aumentan el volumen de oxígeno a la hora de ser fijado, incrementando la cantidad de oxígeno 'producida'. Otro factor que afectó, es la bolsa de plástico negro, no tiene un 100% de eficacia tapando los rayos del sol, lo que deja dudas si se dió o no la fotosíntesis en el tratamiento 2. El proceso de titulación demanda muchos cuidados entre ellos: que la contracción termal no permita la entrada de aire en la botella, lo cual debido a las condiciones de trabajo es probable que no ocurriera; otro problema es que si el oxígeno contenido excede los 0.6 mg O₂/L un precipitado café oscuro persiste en la botella después de que los contenidos han sido acidificados, se puede disolver si la disolución es mantenida en reposo varios minutos más de lo usual, de lo contrario debe agregarse más ácido sulfúrico, lo cual no se hizo, generando otra fuente de error (Strickland & Parsons, 1972).

Para los resultados de la PPB tenemos que no se encontraron diferencias estadísticas entre los diferentes tratamientos realizados, aunque la figura 3 presente lo contrario; tales diferencias no son significativas, es por ello que notamos que la definición de la PPB es la adición de la PPN y la respiración donde los efectos combinados se anulan provocando que no se den diferencias en cuanto a los tratamientos aplicados a la PPB.

El conjunto de variables afectadas por la profundidad (PPB (fig. 4), temperatura (fig. 5) y concentración de O₂ (fig. 6)), muestra el comportamiento esperado (disminuyen conforme aumenta la profundidad), en primer lugar la luz se ve afectada negativamente por la profundidad, su intensidad disminuye conforme penetra al agua, que absorbe la luz solar muy rápidamente, más de la mitad se absorbe en el primer metro de agua (Ryther & Dunstan en Krebs, 1985), ello afecta directamente a la temperatura (Odum, 1972); esto concuerda con los datos obtenidos por Córdoba y Vargas en 1996, se presenta una termoclina a 40 metros de profundidad. La temperatura del mar es muy estable, cambia con la profundidad, las estaciones y geográficamente (Tait, 1981). La concentración de O₂ disuelto en agua disminuye conforme la profundidad aumenta, muestra clara de ello es que el ambiente en el fondo marino tiende a ser anóxico (Córdoba & Vargas, 1996). También la PPB (es la diferencia entre

la PPN y la pérdida producida por respiración) medida, disminuye conforme aumenta la profundidad. La PPN depende de la luz, la cual disminuye conforme aumenta la profundidad afectando negativamente la fotosíntesis; la respiración, que es un proceso heterotrófico, es independiente de la luz (Odum, 1972).

La salinidad no cambia conforme la profundidad aumenta (figura 7), esto concuerda con la información recopilada por Córdoba y Vargas en 1996, donde indican que el rango de salinidad de la superficie hasta el fondo fueron similares; la salinidad varía muy poco, se presentan isohalinas en las aguas oceánicas, con pequeños cambios estacionales y efecto de ríos en zonas neríticas (Tait, 1981), además la profundidad a la que se trabajó en el presente estudio alcanzó como máximo los 10 metros, lo que no da mucha posibilidad de variación.

Bibliografía.

- Córdoba, R. & Vargas, J. 1996. Temperature, salinity, oxygen, and nutrient profiles at a 200 m deep station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: Supl. 3. 233-236.
- Golterman, H.L. & Clymo, R.S. 1969. *Methods for Chemical Analysis of Fresh Waters.* Blackwell Scientific Publications. Oxford & Edinburgh. 165 p.
- Hecky, R.E. & Kilham, P. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 33(4 part 2): 796-822.
- Kilham, P. & Hecky R.E. 1988. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 33(4 part 2): 776-795.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología, estudio de la distribución y la Abundancia.* Segunda Edición. Harla. Mexico. 753 p.
- Odum, E.P. 1972. *Ecología.* Tercera Ed. Nueva Editorial Interamericana. Mexico 639p.
- Round, F.E. 1973. *The Biology of The Algae.* Edward Arnold Ltd. London, England. 276p.
- Sommer, U. 1988. Does nutrient competition among phytoplankton occur *in situ*?. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 707-712 Stuttgart, August 1988.
- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R. 1972. *A Practical Handbook of Seawater Analysis.* Fisheries Research Board of Canada. Ottawa, 310 p.
- Tait, R.V. 1981. *Elements of Marine Ecology.* Tercera Ed. University Press, Cambridge. 356 p.

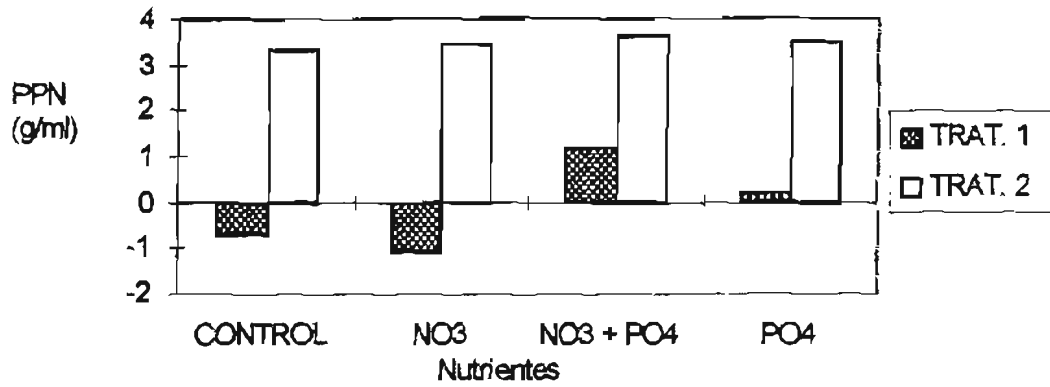


Fig 1. Variación de la PPN por efecto de los nutrientes y tratamientos.

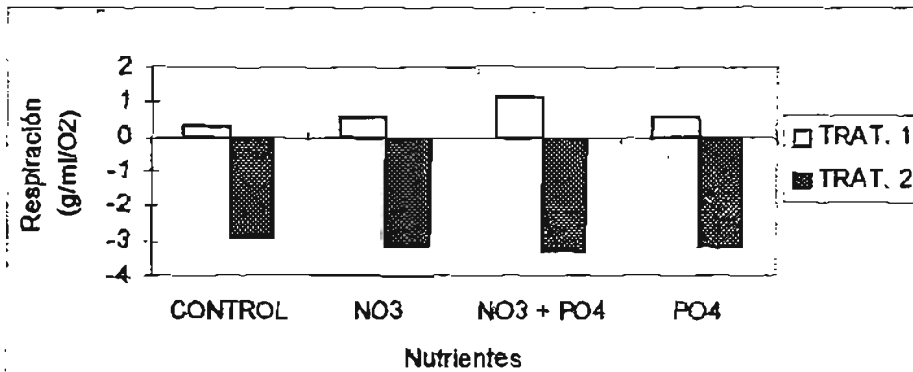


Fig. 2 Variación de la respiración por efecto de la adición de nutrientes.

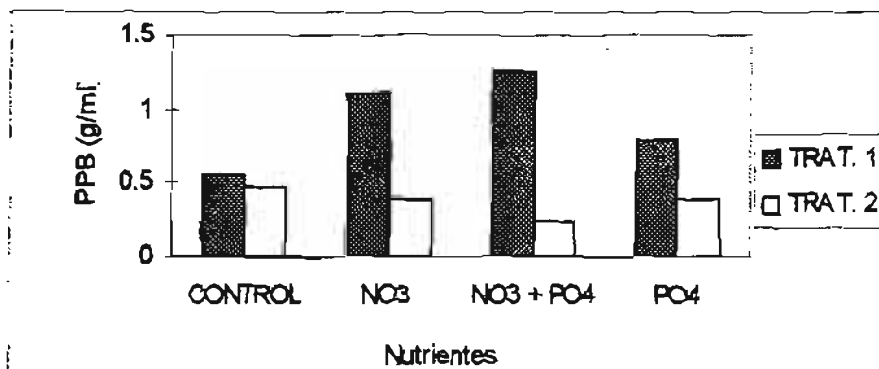


Fig 3. Variación de la PPB por efecto de la adición de nutrientes.

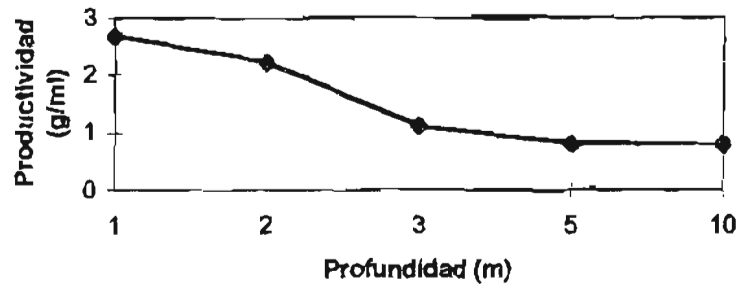


Fig. 4 Variación de la PPB con la profundidad.

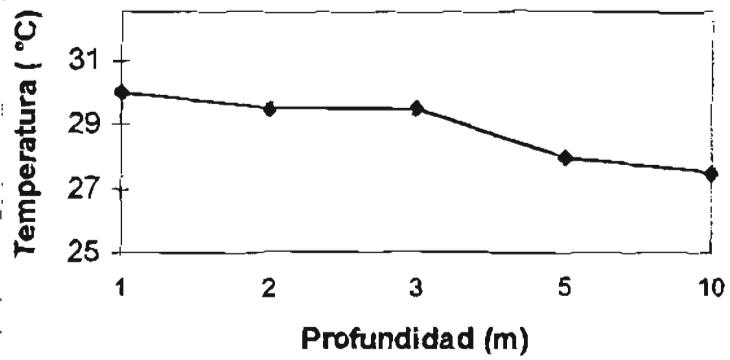


Fig. 5 Variación de la temperatura con la profundidad

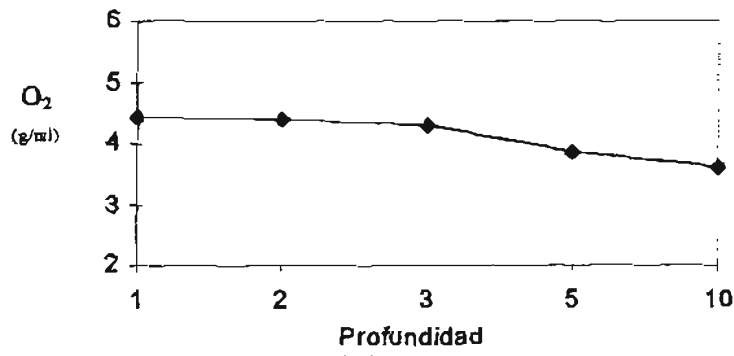


Fig. 6 Variación de la concentración inicial de O₂ por efecto de la profundidad

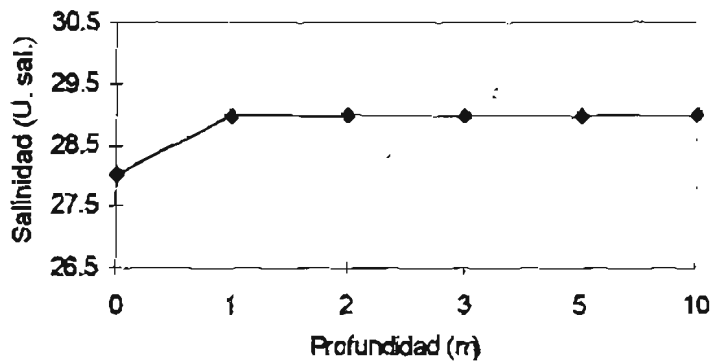


Fig. 7 Valores de la salinidad a diferentes profundidades.

Comparación de muestreos de Zooplancton marino utilizando dos tipos diferentes de red.

**Tania Bermúdez Rojas
Guillermo Thiele (Ed), Alvaro Morales (Coord).**

El plancton es un conjunto de organismos que viven suspendidos en la columna de agua, incapaces de sobreponerse a las corrientes marinas debido a que son pequeños o su movilidad es insuficiente; a su vez son la base de las cadenas tróficas acuáticas (Barnes 1989).

El zooplancton marino tiene representantes de casi todos los grupos animales, sea adultos o en las diversas fases del desarrollo, como algunas larvas (mesoplancton) que entran y salen del plancton en diferentes momentos de su desarrollo (Haskel 1972).

A pesar de su poca movilidad, el plancton posee la capacidad de migrar verticalmente (Sameoto 1988) Por lo tanto el estudio del zooplancton requiere de diseños de muestreo, análisis de la muestra y tratamientos de los datos adecuados, que a su vez tiene factores a considerar, como son el tipo de red, el comportamiento de los organismos, su distribución y los errores de muestreo, como la evasión de ciertos organismos a la red, o la manipulación de las muestras en el laboratorio (Morales Alvaro com. pers.).

El objetivo de este trabajo fue comparar dos diferentes tipos de redes en tamaño, forma y poro, para observar las diferencias en la abundancia y composición de acuerdo al tipo de red y arrastre (vertical u horizontal) ; y así demostrar la importancia de escoger un adecuado método de muestreo según las necesidades del investigador. Como objetivo secundario se compararon dos sitios de muestreo, uno fuera de Golfito y otro en el interior de Golfito.

Métodos

El trabajo se realizó en el Golfo Dulce, provincia de Puntarenas, en dos sectores, uno cerca del puerto denominado Golfito (8.36'28") y otro más afuera llamado Punta Gallardo (83.13'28").

Los muestreos se llevaron a cabo en tres días. En el primer y segundo día se visitaron los dos sitios Golfito y Gallardo, presentando condiciones climáticas diferentes (cuadro 1). En estos sitios se efectuó un arrastre horizontal por 5 min. con una velocidad constante de aproximadamente de 1 nudo ($1n = 1.842 \text{ km/h}$), utilizando una red de 280 micras (1 día) y otra de 1000 micras (2 día) respectivamente. Por último el tercer día solo se visitó Punta Gallardo donde se realizó un muestreo vertical con una red de 1000 y otra de 280 micras hasta una profundidad de 20 m.

Las muestras de cada red y cada sitio se fijaron con formalina al 5%. Para la identificación y cuantificación de los organismos cada muestra se fraccionó con un separador de plancton Folsom; las submuestras obtenidas fueron entre 1/8 y 1/64 del total.

Se utilizó el índice Alpha y el índice de Morisita para analizar la diversidad y similitud respectivamente. También se obtuvieron los porcentajes de individuos por metro cúbico y se compararon por red, sitio y arrastre.

Resultados

Con la red de 280 micras (1 día) en Golfito los organismos más comunes fueron los copepodos seguidos de las larvas de decapodos (fig 1). En Gallardo se observó que Ostracoda presenta un mayor porcentaje seguido por Pteropoda con un porcentaje equivalente a la mitad de Ostracoda (fig.2).

Los organismos más comunes con la red de 1000 μm en Golfo fueron los Copepodos, seguido por huevos de Pez (fig 3); en Gallardo el que presenta mayor número de individuos es Pteropodos, seguido por Larvas de Decapodos y Chaetognatos (fig. 4). Podemos observar que los Ostracodos en este mismo sitio tiene un porcentaje muy bajo de 2.1% muy diferente al observado con la red de 280 μm el cual representa un 44%.

En la figuras 5 y 6 (1000 y 280 μm) se observa el porcentaje de individuos en un arrastre vertical siendo los más comunes en una red de 280 μm los Copepodos, seguido de los Ostracodos; estos dos grupos no varían su dominancia en una red de 1000.

En el cuadro 2 podemos observar los índices de similitud y las especies compartidas, indicando que la de mayor similitud esta entre los sitios Gallardo y Golfo con una red de 280, compartiendo 13 grupos. Por el contrario el índice de similitud más bajo se observa entre Golfo y Gallardo con una red de 1000 compartiendo 8 grupos.

El índice Alpha (cuadro 3) indica que el arrastre más diverso es el vertical con una red de 1000 micras, pero vemos que no difieren mucho de los otros valores, siendo el más bajo el realizado en Gallardo con arrastre horizontal con una red de 280 micras.

Discusión

La complejidad de las relaciones entre los habitantes del plancton es ya suficientemente intrincada como para no agravarla con una inadecuada comprensión de las herramientas de trabajo (Aron et al en Boltovskoy 1981). Por lo que a la hora de realizar un muestreo hay que considerar muchos factores, como el tipo de red, el comportamiento y distribución de los organismos, así como los errores propios del muestreo, siendo el poro de la malla uno de los factores más importantes a considerar.

Boltovskoy (1981) menciona que los Ostracodos y Copepodos son capturados con redes de plancton en arrastre vertical u horizontal con una velocidad constante y con una red con un poro pequeño. Esto explicaría la gran cantidad de Ostracodos y Copepodos presentes en las redes de 280 micras tanto en arrastre vertical como horizontal, demostrando así que el tamaño del poro es tal vez una de las características más importantes de las redes de plancton.

Según Kimmerer y Mckinnon (1987) hay organismos que habitan más en mar abierto o cerca de las bahías, esto explicaría las diferencias en el número de individuos capturados con la misma red, en sitios diferentes (Gallardo y Golfo)

Muchas especies de copepodos tienen migraciones verticales diarias (día y noche) (Sameoto 1986), esto indicaría las diferencias en el número de Copepodos en una misma red (280 μm) y sitio (Gallardo) con un arrastre vertical y horizontal.

Muchas partículas mayores al tamaño del poro no son retenidas. Los organismos con formas irregulares, apéndices salientes, ángulos agudos serán retenidos más efectivamente que los resbaladizos, esféricos y de superficie lisa (Boltovskoy 1981), esto nos indica el pequeño número de Hidromedusas y Ctenoforos retenidas en ambas redes (280 y 1000 μm).

Otro de los factores que se le puede atribuir la poca cantidad de individuos en algunos grupos, es el comportamiento de los organismos de rehuir a la red; ya que muchos Invertebrados planctónicos tienen la capacidad de percepción de un objeto acercándose, esto debido a que pueden detectar cambios de presión por medio de sus estatocistos (Boltovskoy 1981). Vemos también que los índices de diversidad (Alpha) no son muy diferentes, esto debido a que son muy pocos los días de muestreo.

Numerosos estudios en las aguas oceánicas han demostrado que el zooplancton se distribuye heterogéneamente con la profundidad; esto por dos razones, una de ellas es el comportamiento activo del zooplancton y otra es las diferentes migraciones verticales (Fragopoulou 1990). Este fenómeno

podrían explicar los bajos índices de similitud encontrados entre sitios y redes. Pero una limitante a las migraciones verticales son las termoclinas (estratos de temperatura), en el que se forman concentraciones de ciertos organismos (Fragopoulou 1990), esto podría explicar el mayor número de individuos capturados con arrastre horizontal, ya que pueden estar distribuidos en la superficie o cerca de esta, por encontrarse a una misma temperatura y no haber muestreado a diferentes horas.

Bibliografía

- Barnes R. 1989. Zoología de los Invertebrados. Interamericana. Pennsylvania. p 1-9.
- Boftovskoy D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico suboccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Inidep. Mar de Plata Argentina. 67-75, 552-554.
- 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.
- Haskel S; Sygoda D. 1972. *Fundamental Concepts of Modern Biology*. Amsco. New York. 767-768.
- Kimmerer W. J, McKinnon A. D. 1987. Zooplankton in a marine bay. I. Horizontal distributions used to estimate net population growth rates. *Marine ecology*. 41: 43-52.
- 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.

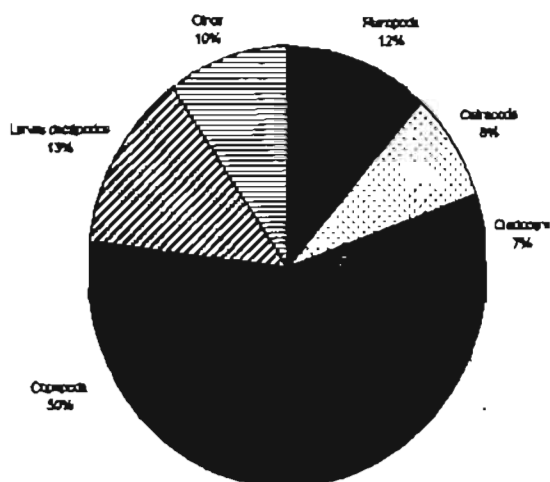
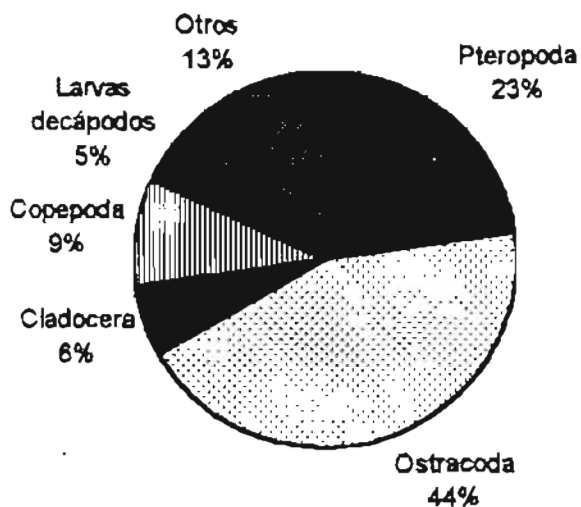


Fig 1. Individuos en Ollito red de 280 micras.

Otros

Polychaeta 0.41
 larva de pez 1.07
 Chaetognata 4.55
 radiolaria 1.075
 Apendicularia 1.74
 Foraminifera 0.5
 ctenofora 0.16
 Braquiopoda 0.083
 Hydromedusas 0.083
 huevos 0.33



Otros:

Polychaetha 2.3%
 Larva de pez 0.2%
 Chaetognatha 1.4%
 Radiolaria 5%
 Thaliaceae 0.12%
 Apendicularia 0.8%
 Foraminifera 1%
 Ctenofora 0.8%
 Huevos 1.5%

Fig 2. Individuos Estación Punta Gallardo red de 280 micras .

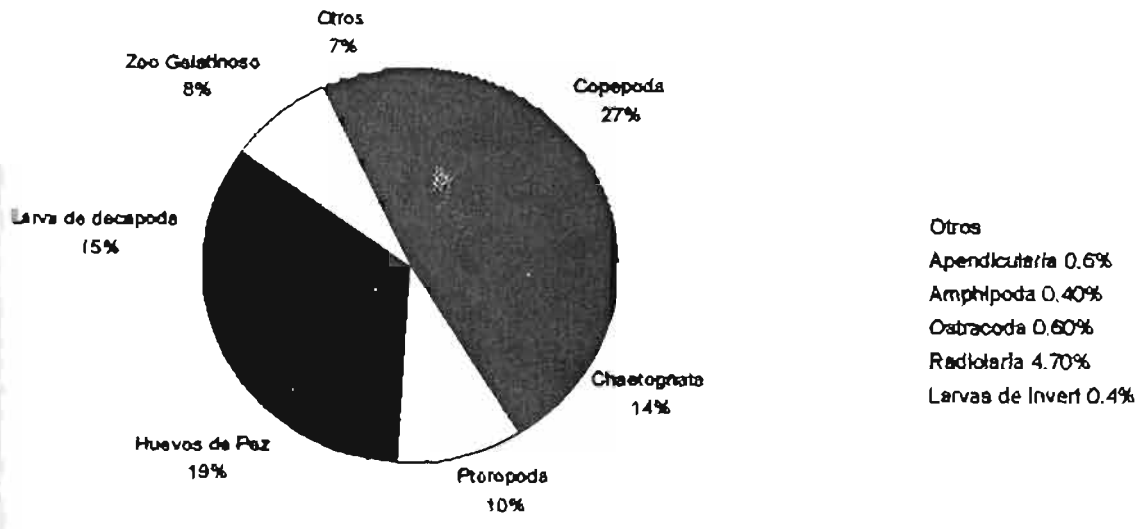


Fig 3. Estación Golfito red 1000

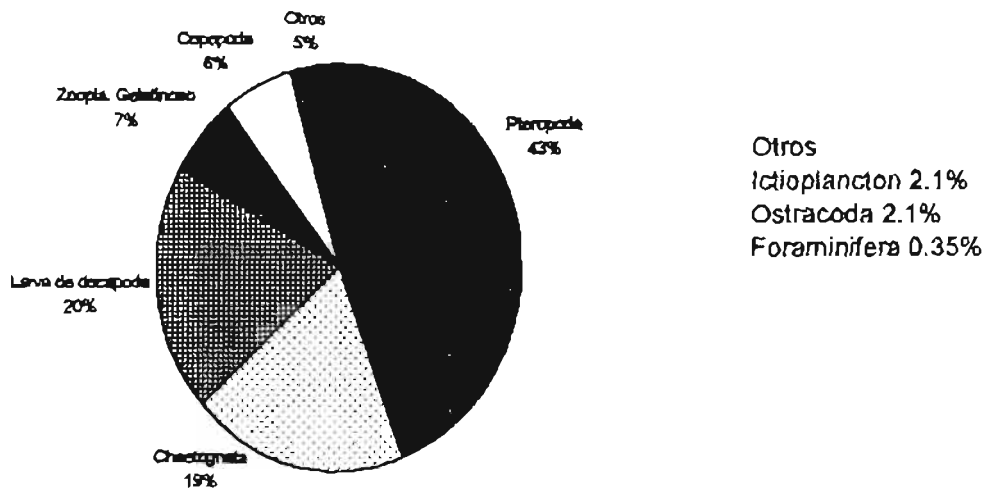


Fig 4. Estación Gallardo red de 1000 micras

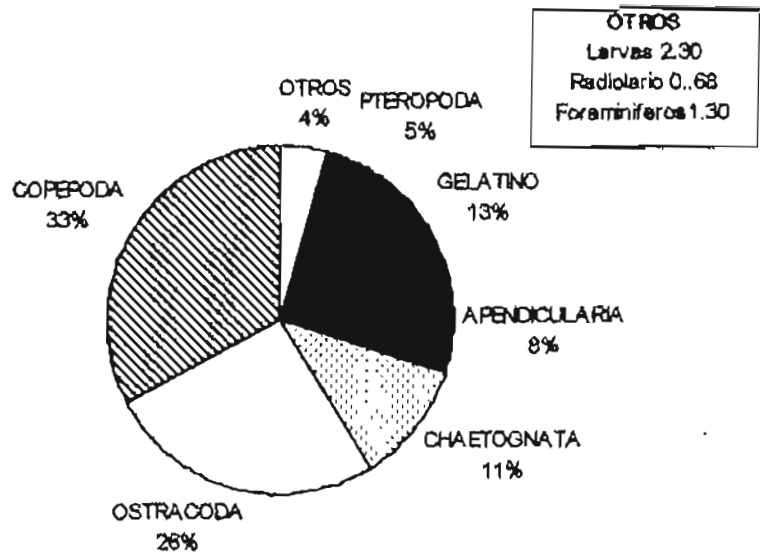


Fig. 5. Estación Punta Gallardo red 1000 micras (muestreo vertical)

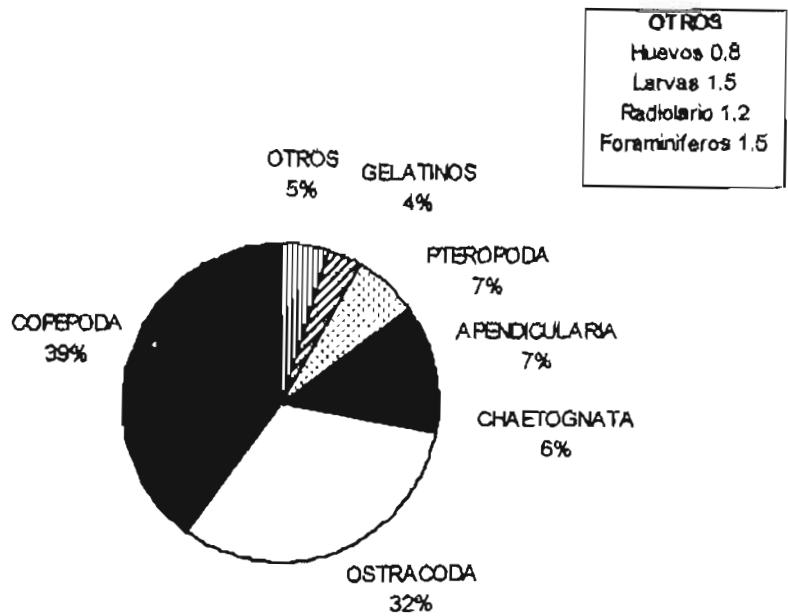


Fig 6. Estación punta Gallardo rde de 280 micras (muestreo vertical).

Cambios en la composición y estructura florística en diferentes planos altitudinales del bosque tropical húmedo de la zona sur de Costa Rica.

**Eric Fuchs Castillo
Gabriela Chavarría (Ed.), Rodolfo Ortiz (Cord.)**

Los bosques tropicales son los más diversos y ricos en especies arbóreas en el mundo (Primak, 1993; Gentry, 1992; Gentry, 1988). En los trópicos la diversidad tipo alfa, o la diversidad de una zona específica y pequeña, está por encima de muchas reportadas para el mundo (Burger, 1980). Esto nos indica que en los trópicos hay muchas especies viviendo en un área relativamente pequeña. Esta gran diversidad está dada principalmente, a la gran heterogeneidad de ambientes y condiciones ambientales que existen en los trópicos. Pero la razón clave de la riqueza de especies, se basa en la estabilidad de estos ambientes y estas diferentes condiciones ambientales, las cuales permite la competencia y especiación de los individuos (Primak, 1993; Burger, 1980).

Existen variaciones en la composición y la estructura florística de los bosques tropicales. Las comunidades de árboles tienden a variar dentro de un área grande, dado a disturbios, propiedades edáfica, factores hídricos o una combinación de todos (Lovett, 1996; González y Zak, 1998). Algunos estudios sugieren que existen zonas o fajas de vegetación a lo largo de las montañas tropicales, ya que hay variaciones discontinuas en la composición y estructura florística relacionada a la elevación (Lovett, 1996; Gentry, 1988). Primak (1993) propone que en zonas de topografía compleja estas variaciones en la composición florística, se deben principalmente a factores de aislamiento genético, adaptaciones locales y episodios de especiación. En estas zonas se da un aumento en la diversidad tipo beta, la cual se define, en este caso, como los cambios de diversidad asociados a gradientes altitudinales.

La mayoría de los estudios en comunidades vegetales, tratan de describir la composición florística de un área relativamente grande, sin embargo, no concentran sus esfuerzos en comparar hábitats similares, o gradientes altitudinales. El objetivo de este trabajo es describir y comparar la composición y estructura florística de dos sitios que difieren tanto en hábitat como en su plano altitudinal.

Métodos.

El trabajo se realizó del 11 al 13 de enero de 1998, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en la vertiente Pacífica de Costa Rica. Se escogieron dos zonas de trabajo: Fila La Gamba a 160 msnm y la zona riparia de la Quebrada La Gamba a 50 msnm. En cada sitio se determinó la composición florística mediante el método de "el vecino más cercano" (Brower y Zar, 1981).

En la fila La Gamba se trazaron, dos transectos de 100 metros cada uno, siguiendo la pendiente de la fila. En la Quebrada la Gamba se trazó un transecto de 200 metros a lo largo de la quebrada. Los transectos se trazaron con un azimut específico, 133° en la fila y 210° en la quebrada. Cada diez metros se marcó un punto de muestreo, éste representa el centro para cuatro direcciones de la brújula (Norte, Sur, Este y Oeste), lo cual dividía el sitio de muestreo en cuatro cuadrantes. En cada cuadrante se midió la distancia desde el punto central hasta el individuo más cercano. Sólo se tomó un individuo por cuadrante, de tal forma que se tienen cuatro individuos por punto de muestreo (Brower y Zar, 1981; Brewer y McCann, 1982). Se identificó el individuo a especie cuando era posible, sino hasta familia o morfoespecie. Se midió la circunferencia a la altura del pecho de cada individuo, con el propósito de calcular el DAP. Se infirió la altura de los árboles, tomando como referencia la altura de un estudiante parado al lado del fuste. Sólo se tomaban en cuenta los árboles con un DAP mayor a 10 cm.

Se calculó el índices de diversidad de Shannon (base natural) para ambos sitios y éstos se compararon mediante una prueba de t-Student diseñada para índices de Shannon. Además se

determinó la similitud entre los sitios mediante el índice de Morisita. Se calculó la distancia promedio entre los individuos y el área basal total cubierta por las especies muestreadas (distancia promedio al cuadrado). Además, se determinó el índice de valor de importancia (I.V.I.) para todas las especies, el cual necesita de los siguientes parámetros (Brower y Zar, 1981; Brewer y McCann, 1982) :

$$\text{I.V.I.} = \text{Frecuencia relativa} + \text{Dominancia relativa} + \text{Densidad relativa}$$

La frecuencia relativa se define como el número de puntos en el que aparece una especie, dividida entre el número total de puntos de muestreo. La dominancia relativa es el área absoluta de una especie entre el área total ocupada por todas las especies muestreadas. La Densidad relativa se define como el número de individuos por especie entre el total de individuos muestreados.

Para comparar la composición de especies en ambos sitios, se escogió, para cada lugar de muestreo, los individuos con los 10 I.V.I. más altos (Brower y Zar, 1981; Brewer y McCann, 1982). A pesar de perder cierta información, los individuos con valores de importancia altos, permiten caracterizar bien la zona muestreada.

Resultados.

Se encontró un total de 69 especies distintas (7 a morfoespecie), 43 en la fila la Gamba y 41 en la quebrada, de las cuales 15 estaban en ambos sitios (Anexos). Se observó que los sitios no difieren en sus índices de diversidad ($T = 0,14$; $g.l. = 160$; $p = 0,89$; Cuadro 1).

La distancia promedio entre los individuos en la zona de la Quebrada La Gamba es $5,5 \pm 3,4$ metros (Promedio \pm Desv. Std.), mientras que en la fila es de $4,9 \pm 3,2$ metros (U Mann-Whitney = 5068 ; $p = 0,20$). El área basal promedio de los árboles en la zona de la fila la Gamba es de $23,9 \text{ m}^2$, y no difiere estadísticamente del área basal promedio de la quebrada, el cual es de $30,1 \text{ m}^2$ (χ^2 homogeneidad = 0.33; $g.l. = 1$; $p = 0,53$). La distribución de frecuencias del DAP demuestra que existen más individuos con DAP's pequeños y pocos individuos de envergadura ancha. La distribución de frecuencias es estadísticamente similar entre la quebrada y la fila (Kolmogorov-Smirnov: $D = 0,098$; $p > 0,50$; Fig. 1). En promedio los árboles de la quebrada tienden a ser significativamente más altos, $29,1 \text{ m} \pm 26,9 \text{ m}$, que los árboles encontrados en la Fila La Gamba, $15,2 \text{ m} \pm 12,9 \text{ m}$ (U Mann-Whitney = 7997; $p < 0,001$).

Los sitios se asemejan poco entre sí, con un índice de similitud de Morisita de 0,38. La composición florística de cada zona refleja la baja similitud presentada por Morisita, ya que las especies dominantes tienden a ser distintas en cada sitio. En la zona de la Fila La Gamba, especies como *Inga* sp. (Fabaceae), *Trophis* sp. (Moraceae) y *Trichospermum* (Thiliaceae) poseen los valores de importancia más altos comprendiendo un 20% del total de importancia. En la Quebrada La Gamba, especies como *Virola* sp (Myristicaceae), *Licania* sp. (Chrysobalanaceae) y *Welfia georgii* (Araceae), tienden a ser los individuos más dominantes de la zona (Cuadros 2 y 3).

Discusión.

El número de especies encontradas en ambos sitios (69), es relativamente menor al número de especies reportadas para otros bosques tropicales. En Asia se han encontrado, 90 especies en Sabah, 214 en Sarawak y 244 en Malasia (Pascal y Pelissier, 1996). En Bolivia se determinó que los bosques tropicales contienen de 60 a 220 especies de árboles con DAP mayor a 10 cm (Faber-Langendoen y Gentry, 1991; Gentry, 1988). El número de especies de la Zona de Golfito se acerca a la reportada para el bosque tropical de Nigeria, para un total de 50 especies con DAP mayor a 10 cm (Pascal y Pelissier, 1996). Estos valores inferiores en la cantidad de especies encontradas, puede ser un indicio de que el muestreo no ha sido lo suficientemente extenso, como para encontrar todas las especies del sitio.

Además, muchas de las especies encontradas, no pudieron ser identificadas hasta el nivel de especie, sino hasta género, por lo que el número total de especies de la zona se ve subestimado.

Ambos sitios presentan un número similar de especies, y sus índices de diversidad sugieren que, a pesar de que las especies son distintas entre los sitios, la proporción de individuos por especie es similar tanto en la fila, como en la quebrada. El índice de diversidad de la fila tiende a ser un poco mayor al de la quebrada, lo cual va contra lo propuesto por Lovett (1996) de que la diversidad tiende a disminuir con la elevación por una función de recursos y productividad. Esto sugiere que la elevación de la fila, no necesariamente es la suficiente como para visualizar el fenómeno propuesto por Lovett. Los valores de diversidad encontrados para la Quebrada La Gamba y para la fila, son similares a los reportados para la Amazonia, los cuales varían de $H'_{base\ natural} = 3.33$ a $H' = 3.95$ (Pascal y Pelissier, 1996). A pesar de que el número de especies se encuentra por debajo de lo esperado para bosques tropicales húmedos, la proporción de individuos por especies tiende a ser lo suficientemente homogénea como para asegurar valores altos de diversidad. Faber-Langendoen y Gentry (1991) sugieren que la mayoría de los estudios de composición florística hechos en los trópicos proponen que existen muchas especies de árboles con pocos individuos por especie. Esta situación es la que explica valores altos de diversidad y equidad.

Con respecto a la estructura de las comunidades, se determina que los árboles de la quebrada son más altos que los de la Fila La Gamba. Esto propone que la zona riparia posee individuos con mayor edad, o que las especies presentes en esta zona tienden a ser de mayor tamaño que las especies encontradas en la Fila La Gamba. En la quebrada, de las tres especies más comunes (Cuadro 3), *Virola* y *Licania*, cuando adultas poseen alturas superiores a los 30 metros, mientras que *Welfia* alcanza un máximo de 15 metros de altura (Quesada *et al*, 1997). Las especies de los géneros más comunes en la Fila La Gamba: *Inga* sp. *Trophis* y *Trichospermum* (Cuadro 2), tienen alturas máximas promedio de 15, 18 y 20 metros respectivamente (Gentry, 1996; Quesada *et al*, 1997). Lo anterior indica, que no necesariamente es la edad de la zona, sino más bien las especies dominantes de cada lugar, lo que explica la diferencia en alturas.

Los árboles en la quebrada tienden a estar más alejados entre sí, que los individuos en la fila. Esto podría explicarse, ya que el transecto atraviesa la quebrada en dos puntos. La distancia entre varios individuos muestreados tiende a ser mayor, dado que un árbol pudo quedar de un lado de la quebrada, mientras que el otro se pudo encontrar en la otra orilla. El área basal promedio en la quebrada (30,1 m²), y en la Fila La Gamba (23,9 m²), tienden a ser similares al reportado para La Selva de 27,8 m² por hectarea (Liebermann y Liebermann, 1987). Los valores de área basal reportados para cada sitio, son típicos de bosques tropicales y su valor se sitúa en una posición intermedia a la reportada para varios países tropicales de Centro y Sudamérica (Lovett, 1996).

La curva exponencial negativa encontrada para la distribución de frecuencias del DAP (Fig. 1), es típica de bosques tropicales maduros, que han sufrido poco o ningún disturbio con respecto al número y la edad de los individuos presentes (Faber-Langendoen y Gentry, 1991; Pascal y Pelissier, 1996). Algunas especies de árboles han sido extraídas de la Quebrada La Gamba (Jorge Lobo, com.pers.), sin embargo, esta intervención parece no haber afectado la composición normal del sitio; ya que el número de especies, su índice de diversidad y la distribución de frecuencias con respecto al DAP, sugieren que posee todas las características típicas de un bosque tropical maduro y sano.

Este trabajo demuestra que la zona posee un alto grado de dominancia (Pascal y Pelissier, 1996), ya que las especies con los 10 valores más altos de importancia comprenden más del 50% del I.V.I. total; a saber, 54% para la fila y 57% para la quebrada. Gonzales y Zak (1996) determinan que los bosques que poseen de 7 a 10 especies, las cuales comprenden del 50 al 70 por ciento del total de los valores de importancia, son bosques con un alto grado de dominancia. Es decir, a pesar de poseer altos valores de diversidad, existen ciertas especies que son relativamente más frecuentes y con mayor área basal, que todas las demás (Brower y Zar, 1981).

La baja similitud entre los sitios, puede ser evidencia de que existe un grado de zonación altitudinal. Esto implicaría que las especies más adaptadas a elevaciones altas y pendientes

pronunciadas, se harán progresivamente más escasas a bajas elevaciones (Lovett, 1996). *Virola*, es la especie con el mayor índice de importancia en la zona de la quebrada (Cuadro 3.) Flores (1992), menciona que el género es típico del bosque tropical muy húmedo en las tierras bajas de la vertiente Pacífica. Se encuentra en la parte baja de las faldas de las colinas y en las orillas de ríos y quebradas, creciendo en suelos aluvionales y arenosos. Esto implica que su alto valor de importancia en la zona de la quebrada se justifica ya que éste es su hábitat normal. *Licania* ha sido descrita como una especie presente en llanuras y serranías desde los 10 hasta los 500 msnm (Quesada *et al*, 1997). Con una distribución tan amplia, uno esperaría encontrarla en el muestreo de la fila, sin embargo, su ausencia sugiere que la mayoría de individuos se encuentran en la quebrada, y que su dispersión hacia las zonas altas no ha sido muy exitosa. *Welfia georgii* es la tercera especie más "importante" en la zona de la quebrada. El hábitat de *Welfia* es típico de zonas húmedas y cerca de quebradas (Henderson *et al*, 1995). Las palmas del bajo-dosel (subcanopy) son muy típicas en bosques tropicales, asociadas a zonas pluviales, principalmente por su abundancia y no su gran área basal (Faber-Langendoen y Gentry, 1991; Hartshorn y Hammel, 1994). En conclusión, la vegetación dominante en la zona de la quebrada, es típica de zonas bajas riparias.

Las especies con mayor índice de importancia en la zona de la fila La Gamba (Cuadro 2), han sido descritas por Allen (1977) como especies típicas de bosque secundario y zonas riparias. Quesada *et al* (1997), describe especies como *Grias cauliflora* y *Carapa guianensis*, como especies típicas de zonas riparias e inundadas; y especies como *Trichospermum*, *Trophis* y *T. macrophyllum*, como típicas de bosques secundarios. Hartshorn y Hammel (1994), mencionan que en La Selva, el género *Inga* se encuentra principalmente en lugares cercanos a los ríos o las quebradas. Esta información sugiere que el tipo de vegetación de la Fila La Gamba, se ve muy influenciada por la cantidad de ríos y quebradas presentes en la cercanía de la fila costera. Además, se podría especular que el tipo de vegetación encontrado en la fila La Gamba, no necesariamente es una vegetación tipo "climax", en el sentido más amplio de esta definición. A pesar de que sus índices de diversidad son bastante altos y que la curva en forma de "J" invertida (Fig. 1) demuestra que el bosque es uno maduro, la composición de especies sugiere que esta zona ha sido intervenida o que está en un punto avanzado de regeneración o sucesión.

En conclusión se puede determinar que existen diferencias en la composición y estructura florística de ambos sitios, debido principalmente al tipo de hábitat (ripario o no) y no tanto a la altura. Las especies presentes en la Fila La Gamba, no poseen adaptaciones especiales para condiciones de altura o zonas escabrosas como lo sugiere Lovett (1996), sino más bien deben su presencia a factores de dispersión, o porque la zona se encuentre en un estado tardío de sucesión. Es importante mencionar que el método de muestreo influye drásticamente los resultados de composición y estructura floral. Muestreos discontinuos mostrarán como resultado "zonas de vegetación", correspondientes a los límites de muestreo escogidos. Dividirán la vegetación en un tipo de altura y otra de bajura; cuando en realidad lo que ocurre es un comunidad continua afectada por factores climáticos, sucesionales, geológicos y estocásticos. Estos procesos dinámicos pueden ser mal interpretados, debido al muestreo, como evidencia de una zonación inexistente (Lovett, 1996).

Bibliografía.

- Allen, P. 1977. The rain forest of Golfo Dulce. Stanford University Press. 2ª edición. California, EEUU. p. 417.
- Brewer, R. y McCann, M. T. 1982. Laboratory and field manual of Ecology. Saunders College Publishing. EEUU. p. 137-152.
- Brower, J. E. y Zar, J. H. 1981. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. c. brown company publishers. EEUU. p. 65-86.

- Burger, W. C. 1980. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica. *Brenesia* 17 : 371-388.
- Faber-Langendoen, D. y Gentry, A. H. 1991. The structure and diversity of rain forest at Bajo Calima, Chocó Region, Western Colombia. *Biotropica* 23(1) : 2-11.
- Flores, E. M. 1992. *Arboles y semillas del Neotrópico*. Museo Nacional de Costa Rica, Herbario Nacional de Costa Rica. Volumen 1 (1) : 46-64.
- Gentry, A. H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85 :156-159.
- Gentry, A. H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63 : 19-28.
- Gentry, A. H. 1996. *Woody Plants of Northwest South America*. University of Chicago Press. 2ª edición. Chicago, EEUU. p. 895.
- González, O.J. y Zak, D. R. 1996. Tropical dry forests of St. Lucia, West Indies: Vegetation and soil properties. *Biotropica* 28(4b) : 618-626.
- Hartshorn, G. S. y Hammel, B. E. 1994. Vegetation types and floristic patterns. *In*. McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H. y Harshorn, G. S. *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago Press. Chicago, EEUU. p. 73-89.
- Henderson, A.; Caleano, G. y Bernal, R. 1995. *Palms of the Americas*. Princeton University Press. New Jersey, EEUU. p. 209-210.
- Lieberman, D. y Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica. (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3 : 347-358.
- Jovett, J.C. 1996. Elevational and latitudinal changes in tree associations and diversity in the Eastern Arc mountains of Tanzania. *Journal of Tropical Ecology* 12(5) : 629-650.
- Pascal, J. Y Pélissier, R. 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in southwest India. *Journal of Tropical Ecology* 12(2) : 191-210.
- Primack, R. B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinaur Associates Inc. Massachusetts, EEUU. p. 22-72.
- Quesada, F. J.; Jiménez, Q.; Zamora, N.; Aguilar, R. y González J. 1997. *Arboles de la Península de Osa*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO). Heredia, Costa Rica. p. 412.

Cuadro 1. Número de especies, número de individuos, índices de diversidad (base natural) y equidad para las zonas de la Fila La Gamba y la Quebrada La Gamba. Golfito, 1998.

Sitio	Número especies	Número individuos	Shannon-Welner	Equidad
Fila La Gamba	43	80	3.59	0.95
Quebrada La Gamba	41	80	3.51	0.93

Cuadro 2. Parámetros de abundancia y densidad para todas las especies con los 10^a IVI más altos. Zona Fila La Gamba. Golfito, 1998.

Especie	Total individuos	Densidad relativa (%)	Area basal m ²	Dominancia relativa (%)	Frecuencia relativa (%)	I.V.I. (0-300%)
inga sp	6	7.5	1.79	7.5	7.2	22.2
Trophis sp.	4	5	1.19	5	5.8	15.8
Tachospermum	4	5	1.19	5	5.8	15.8
Eragia ariculata	5	6.25	1.49	6.25	2.9	15.4
teratyliacium						
Macrophyllum.	4	5	1.19	5	4.3	14.3
Luchomea sp.	4	5	1.19	5	4.3	14.3
Eursera simarouba	3	3.75	0.89	3.75	4.3	11.8
Eurseraceae A	3	3.75	0.89	3.75	4.3	11.8
parteia sp.	3	3.75	0.89	3.75	2.9	10.4
Cecropia sp. ^a	2	2.5	0.59	2.50	2.9	7.9
Lauraceae 1 ^a	2	2.5	0.59	2.50	2.9	7.9
Gras cauliflora ^a	2	2.5	0.59	2.50	2.9	7.9
Carapa guianensis ^a	2	2.5	0.59	2.50	2.9	7.9

^a Estas especies comparten el mismo I.V.I. por lo que se agregan al cuadro, aunque queden más de 10 especies.

Cuadro 3. Parámetros de abundancia y densidad para todas las especies con los 10 I.V.I. más altos. Zona Quebrada La Gamba. Golfito, 1998.

Especie	Total individuos	Densidad relativa (%)	Area basal m ²	Dominancia relativa (%)	Frecuencia relativa (%)	I.V.I. (0-300%)
iroa	5	6.25	1.46	14.88	6.58	27.70
Lecania sp	2	2.5	1.51	15.39	2.63	20.52
Arefia gerogii	7	8.75	0.26	2.85	7.89	19.30
Fabaceae	1	1.25	1.56	15.89	1.32	18.48
Sc:	1	1.25	1.40	14.28	1.32	16.84
Moraceae A.	3	3.75	0.85	8.68	3.95	16.38
Phanorea sp	6	7.50	0.21	2.19	6.58	16.25
Wania pluricostata	4	5.00	0.28	2.86	5.206	13.13
Ficus sp.	3	3.75	0.48	4.88	3.95	12.57
Carapa guianensis	4	5.00	0.20	2.01	3.95	10.96

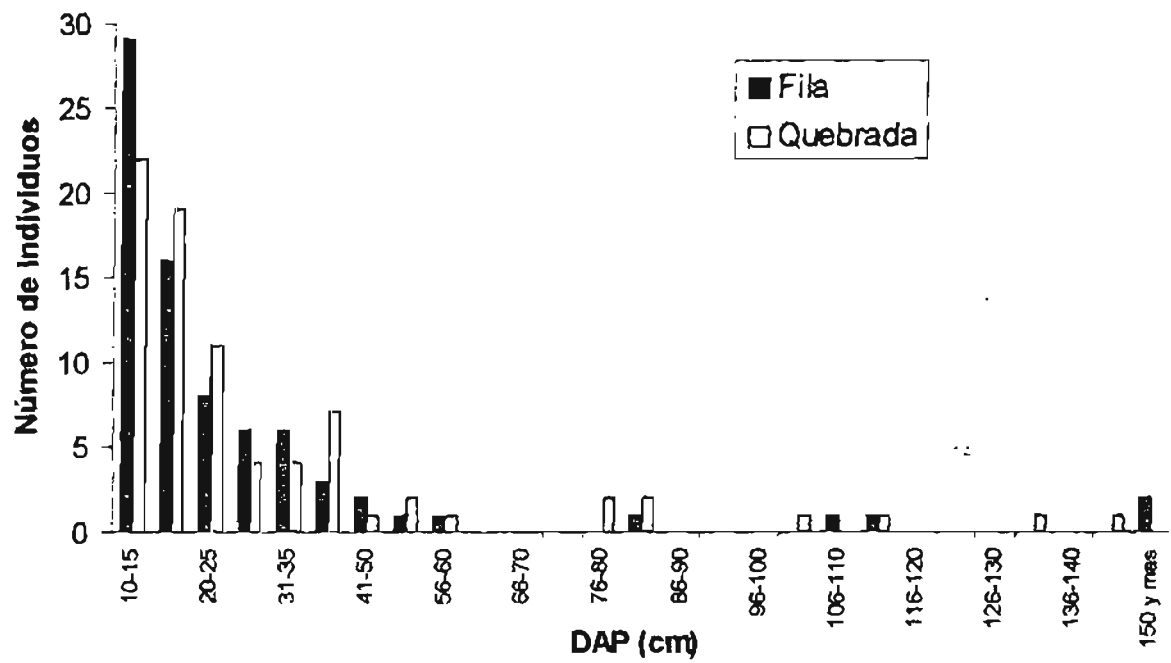


Figura 1. Distribución de frecuencias del DAP para todos los individuos presentes en las zonas de la Fila La Gamba y la Quebrada La Gamba. Kolmogorov-Smirnov: $D= 0.098$; $p > 0.50$. Golfito, 1998.

Anexos. Parámetros de abundancia y densidad para todas las especies localizadas en la Fila La Gamba, Golfito, 1998.

Especie	Número de individuos.	Densidad relativa (%)	Area basal total (m ²)	Dominancia relativa (%)	Frecuencia relativa (%)	I.V.I. (0%-300%)
Sin especie	2	2.5	0.60	2.50	2.90	7.90
<i>Alchornea</i> sp.	4	5	1.19	5.00	4.35	14.35
<i>Annona</i> sp.	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Apeiba tibourbou</i>	2	2.5	0.60	2.50	1.45	6.45
<i>Araliaceae</i> Tipo A	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Burseraceae</i> Tipo A	3	3.75	0.90	3.75	4.35	11.85
<i>Carapa guianensis</i>	2	2.5	0.60	2.50	2.90	7.90
<i>Cecropia poliphlebia</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Duroia costaricensis</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Elaeagia ariculata</i>	5	6.25	1.49	6.25	2.90	15.40
<i>Grias cauliflora</i>	2	2.5	0.60	2.50	2.90	7.90
<i>Guarea</i> sp.	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Hasseltia</i> sp.	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>riarteae</i> sp.	3	3.75	0.90	3.75	2.90	10.40
<i>Moraceae</i> Tipo A	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Mortonioidendron</i> sp.	2	2.5	0.60	2.50	1.45	6.45
<i>Oreopanax</i> sp.	2	2.5	0.60	2.50	1.45	6.45
<i>Pourouma bicolor</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Rubiaceae</i> Tipo A	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Saurauia</i> sp.	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Spondias mombin</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Tetragastris</i>	2	2.5	0.60	2.50	1.45	6.45
<i>canamensis</i>						
<i>Tetrathylacium</i>	4	5	1.19	5.00	4.35	14.35
<i>macrophyllum</i>						
<i>Inchosperrum</i> sp.	4	5	1.19	5.00	5.80	15.80
<i>Trophis</i> sp.	4	5	1.19	5.00	5.80	15.80
<i>Jochysia ferruginea</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Lauraceae</i>	2	2.5	0.60	2.50	2.90	7.90
<i>Protium</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Acacia</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>nga</i>	6	7.5	1.79	7.50	7.25	22.25
<i>Terminalia oblonga</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
sp5	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Bursera simarouba</i>	3	3.75	0.90	3.75	4.35	11.85
<i>Cestiba elastica</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Cecropia</i> sp	2	2.5	0.60	2.50	2.90	7.90
<i>Brosimum</i> sp	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Heisteria</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Sapindaceae</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Meliosma</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
sp6	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Trichilia</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
sp7	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Rubiaceae</i> tipo b	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
<i>Zanthoxylum</i>	1	1.25	0.30	1.25	1.45	3.95
TOTAL	80	100	2389.74323	100	100	300

Anexos. Parámetros de abundancia y densidad para todas las especies localizadas en la Quebrada La Gamba. Golfito, 1998.

Espece	Número de individuos	Densidad relativa (%)	Area basal total (m ²)	Dominancia relativa (%)	Frecuencia relativa (%)	I.V.I. (0-300%)
<i>Sin especie</i>	1	1.25	0.00	0.00	1.32	2.57
<i>Araliaceae Tipo A</i>	1	1.25	0.03	0.26	1.32	2.83
<i>Carapa guianensis</i>	4	5.00	0.20	2.01	3.95	10.96
<i>Cecropia poliphlebia</i>	1	1.25	0.02	0.24	1.32	2.80
<i>Duroia costaricensis</i>	1	1.25	0.01	0.07	1.32	2.64
<i>Guarea sp.</i>	1	1.25	0.02	0.24	1.32	2.81
<i>inartea sp.</i>	2	2.50	0.05	0.52	2.63	5.65
<i>Moraceae Tipo A</i>	3	3.75	0.85	8.68	3.95	16.38
<i>Rubiaceae Tipo A</i>	1	1.25	0.17	1.68	1.32	4.24
<i>Spondias mombin</i>	1	1.25	0.09	0.93	1.32	3.49
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	3	3.75	0.04	0.39	2.63	6.78
<i>Trichospermum sp.</i>	1	1.25	0.14	1.41	1.32	3.98
<i>Vochysia ferruginea</i>	1	1.25	0.01	0.11	1.32	2.68
<i>Nelfia georgii</i>	7	8.75	0.26	2.65	7.89	19.30
<i>Lauraceae</i>	2	2.50	0.08	0.84	2.63	5.97
<i>Protium</i>	1	1.25	0.03	0.34	1.32	2.91
<i>Flacourtiaceae</i>	2	2.50	0.14	1.38	2.63	6.51
<i>Siroia</i>	5	6.25	1.46	14.86	6.58	27.69
<i>Socratea exorrhiza</i>	3	3.75	0.05	0.50	3.95	8.20
<i>Miconia</i>	3	3.75	0.06	0.57	3.95	8.26
<i>Swartzia</i>	2	2.50	0.07	0.72	2.63	5.85
<i>Jcania</i>	2	2.50	1.51	15.39	2.63	20.52
<i>Cesearia</i>	1	1.25	0.07	0.73	1.32	3.30
<i>Ardisia</i>	1	1.25	0.01	0.10	1.32	2.67
<i>Pausandra</i>	2	2.50	0.03	0.29	2.63	5.42
<i>Ficus</i>	3	3.75	0.48	4.88	3.95	12.57
<i>Pouteria</i>	1	1.25	0.10	0.98	1.32	3.55
<i>Rinorea</i>	6	7.50	0.21	2.17	6.58	16.25
<i>sp 1</i>	1	1.25	1.40	14.28	1.32	16.84
<i>Acacia</i>	1	1.25	0.01	0.14	1.32	2.70
<i>Saramee</i>	1	1.25	0.01	0.14	1.32	2.71
<i>Rupiliocarpon caracolito</i>	1	1.25	0.01	0.11	1.32	2.68
<i>Fabaceae</i>	1	1.25	1.56	15.89	1.32	18.45
<i>Maritá pluricostata</i>	4	5.00	0.28	2.86	5.26	13.13
<i>Cordia</i>	2	2.50	0.15	1.57	2.63	6.70
<i>Pterocarpus</i>	1	1.25	0.02	0.22	1.32	2.78
<i>Chrysofila</i>	1	1.25	0.02	0.20	1.32	2.77
<i>Hedyosmum</i>	1	1.25	0.01	0.08	1.32	2.64
<i>Erythrina</i>	1	1.25	0.02	0.25	1.32	2.82
<i>sp 2</i>	1	1.25	0.10	0.98	1.32	3.55
<i>sp3</i>	1	1.25	0.02	0.17	1.32	2.74
<i>sp4</i>	1	1.25	0.02	0.16	1.32	2.73
TOTAL	80	100.00	9.83	100.00	100.00	300.00

: Especies compartidas entre los dos siti

Herbivoría en plantas de crecimiento lento y rápido en Fila La Gamba (Golfito, Puntarenas)

Erwin Gamboa Segura

Carmen Flores (ed.), Paul Hanson (Coord.)

En los bosques tropicales las relaciones evolutivas entre herbívoros y plantas han resultado en una variedad impresionante de adaptaciones e interacciones. La presión de la herbivoría ha llevado a la evolución de defensas químicas, mecánicas y fenológicas en las plantas (Coley y Barone, 1996).

No todas las especies de plantas son consumidas igualmente. Las especies pobremente defendidas sufren valores altos de herbivorismo (Coley, 1985). Las especies difieren en sus defensas debido a que varían en sus tasas intrínsecas de crecimiento; así, en las especies con tasas de crecimiento bajas se favorece inversiones grandes en defensas contra herbívoros, debido a que el impacto relativo del herbivorismo es mayor (Coley et al., 1985). Por lo tanto, se esperaría que las plantas de crecimiento rápido tengan un grado de herbivoría mayor que las plantas de crecimiento lento ya que existe una mayor asignación de recursos hacia la defensa en las últimas (Coley, 1987).

Las especies de lento crecimiento están presentes en todo el sotobosque y, por lo tanto, los herbívoros las pueden encontrar con facilidad. Crecen lentamente y puede ser que no puedan darse el lujo de reponer sus hojas con mucha frecuencia, así que es de gran importancia que puedan defender eficazmente sus hojas de los herbívoros (Coley, 1990).

Los objetivos de este trabajo son: 1) comparar el grado de herbivoría de hojas entre una especie de crecimiento lento y una de crecimiento rápido y 2) determinar cuál es el tipo de fitófago más común tanto en la especie de lento crecimiento como en la de rápido crecimiento.

Métodos

El muestreo se llevó a cabo los días 11, 12 y 13 de enero de 1998 en el sendero de la Fila La Gamba a 250 m.s.n.m. en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. Se utilizaron especies de la familia Piperaceae como plantas de crecimiento rápido y especies de la familia Flacourtiaceae como plantas de crecimiento lento. Se efectuaron recorridos a ambos lados del sendero buscando individuos de *Piper sp.* (Piperaceae) y *Tetrathylacium macrophyllum* (Flacourtiaceae). Se seleccionaron al azar 10 hojas de cada individuo, obteniéndose un total de 220 para el grupo de crecimiento lento y 180 para el de crecimiento rápido. Se estimó el porcentaje de daño en cada hoja y se clasificó según las siguientes categorías: 0) sin daño o daño ínfimo, 1) con 1% a 25% de daño, 2) con 25% a 50% de daño, 3) con 50% a 75% de daño y 4) con 75% a 100% de daño.

Por último se identificó el tipo de agente que produjo el herbivorismo: masticador, minador, raspador, doblador, hongo e inductor de agallas. El daño de los masticadores se reconoce porque consumen solamente la lámina dejando las venas (esqueletonizadores), hacen huecos en la lámina o sólo consumen el borde; los minadores, que son larvas pequeñas que viven dentro de la lámina dejan diminutos túneles circulares o lineales; los raspadores comen solamente la superficie de la lámina; los inductores de agallas alteran el desarrollo normal del tejido de la planta pero su desarrollo y forma es específica, existiendo amplias diferencias entre las especies inductoras (Hanson, 1995).

Para comparar el grado de herbivoría entre los dos grupos de plantas se usó la prueba Chi cuadrado, comparando la frecuencia de hojas dañadas en ambos grupos según la categoría de daño.

Resultados

Tanto en plantas de crecimiento lento como de crecimiento rápido se encontraron diversos tipos de herbivoría causados por variedad de fitófagos. Al comparar el grado de herbivoría en las distintas categorías de daño, se encuentra que no existen diferencias significativas en cuanto a la proporción de hojas dañadas entre especies de crecimiento rápido y lento (n rápido = 180; n lento = 220; $\chi^2 = 7.80$; $gl = 4$; $p = 0.10$; Fig.1).

En general, entre las especies de crecimiento rápido y de crecimiento lento estudiadas la presencia de los tipos de daño fue semejante ($\chi^2 = 7.27$; $gl = 5$; $p = 0.20$; Fig.2). El efecto causado por los masticadores fue el que se observó con más frecuencia tanto en Flacourtiaceae como en Piperaceae, afectando en ambos grupos más del 65% del total de hojas con daño. Por otro lado, la actividad de raspadores fue considerable, encontrándose hojas afectadas de plantas de crecimiento lento y rápido con una frecuencia de más del 20%, mientras que con menor frecuencia se encontraron rastros de minadores y dobladores de hojas (Fig.2). Los inductores de agallas fueron escasos (1 individuo) y se encontró sólo en *Tetrathylacium*. Más frecuentes que las agallas fueron los hongos patógenos que dañaron alrededor de un 10% del total de hojas afectadas en ambas familias (Fig.2).

Discusión

Existen fundamentalmente dos razones por las cuales se predice mayores defensas en especies de crecimiento lento que en las de crecimiento rápido (Coley, 1987). La primera es que la remoción de un cierto número de gramos de hoja por día representará una fracción mayor de la producción neta de una especie de crecimiento lento que de una de crecimiento rápido. La segunda razón es que las inversiones en defensas reducen el crecimiento en un cierto porcentaje, lo que se traduce a una diferencia mucho mayor en tamaño en una especie de rápido crecimiento con y sin defensas que en una especie de lento crecimiento con y sin defensas (Coley, 1985). Por este motivo, con los datos recopilados en este estudio no se ha cumplido la hipótesis planteada, puesto que se esperaba encontrar mayor grado de herbivorismo en los individuos de la familia Piperaceae por ser éste un grupo de plantas con crecimiento rápido.

Varios son los factores que posiblemente han influido en estos resultados y no se consideraron en el presente estudio. Un primer factor es la ubicación de las hojas respecto a la radiación solar. Se ha encontrado que las hojas en sol usualmente sufren significativamente menos daño que las hojas en sombra (Coley y Barone, 1996). Las hojas en sol son pequeñas, duras y tienen más altos contenidos fenólicos que las hojas en sombra (Coley y Barone, 1996). El grado de herbivorismo depende también de la edad de las hojas. Tanto los herbívoros vertebrados como los invertebrados, en general prefieren las hojas jóvenes tanto de especies de crecimiento lento como de crecimiento rápido (Coley, 1990). El mayor contenido de agua y nitrógeno de las hojas jóvenes puede aumentar las tasas de crecimiento de insectos y puede ser una de las razones para esta preferencia, además del hecho de ser hojas menos duras y menos fibrosas y con concentraciones menores de compuestos secundarios como taninos (Coley, 1990).

En cuanto a la variedad de tipos de herbivorismo encontrada vale destacar el papel conspicuo de los masticadores, lo cual es de esperar puesto que éste es un estudio realizado en un bosque tropical. Los insectos comedores de hojas son taxonómicamente y fisiológicamente diversos y son los consumidores más importantes en los bosques tropicales (Coley y Barone, 1996). Por ejemplo, en Piperaceae, existe evidencia del alto grado de herbivorismo por parte de los masticadores. Quizás la especie más importante por la cantidad de follaje que corta es *Atta cephalotes*, que pueden deshojar una planta de *Piper arieanum* en un día (Marquis, 1987). Es necesario mencionar que en este estudio no se incluye el efecto que producen otros insectos que son importantes herbívoros como los chupadores de savia y los comedores de polen debido a la dificultad de observar su rastro en la planta.

En este estudio, el grado de herbivoría por parte de insectos puede estar subestimado debido a que el muestreo se llevó a cabo durante la estación seca, cuando las poblaciones de insectos son bajas. En general, las poblaciones de insectos decaen durante la estación seca con un marcado rebote al inicio de la estación lluviosa, seguido por un incremento gradual hasta el inicio de la siguiente estación seca (Coley y Barone, 1996). Los grados de herbivoría reflejan este patrón, siendo bajos en la estación seca y altos en la lluviosa (Coley y Barone, 1996).

Para este tipo de investigaciones, medidas hechas una sola vez podrían resultar engañosas, para entender la susceptibilidad relativa de las plantas a los herbívoros. Así por ejemplo en plantas de crecimiento rápido, el desconocimiento de la historia de defoliación puede llevar a este problema. Una planta completamente defoliada por las zompopas puede producir una copa nueva de hojas no dañadas en un mes, por lo tanto sin el conocimiento de esa historia podríamos suponer que esa planta es completamente inaceptable a los herbívoros (Marquis, 1987).

Con este trabajo no se pretende conocer todo respecto al verdadero impacto de los herbívoros, ya que no se están incluyendo todos los posibles factores físicos, biológicos y fisiológicos que tienen efecto sobre los patrones de herbivorismo. La evidencia indica que los efectos de la herbivoria varían con formas y ciclos biológicos de la planta, hábitat, cuándo ocurre el ataque y el estado fisiológico de la planta (Marquis, 1987). Se requiere experimentos lo más realistas posible y trabajo interdisciplinario, principalmente de ecofisiólogos y fitoquímicos (Dirzo, 1987). Sin embargo, este conocimiento es útil para empezar a entender las relaciones planta - herbívoro.

Bibliografía

- 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: ¿Por qué 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.
- Coley, P.D. y J.A. Barone. 1986. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27: 305-335.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Rev. Biol. Trop.* 35: 119-131.
- Hanson, P. 1995. Las Interacciones entre plantas y animales. Folleto del curso: Interacción planta - animal. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Marquis, R.J. 1987. Variación en la herbivoria foliar y su importancia selectiva en *Piper arieanum* (Piperaceae). *Rev. Biol. Trop.* 35: 133-149.

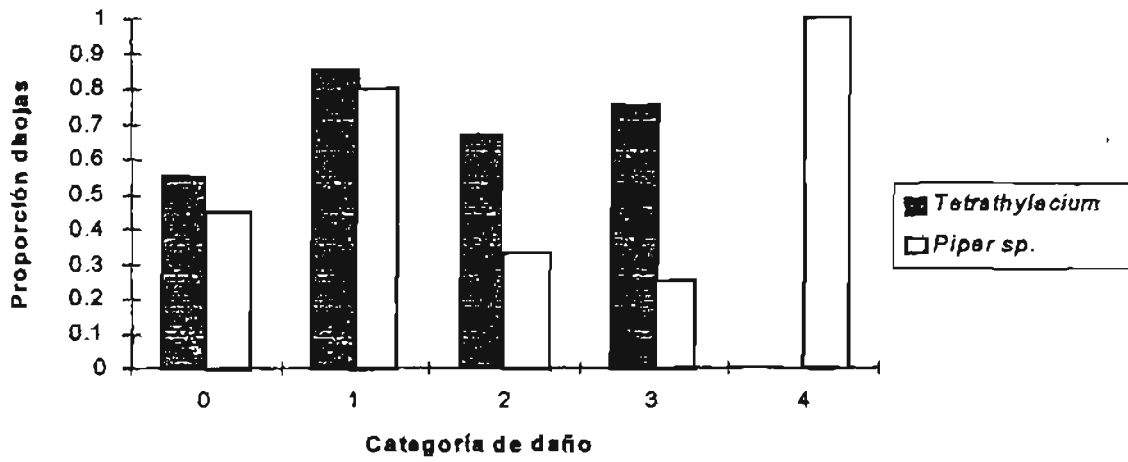


Fig.1 Proporción de hojas de cada grupo de plantas según la categoría de daño

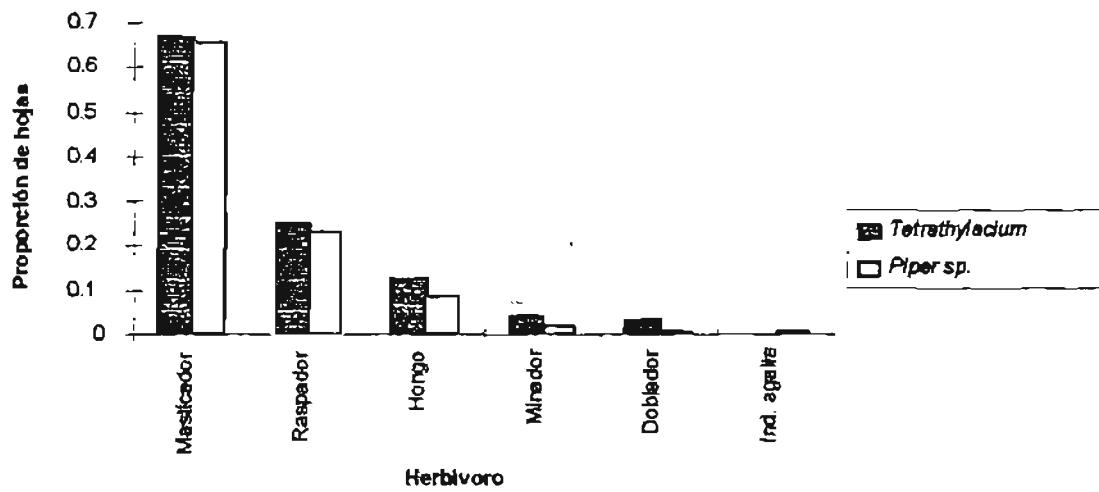


Fig.2 Proporción de hojas afectadas en cada grupo de plantas según el tipo de herbívoro

Relación entre Factores morfológicos florales y polinización

Roberto Brenes Fernández

Tania Bermúdez (Ed), Prof. Mauricio Quesada* (Coord)

Los insectos, aves e inclusive mamíferos, juegan un papel muy importante en la polinización de las plantas. Sin embargo no todos los visitantes de las flores son polinizadores, por lo general la mayoría son ladrones de polen o néctar (Endress, 1994).

Las plantas presentan diferentes estrategias de polinización, Según Endress, (1994) existen plantas cuyas flores atraen diferentes clases de polinizadores (Polifílicas), otras están adaptadas a grupos específicos (Oligofílicas), y algunas son polinizadas por una especie en particular de polinizador (monofílicas). En muchos casos, los insectos cargan el polen en estructuras especializadas para ese propósito, por lo que la flor tiene que encontrar la manera de adherir el polen a dichas estructuras. Las plantas que son polinizadas por especies de animales específicas o por agentes abióticos como agua o viento, presentan formas o estilos características fáciles de distinguir, por ejemplo, las Orquídeas, polinizadas por *Sphingidae*.

La evolución ha actuado sobre las plantas, en relación con las estrategias para atraer los polinizadores. Baker y Hurd (1968) proponen que la coevolución planta – polinizador, se inicia con las fuerzas selectivas creadas por el polinizador, y esto produce los cambios estructurales o químicos que permiten la visita de este, de tal forma que se asegure la reproducción de la planta. Estos cambios muchas veces se presentan en forma de factores morfológicos, y así la construcción floral pudo haber evolucionado con respecto a un síndrome o característica determinada (Stiles, 1981).

En el caso de las plantas polinizadas por aves o mariposas, las flores presentan colores vivos, pues estos animales se guían por los colores de la flor (Friedrich, 1991). También han desarrollado estructuras que permiten a sus polinizadores posarse en ellas, por ejemplo algunas flores han alargado sus estilos o les han dado formas específicas para que solo sus polinizadores puedan sacar el néctar, otras han cubierto el estilo por filamentos o con la corola, en fin existen muchas estrategias para librarse de los ladrones. Pero la que más atrae a los polinizadores es la recompensa; el néctar y el polen. Muchas flores hacen inversiones energéticas importantes en la producción del néctar y polen para satisfacer a los polinizadores y así asegurarse de que estos volverán. Otras plantas prefieren engañar a sus polinizadores para traerlos estas flores invierten energía en estructuras llamativas, algunas veces semejando hembras de algún insecto, o producen olores o calor que atrae a los polinizadores, como el caso de la *Araceae* que atrae a los escarabajos. Sin embargo no se ha podido determinar los factores que atraen a un polinizador a una flor específica, pero se cree que tal vez la forma de la flor pueda afectar (Stiles, 1991).

El objetivo de este trabajo es tratar de determinar la relación que existe entre los polinizadores y las estructuras morfológicas de la flor responsables de atraerlos, además trata de determinar cual de estas estructuras es más atractiva a los polinizadores.

Métodos

Para determinar la relación existente entre los polinizadores y las diferentes estructuras morfológicas de la flor, se trabajó con tres plantas, las cuales se sabían por literatura previamente citada, que eran polinizadas de día. Estas plantas fueron; *Lantana camara*, *Passiflora vitifolia* y *Heliconia latispatha*, muy comunes en el área de estudio.

La toma de datos se realizó del 23 al 25 del mes de Enero de 1998, en la quebrada La Gamba, en Goffito, Puntarenas. Para la toma de datos en el campo, se localizaron parches de estas plantas en la cercanía de la quebrada, a una distancia relativamente larga una de otra unos 10 o 20 metros y se colocó una persona frente a cada grupo de flores, a una distancia tal que no perturbara a los visitantes. Se tomaban datos de el tipo de visitante, el tiempo de duración de la visita, y el lugar de la flor que visitaba. En el laboratorio se realizaron mediciones específicas de cada flor. Para la *Passiflora* se midió el diámetro de la corola, el largo corola estilo, largo de estambre promedio, diámetro del estigma y pedúnculo del estigma. Para la *Heliconia* se tomó el largo de la bráctea, ancho de la bráctea, largo de la

flor, ancho de la flor y para la *Lanthona* se midió el largo, ancho y la altura de la flor.

Para el análisis estadístico se utilizaron regresiones lineares múltiples, para tratar de determinar las características morfológicas que presentaban mas tiempo promedio de visita. En el caso de *Lanthona* se realizaron también pruebas de X^2 para medir las diferencias en la preferencia de el color de la flor por los visitantes, el tiempo de permanencia en esta. Para medir la preferencia específica de los polinizadores de *Lanthona* por color específico se realizó una *t* de student entre los tiempos promedios de visitación por color de flor.

Resultados

En el análisis de los tiempos promedios de visitación por flor, relacionado con las variaciones morfológicas de las flores se encontraron algunas relaciones importantes. En el caso de la *Heliconia latispatha* la regresión muestra que existe una relación positiva entre el tiempo de permanencia de los polinizadores y el ancho de la flor ($R = 0.386$, $R^2 = 0.149$, $P = 0.05$, $n = 57$) (figura 1.), para el caso de la *Passiflora vitifolia*, se muestra una relación entre la longitud Corola-Estilo y el tiempo de vista ($R = 0.584$, $R^2 = 0.341$, $P < 0.05$, $n = 26$) (figura 2.). Para estas dos especies de plantas las regresiones muestran que el tiempo de visitación se incrementa en flores de un tamaño mayor, sin embargo, los R^2 muestran que un porcentaje pequeño de la variación en los tiempos de visitación son explicados por la variación de las partes florales. Además para el caso de la *Heliconia* la curva se ve fuertemente influenciada por un punto, por lo que no se puede explicar bien las relaciones entre el tiempo promedio de visitación de los polinizadores.

En el caso de la *Lanthona camara* se observa relación entre los segundos de visita y la altura de la flor ($R = 0.557$, $R^2 = 0.311$, $P < 0.05$) (figura 3.) sin embargo debido a que esta flor presenta diferencias en coloración, las cuales no fueron analizadas en la regresión, se realizaron pruebas de χ^2 en las que se observan diferencias significativas en la escogencia por el color de la flor ($X^2 = 28.95$, 2 g.l, $P < 0.001$) (cuadro 1.) así como se observa una preferencia de parte de diferentes polinizadores hacia diferentes flores, se puede ver que el 96.5 % de las Trigonas, prefieren las flores amarillas contra solo un 3.4 % que se encontraron en el Amarillo-Rojo, mientras que las mariposas no presentan tanta selectividad pues se encuentran en Amarillo y en Amarillo-Rojo en cantidades muy similares y en un 9.25 % en el color Rojo donde no se encontraron trigonas (cuadro 1.), estas diferencias de visitación a las flores estudiadas resultaron ser significativas ($t = -4.76$, 31.7 g.l, $P < 0.001$).

Discusión

Las flores típicamente polinizadas por colibríes como la *H. latispatha* o la *P. vitifolia* presentan estructuras morfológicas adaptadas para recibir a los polinizadores como flores en posición horizontal y pedicelos flexibles que facilitan la llegada de los colibríes, así como colores vivos que los atraen (Toledo, 1974). *H. latispatha* la cual es polinizada principalmente por *Amazilia tzacatl* presenta colores llamativos, anaranjado, rojo y amarillo que constituyen el principal atrayente para los polinizadores (Stiles, 1991), pero además de eso la planta provee una recompensa de néctar para los polinizadores, el néctar se encuentra en gran cantidad, unos 75 μ l, y es rico en sacarosas, con una concentración de azúcar de 0.90 m de sacarosa (Stiles, 1991). En el caso de la *P. vitifolia* el néctar se secreta dentro de una cámara la cual se encuentra rodeada por filamentos los cuales impiden el acceso a los insectos pero permiten la entrada de la larga lengua de los colibríes y las mariposas (Janzen, 1968; Szalma y Szalma, 1978). Las regresiones realizadas con los datos de estas flores relacionando diferentes factores morfológicos en cada planta, con el tiempo de visitación por los polinizadores, sin embargo la mayoría de las variables no presentaron ninguna pendiente de regresión significativa y solamente presentaron relación significativa en una característica para cada una de las plantas (figuras 1 y 2) y aunque para ambas se tomaron medidas de estructuras diferentes, los resultados concordaron en medidas del tamaño de la flor, en el caso de la *Heliconia* la altura y en el caso de la *Passiflora* el ancho, lo que nos hace pensar que los polinizadores están tomando en cuenta el tamaño de la flor, relacionándolo tal vez con la cantidad de néctar en la flor. Sin embargo esto no se sabe pues no se tomó la cantidad de néctar en la flor por lo que no se pudo relacionar con el tamaño. Además como hubieron muchos factores morfológicos de la flor no tomados en cuenta tanto a la hora de tomar las medidas como

a la hora de analizar los datos, y eso sumado a el tamaño de muestra, produce una fidelidad baja de la regresión pues los datos están muy dispersos, tal como lo muestran los R^2 de las regresiones. Además de que los datos se ven afectados por los ladrones de néctar, como las Trígonas las cuales como deben perforar la flor para obtener el néctar, permanecen mucho mas tiempo en la flor lo cual podría sesgar el tiempo de permanencia tomado como visita.

La *Lanthona camara*, polinizada en mayor parte por mariposas de los géneros *Anartia*, *Agraulis* y *Eurema* entre otros, ha desarrollado características morfológicas especiales para este fin, al igual que los colibríes, las mariposas son atraídas por los colores y las recompensas es néctar, aunque algunas mariposas comen pequeñas partes de polen (Endress, 1994). En *Lanthona* las flores son amarillas cuando abren y gradualmente van cambiando hasta anaranjado y luego a rojo en un periodo de 24 horas y permanecen abiertas por tres meses (Schemske, 1991). Las flores naranjas y rojas se van colocando en la parte externa de la inflorescencia, produciendo inflorescencias de mayor tamaño lo que produce una excelente plataforma para el aterrizaje de las mariposas y además protege las flores nuevas que son las únicas que tienen néctar, de el ataque de las Trígonas las cuales supuestamente roban ese néctar. En las poblaciones naturales se pueden encontrar inflorescencias que contienen los tres colores de flor, o de solo un color, sea amarillo o rojo, esto abre la posibilidad de atraer más polinizadores, según Muller (1977) solo las flores amarillas secretan néctar por lo que los polinizadores rara vez prueban las flores anaranjadas o rojas, lo que fue corroborado por las pruebas realizadas a la preferencia de color por los visitantes (cuadro 1.). Sin embargo cuando se analizó el tipo de visitante de la flor por separado los visitantes separando, se observó que las mariposas prefieren las inflorescencias Amarillo-Rojas mientras que las Trígonas (cuadro 1.), fueron mas selectivas del color amarillo que las mariposas, esto talvez por diferencias en el espectro de visión, el olfato o por diferencias de capacidad de aprendizaje, esto podría demostrar que las flores amarillo-rojas aun conservan un poco de néctar, mientras que las rojas ya lo perdieron todo pues en estas casi no hubo visitación. La regresión realizada a las estructuras morfológicas y la visitación indica una relación positiva (Figura 3.) entre la altura de la flor y el tiempo de visitación, sin embargo también aquí la R^2 nos indica que los datos están dispersos en la curva lo que significa que la fidelidad de la regresión no es muy alta.

Según Friedrich, (1991), en *Lanthona* lo que mas atrae a los polinizadores son los colores vivos y contrastantes de la flor, por lo que en las flores polinizadas por mariposas el color juega un papel muy importante, lo cual también se da en las plantas polinizadas por colibríes. Pues aunque no se realizaron pruebas relacionadas con color en las plantas polinizadas por colibríes, las semejanzas con las plantas polinizadas por mariposas son bastantes, además que las relaciones significativas, fueron en características que podrían provocar un aumento óptico en el tamaño de la flor lo que sumado al color la haría mucho mas atractiva.

Para los tres tipos de plantas estudiadas se observó al menos una relación significativa entre el tiempo de visita y alguna medida del tamaño de la flor, en los tres casos se observaron que estas relaciones eran con medidas que podrían eventualmente aumentar el area óptica, lo que las haría mas visibles, y esto sumado a los colores vivos que presentan las haría mas atractivas a los polinizadores

Bibliografía

Baker H. G y Hurd P.D. 1968. Intrafloral ecology. Ann. Rev. entomol. 13: 385-414. en Endress, K. 1994. In Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. 1 ed. Cambridge University press, 511 pp.

Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. 1 ed. Cambridge University Press, 511 pp.

Friedrich, G.B. 1991. Insects and flowers the biology of a partnership. 1 ed. Princenton University Press, Oxford. 408 pp.

Müller F. 1877. Letters to the editor. Nature 17: 78-79 en Historia Natural de Costa Rica. Ed. Janzen, D.H. 1991. 1 Ed. San Jose, Costa Rica. Editorial Costa Rica. 822 pp.

- Schemske D.W. 1976. Pollinator specificity in *Lanthona camara* and *L. trifolia* (Verveneaceae) Biotropica. 8: 260-264 en Historia Natural de Costa Rica. Ed. Janzen, D.H. 1991. 1 Ed. San Jose, Costa Rica. Editorial Costa Rica. 822 pp.
- Schemske D.W. 1991. *Lanthona camara* (Verveneaceae) en Historia Natural de Costa Rica. Ed. Janzen, D.H. 1991. 1 Ed. San Jose, Costa Rica. Editorial Costa Rica. 822 pp.
- Smiley J.T. 1991. *Passiflora vittifolia* en Historia Natural de Costa Rica. Ed. Janzen, D.H. 1991. 1 Ed. San Jose, Costa Rica. Editorial Costa Rica. 822 pp.
- Sprengel L.K. 1973. Das entdeckte geheimniss der natur im bau und in der befruchtung der blumen. Berling: Viewegd. Aeo. en Endress, P.K, 1994. in Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. 1 ed. Cambrige University press, 511 pp.
- Stiles F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution with particular reference to Central America. Ann. Missouri Bot. Gard 68: 323-51 en Endress, P.K, 1994. in Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. 1 ed. Cambrige University press, 511 pp.
- Stiles F.G. 1991. *Heliconia Latispatha* (Heliconiaceae) en Historia Natural de Costa Rica. Ed. Janzen, D.H. 1991. 1 Ed. San Jose, Costa Rica. Editorial Costa Rica. 822 pp.
- Toledo, V. M. 1974. Observation of the relationship between hummingbirds and *Erythrina* species. Lloydia 37: 482-7. en Endress, P.K, 1994. in Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. 1 ed. Cambrige University press, 511 pp.

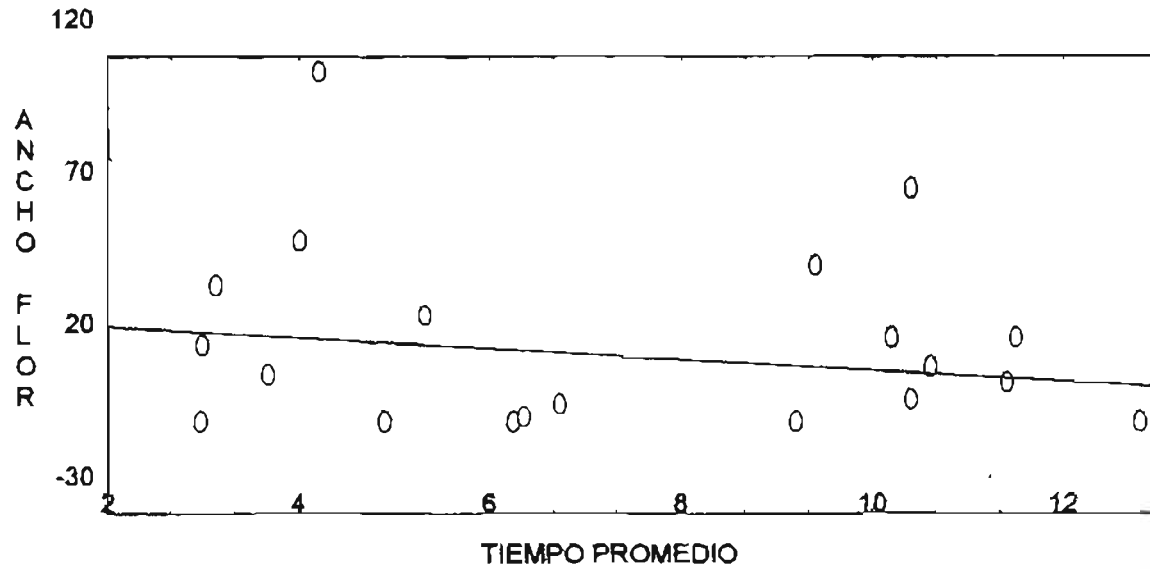


Figura 1. Tiempo promedio de visita de posibles polinizadores, relacionado con el ancho de la flor para *H. latispatha* en La Quebrada la Gamba, Golfito. Tiempo promedio= $40.463 + (0.0604 \times \text{largo de bractea}) - (2.501 \times \text{ancho de bractea}) - (1.245 \times \text{largo de flor}) + (11.018 \times \text{ancho flor}) - (0.148 \times \text{estambre})$

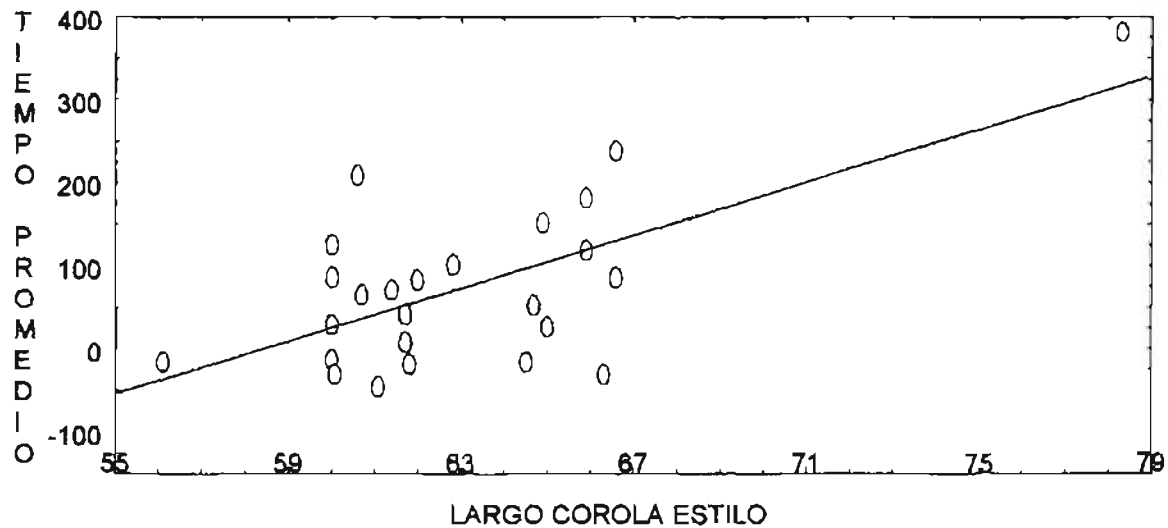


Figura 2. Tiempo promedio de visitación de posibles polinizadores, relacionandolo con el largo corola-estilo de *P. vittifolia*, en Quebrada La Gamba, Golfito. Tiempo Promedio= $-703.597 - (1.906 \times \text{diámetro corola}) + (18.393 \times \text{largo corola-estilo}) - (0.266 \times \text{area estambre}) - (11.397 \times \text{diámetro estambre})$.

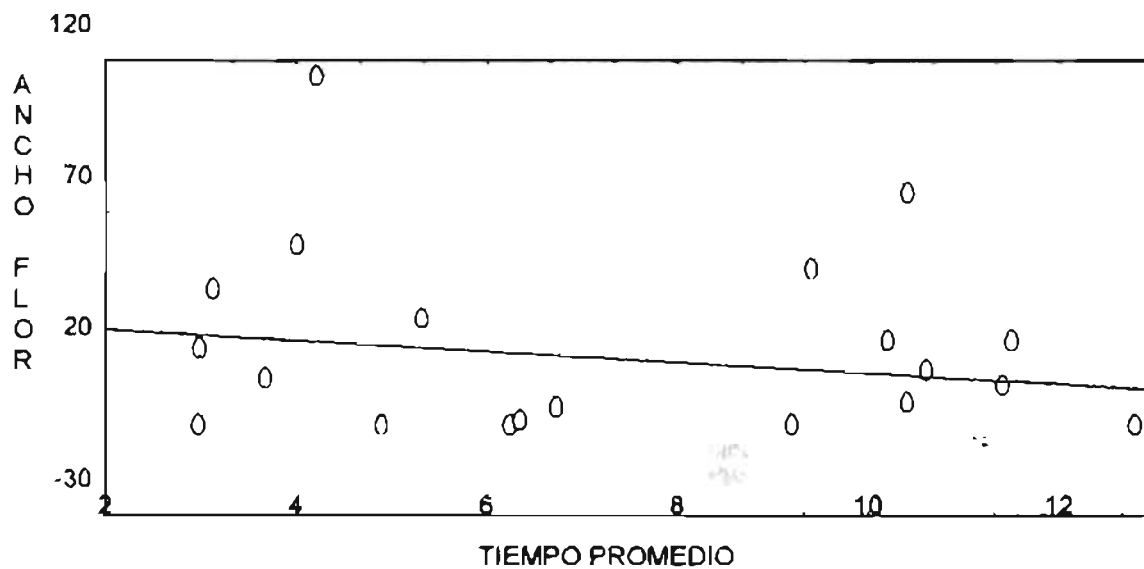


Figura 3. Tiempo en segundos de visitacion de los posibles polinizadores con respecto a la altura de la flor, para *Lanthana camara*, en la Quebrada la Gamba, Golfito. $\text{Tiempo en segundos} = 273.408 - (0.691 \times \text{largo}) - (17.738 \times \text{altura}) - (2.344 \times \text{Flores})$

Cuadro 1. Numero de visitas de dos tipos de visitantes a las inflorescencia de *Lanthana camara* en La Quebrada La Gamba, Golfito.

Color de la inflorescencia	Mariposa	Trigona	Total
Amarillo	19	28	47
Amarillo-Rojo	30	1	31
Rojo	5	0	5
Total	54	29	83

Mariposas como vectores de Acaros en *Lantana camara* (Verbenaceae)

Patricia Azofeifa Arias

Roberto Brenes (Ed), Kathryn Stoner (Coord).

Los ácaros de las flores de colibríes están presentes en cientos de especies de plantas en más de veinte familias, una de ellas incluye a las Heliconias. Dichos ácaros se alimentan y reproducen dentro de la corola floral. Se mueven libremente entre las flores de la misma inflorescencia ó en sitios cercanos a las inflorescencias como brácteas ó brotes. Los ácaros viven en grupos pequeños, cada grupo confinado a una inflorescencia, la cual puede producir flores en períodos de días, semanas o meses. Sin embargo, cuando la inflorescencia termina su floración, los ácaros deben dispersarse o mueren (Colwell, 1986b, 1986a, 1995).

El movimiento de ácaros entre inflorescencia y entre plantas es considerado casi exclusivo de colibríes (Colwell 1995). Sin embargo, los ácaros presentes en *Lantana camara* (Verbenaceae) son dispersados por mariposas. La foréxis es un mecanismo de dispersión eficiente, particularmente si el animal hospedero visita rutinariamente un número similar de parches en rápida sucesión. (Boggs y Gilbert 1987).

Los polinizadores primarios de *L. camara* son las mariposas (*Anartia fatima*, *A. jatrophae* y *Agraulis vanillae*, entre otras), con visitas poco frecuentes de colibríes (Janzen 1991 ; Maas Westra 1993). Las flores de *L. camara* son amarillas cuando se abren y gradualmente cambian de color hasta rojo durante un período de un día. Permanecen en la inflorescencia cerca de tres días. Únicamente las jóvenes flores amarillas secretan néctar de modo que rara vez los polinizadores prueban las flores rojas (Schemske, 1991).

Los objetivos de este estudio son:

1. Determinar la incidencia de ácaros en flores de *L. camara* de diferente edad.
2. Determinar la incidencia de ácaros en inflorescencias de diferente edad.
3. Determinar si el número de flores en la inflorescencia afecta el número de ácaros.
4. Documentar cuáles especies de mariposas llevan los ácaros y la incidencia de llevarlos.
5. Determinar si los ácaros están más asociados a los nectarios en la base de la flor, ó en los estambres arriba.

Métodos

El estudio se realizó el 26, 27 y 28 de enero de 1998 en la Reserva Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Puntarenas. Se trabajó los dos primeros días en el sector denominado la Gamba y el tercer día cerca del aeropuerto de Golfito. Se utilizaron tres redes entomológicas para coleccionar las mariposas que estaban en las inflorescencias de *L. camara*.

Las mariposas fueron coleccionadas en sobres y llevadas al laboratorio en donde se les identificó y examinó buscando ácaros. Se coleccionaron ocho inflorescencias de cada tipo de *L. camara* (rojas-amarillas, amarillas y rojas). A cada una se le realizó una disección entre los estambres y la base en donde se contó el número de ácaros y se estableció su ubicación. De *Heliconia palispatha* se coleccionaron ocho inflorescencias y a cada una se le realizó una disección con el mismo propósito que el de la especie anterior. Los ácaros encontrados se clasificaron según su estadio (adultos ó ninfas) y según su sexo (macho ó hembra).

Para determinar si existe diferencia significativa en la incidencia de ácaros en las flores de *L. camara* de diferente edad, se realizó una prueba de chi-cuadrado. Para determinar si existe una diferencia significativa en la incidencia en las especies de mariposas que llevan los ácaros, se hizo un chi-cuadrado. Con un análisis de variancia de una vía, se determinó la incidencia de ácaros en inflorescencias de diferente edad. Para determinar si el número de flores en la inflorescencia afecta el número de ácaros, se empleó una correlación. Se usó la prueba U-Mann-Whitney para determinar si existe una diferencia significativa entre el número de ácaros presentes en la base y en los estambres.

Resultados

Se revisó 221 inflorescencias de *L. camara* con un total de 851 flores rojas y 644 flores amarillas.

Se encontró una diferencia significativa en la incidencia de ácaros en flores de diferente edad ($\chi^2 = 9.23$; $p < 0.05$; $gl = 1$). Se observan mucho más ácaros en las flores amarillas que en las flores rojas (Fig. 1).

El análisis de variancia de una vía demostró una diferencia significativa en el número de ácaros encontrados en las inflorescencias de diferente edad de *L. camara* ($F = 400.44$, $p = 0.00$, $gl = 3$). El color de la inflorescencia influye en el número de ácaros. Se encuentran mucho más ácaros en las inflorescencias amarillas, seguidas de las rojas y muy pocos en las rojo-amarillas (Fig. 2).

Con una correlación se trató de determinar si el número de flores en la inflorescencia afecta al número de ácaros. La diferencia es también significativa ($r = -0.32$; $n = 70$; $0.005 < p < 0.0025$). Esto quiere decir que al tener más flores la inflorescencia, disminuye el número de ácaros. Por el contrario, al presentar menos flores, aumenta el número de ácaros.

Con la prueba de chi-cuadrado, se determinó que la incidencia en distintas especies de mariposas en llevar los ácaros es significativa ($\chi^2 = 25.27$; $p < 0.05$; $gl = 6$). Hay ciertas especies de mariposas que presentan la mayor incidencia en llevar ácaros. De las seis especies seleccionadas, hay más ácaros en las dos especies del género *Anartia* (Fig. 3).

La prueba de U-Mann-Whitney indicó que existe una diferencia significativa entre el número de ácaros presentes en la base y los estambres de *L. camara* significativa ($U = 30.50$; $p = 0.8344$). Hay más ácaros en los estambres.

Discusión

La dispersión de ácaros por colibríes parece ser enteramente oportunista (Colwell, 1986*). Al acercarse ellos a tomar el néctar de las flores, los ácaros aprovechan para pegarse a su pico y de esta forma, pasar a la siguiente flor. Al cumplir las mariposas el mismo papel de dispersión, podría ocurrir lo mismo para ellas. Las especies de plantas hospederas utilizadas tanto por colibríes como por mariposas, difieren sorprendentemente en la estacionalidad de la floración, cantidad de néctar que se produce y longevidad de cada flor. Estas diferencias en la biología de las plantas hospederas afectan a los ácaros (Colwell, 1985). Los colibríes no visitan todas las inflorescencias de una especie dada de hospedero con la misma frecuencia, más bien toman en cuenta la vida de floración de las mismas (Colwell 1986b); de igual manera las mariposas tienen preferencia por aquellas inflorescencias donde pueden encontrar mayor cantidad de néctar.

Se encontraron más ácaros en las flores amarillas que en las flores rojas. Este resultado concuerda con el obtenido por Boogs y Gilbert (1987). Podría ser que las mariposas visiten más las inflorescencias amarillas porque en éstas encuentran néctar, lo que les significaría una mayor cantidad del recurso alimenticio. Al no hallar néctar en las otras inflorescencias, las visitan mucho menos.

Se propone que los ácaros se alimentan de néctar (Boggs y Gilbert,1987), de esta forma se deben encontrar más en las flores amarillas , ya que sólo éstas lo producen. Se sugiere entonces, que las diferencias en el número de ácaros hallados en las inflorescencias viejas, con los hallados en las nuevas y la corta vida de éstas últimas, obedecen a un ciclo de vida diario en el número de ácaros dentro de las jóvenes. La diferencia podría deberse también a la cantidad de ácaros que cargan las mariposas ó a los que se mueven dentro de las nuevas inflorescencias en horas tempranas del día y que las abandonan al atardecer.

En *L.camara* se encontró un mayor número de ácaros en los estambres, esto nos indica que se alimentan preferiblemente de polen. El polen provee altas cantidades de nutrientes tales como aminoácidos, en mayor cantidad que el néctar. Además el consumo del polen es particularmente importante para las hembras de los ácaros, las cuáles necesitan proteínas para dejar sus huevos (Paciokek, 1994).

Se encontró una relación inversa entre el número de flores por inflorescencia y el número de ácaros. Lo anterior es bastante lógico , al tener pocas flores, los ácaros van a estar muy juntos. Mientras que si hay muchas flores, los ácaros van a estar muy dispersos y se observan muy poco.

La distribución de los ácaros está determinada por muchos factores, entre ellos la ubicación de los parches de *Lantana*, los hábitats de forrajeo de las mariposas, el comportamiento termo regulatorio de los ácaros y sus patrones reproductivos.

Bibliografía

- Boggs,C.L. and Gilbert, L.E., 1987. Spatial and temporal distribution of *Lantana* mites phoretic on butterflies. *Biotropica* 19: 301-305.
- Colwell,R. 1985. Stowaways on the hummingbird express. *Nat. Hist.* 94 : (7) 56- 63.
- Colwell,R. 1986a. Community biology and sexual selection : lessons from hummingbird flower mites, In T.J. Case and J. Diamond (Eds). *Community ecology* pp. 406- 424. Harper and Row, New York.
- Colwell,R. 1986b. Population structure and sexual selection for host fidelity in the speciation of hummingbird flower mites. *Evolutionary processes and theory.* Academic. Press.pp. 475-495.
- Colwell,R. 1995. Effects of nectar consumption by the hummingbird flower mite *Proctolaelaps kimmsei* on nectar availability In *Hamelia patens*. *Biotropica* 19 : 301-305.
- Schemske,D.W. 1991. *Lantana camara* (Verbenaceae). In D.H.Janzen. *Historia natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. pp. 260-270.
- Maas,P,Westra,L. 1993. *Neotropical plant families*. Koeltz scientific books. Germany/ USA pp.189.
- Paciokek,C. et al. 1995. Pollen consumption by the hummingbird flower mite *Proctolaelaps kimmsei* and possible fitness effects on *Hamelia Patens*. *Biotropica*. 27(2): 258- 262.

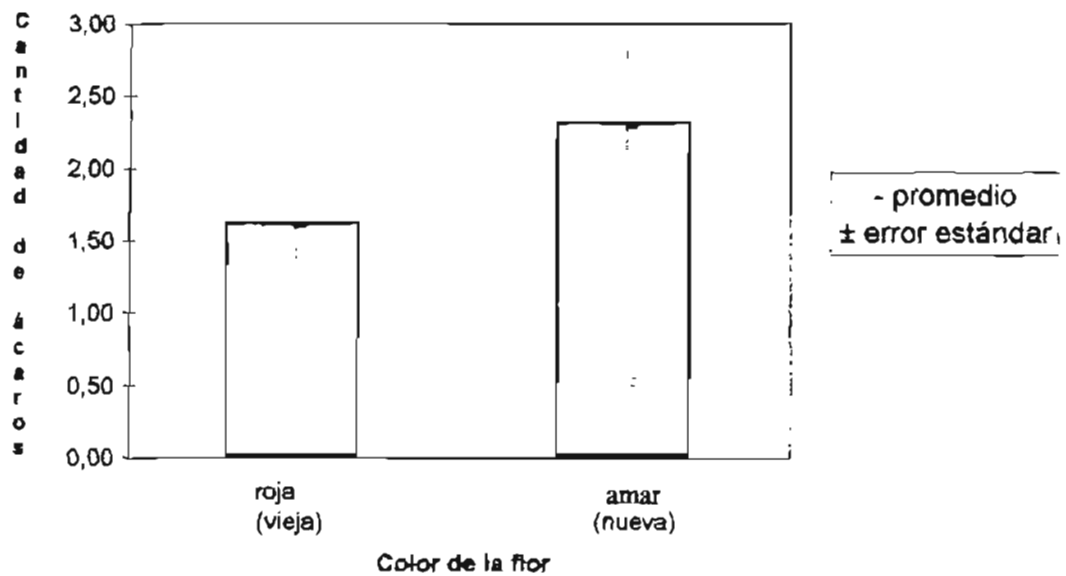


Fig 1. Incidencia de ácaros en flores de *L. camara* de diferente edad, Golfo 1998.

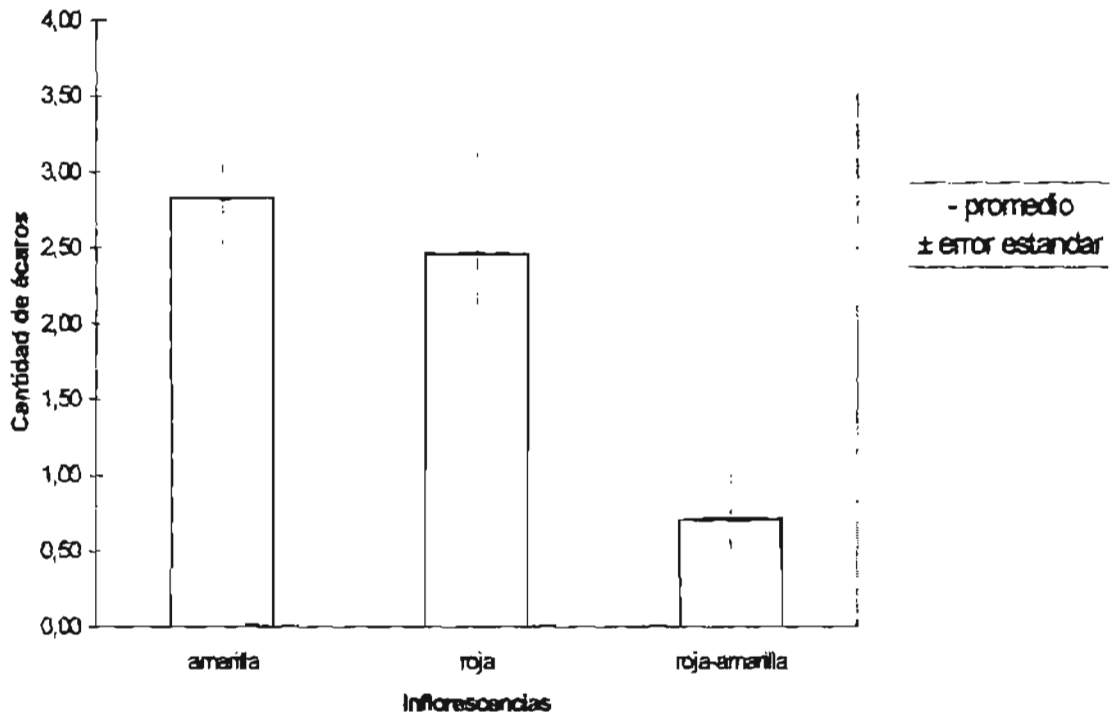


Fig 2. Distribución de ácaros por flores para cada inflorescencia, Goffito 1998.

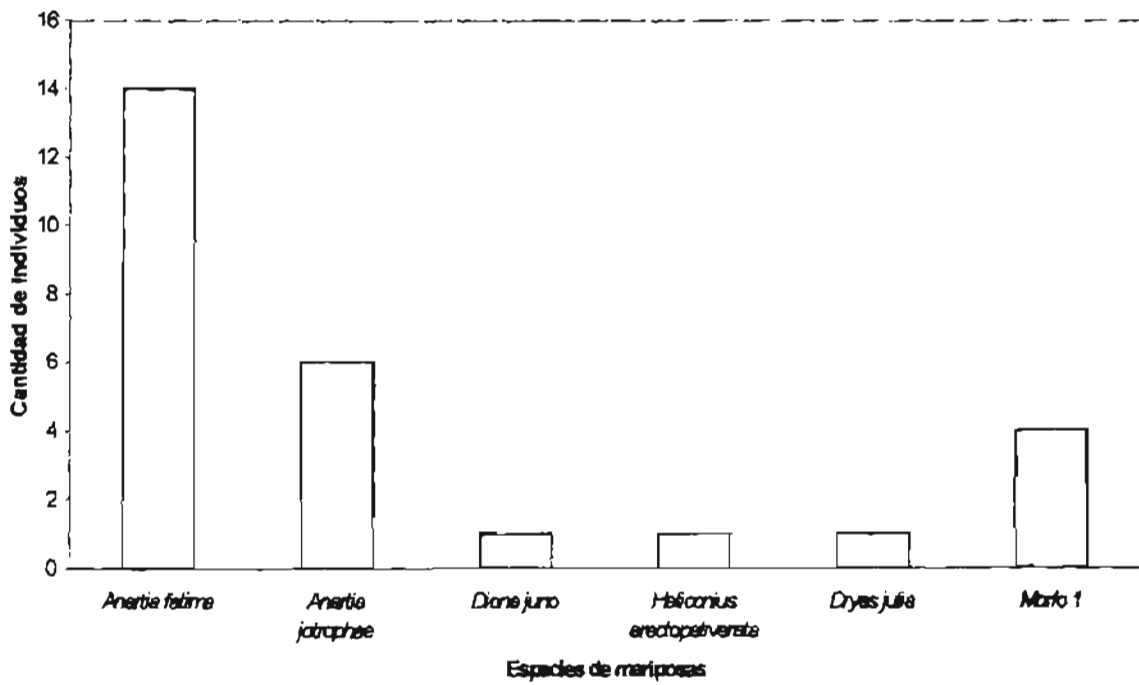


Fig 3. Incidencia de ácaros en diferentes especies de mariposas, Goffito 1998.

Distribución espacial y temporal de Sépsidos (Sepsidae:Diptera), en condiciones de sol y sombra.

Andrea Cordero Cordero

John Vargas (Ed.), Daniel Briceño (Coord.)

Los Sépsidos están bien representados en todas las regiones zoogeográficas del mundo (Steyskal, 1981; Pont, 1979), con 26 géneros recientemente descritos y unas 250 especies (Silva, 1997). La región neotropical tiene 38 especies en 7 géneros, de los cuales *Archisepsis*, *Meropsepsis*, *Microsepsis*, *Palaeosepsis* y *Pseudopalaeosepsis* han sido recolectadas en Costa Rica (Silva, 1997).

La familia Sepsidae incluye moscas delgadas de tamaño pequeño y mediano, de 2 a 6 mm (Steyskal, 1981), y se conoce poco de la biología de sus miembros neotropicales (Eberhard com. pers.). Muchas de sus especies están estrechamente asociadas a excrementos de mamíferos (Steyskal, 1981; Pont, 1979; Hammer, 1941): sus larvas son coprófagas (Steyskal, 1981, Pont, 1979; Hafez, 1948) o más raramente saprófagas (Pont, 1979; Hammer, 1941), los huevos son puestos directamente sobre el alimento larval y la formación del pupario toma lugar dentro del mismo alimento o en el suelo que está debajo (Pont, 1979). Los sépsidos son los primeros insectos en aparecer en estiércol fresco de vaca (Hafez, 1948) Los adultos pueden ser capturados con red en zacate, bejucos, hierbas pequeñas, inflorescencias y diferentes clases de excrementos (Pont, 1979); se alimentan de néctar, pero algunos visitan excrementos para satisfacer sus requerimientos de proteína, agua y minerales, y además para aparearse y reproducirse (Pont, 1979).

Los objetivos del presente estudio son determinar si se da preferencia de estos insectos por sitios con condiciones de luz diferente, si hay picos de actividad durante el periodo de estudio y si se dan diferencias entre sexos en cuanto a la visita de excremento.

Métodos

La investigación se llevó a cabo en Golfito, Puntarenas durante los días 29 y 30 de enero de 1998 en las quebradas La Gamba y La Cañaza respectivamente; para ambos sitios el periodo de observación fue desde las 800 a las 1300 horas. Para efectos del trabajo La Gamba fue considerada como un ambiente poco intervenido, esto por presentar vegetación mas estable y bosque relativamente maduro, así mismo la presencia de desechos sólidos no fue muy común en este sitio, por otro lado La Cañaza se consideró como una zona alterada, con predominio de vegetación pionera en la regeneración de un sistema natural, especies como *Piper sp* y *Cecropia sp*, son muy comunes en esta quebrada, así mismo la cercanía a un asentamiento humano y el constante arribo de personas que ingresan ya sea para bañarse o para la extracción de Bambu hacen que el sitio tenga una considerable cantidad de desechos sólidos.

En cada sitio se tomó una zona de vegetación abierta con ingreso constante de los rayos del sol y dos zonas de vegetación cerrada con sombra permanente, en cada una de éstas se colocaron 15 trampas separadas entre si por 1 metro, las observaciones las realizaron dos personas para cada 15 trampas. En el caso de La Cañaza la zona de sombra se dividió en sombra verdadera (100% de cobertura del dosel) y sombra clara (dosel solo cubria las orillas de la quebrada dejando con sol parte del cause). Como trampa se utilizó una caja de petri con un volumen aproximado de 22.05cm³ de estiércol de vaca, colocada en el centro de un plato plástico blanco de 16.2cm de diámetro.

Durante la primera hora cada 15 minutos se recolectaban los individuos de todas las trampas, a partir de la segunda hora las capturas se hicieron cada hora, los individuos capturados fueron llevados al laboratorio para su identificación y separación por sexo, así mismo se hicieron observaciones durante

10 minutos por trampa, donde se anotó el número de individuos presentes en cada trampa clasificados como morfoespecie grande y pequeña, además se anotó el tipo de interacciones observadas, las cuales podían ser interacciones agresivas (inter o intraespecíficas), e intentos de cópula.

Los datos se analizaron utilizando la prueba de Chi-cuadrado para evaluar las diferencias en abundancia y proporciones absolutas de individuos por morfoespecie y sitio, y análisis de variancia Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias en abundancia y proporciones en el transcurso de las horas de estudio.

Resultados

Se capturaron en total 205 individuos, observándose una marcada preferencia por las zonas de sombra tanto en La Cañaza ($\chi^2=101.32$, g.l.=1, $p<0.001$) como en La Gamba ($\chi^2=88.04$, g.l.=1, $p<0.001$). Dado que solo se encontraron 4 individuos en las zonas de sol, se procede a analizar el resto de los datos utilizando solamente los capturados en sombra.

Del total de individuos capturados 127 fueron identificados como *Microsepsis* mientras que 74 pertenecen a otras especies entre las que se encuentran: *Archisepsis discolor*, *A. diversiformis*, *A. armata* y *Pseudopalaeosepsis nigricoxa* (Eberhard com. pers.), las cuales no fue posible identificar correctamente en el laboratorio, por lo que se agruparon en un solo morfo (A) para el análisis de los datos.

Para *Microsepsis* no se observó una diferencia en cuanto a la abundancia de individuos entre La Gamba y La Cañaza ($\chi^2=0.008$, g.l.=1, $p>0.05$), mientras que el morfo A si fue más abundante en La Cañaza, observándose una relación de casi 4 individuos por cada uno de *Microsepsis* ($\chi^2=5.40$, g.l.=1, $p<0.025$), es importante resaltar que la relación proporcional de individuos de *Microsepsis* y la morfo A entre ambos sitios no varió significativamente ($\chi^2=3.64$, g.l.=1, $p>0.05$).

En cuanto a picos de actividad *Microsepsis* fue más frecuente entre las 1000 y las 1200 horas en La Cañaza ($\chi^2=29.47$, g.l.=5, $p<0.001$) mientras que para este mismo sitio el morfo A presentó un pico mucho más definido a las 1200 horas ($\chi^2=31.25$, g.l.=5, $p<0.001$), sin embargo, para ambas especies los picos de actividad no difieren significativamente en cuanto a la hora a la que se presentan (Kruskal-Wallis: $H(4, N=110)=6.32$, $p=0.18$).

En La Gamba tanto *Microsepsis* ($\chi^2=34.05$, g.l.=5, $p<0.05$) como el morfo A ($\chi^2=26.56$, g.l.=5, $p<0.001$), tuvieron su pico de actividad entre las 1200 y las 1300 horas, evidentemente dichos picos no difieren en cuanto a la hora a la que se dieron (Kruskal-Wallis: $H(4, N=91)=3.64$, $p=0.46$). En cuanto a los sépsidos en general, si se observó una diferencia significativa entre la hora a la que se dieron los picos de actividad, en La Gamba (1200 horas), y La Cañaza (1300 horas) (Kruskal-Wallis: $H(5, N=201)=12.37$, $p=0.03$) (figura 1).

En el caso de La Cañaza se observó una marcada preferencia por la sombra verdadera en cuanto a la abundancia de individuos ($\chi^2=31.94$, g.l.=1, $p<0.001$), así como una diferencia significativa entre las horas a las que se da el pico de actividad en cada sitio (Kruskal-Wallis: $H(3, N=109)=29.17$, $p<0.001$) (figura 2), ya que en la sombra clara el pico de actividad fue a las 1100 horas con un máximo de 17 individuos, mientras que en la sombra verdadera el pico fue a las 1200 horas con un máximo de 33 individuos.

En La Gamba se observaron diferencias entre las horas en cuanto a la abundancia de machos tanto de *Microsepsis* (Figura 3; $\chi^2=30.27$, g.l.=5, $p<0.05$), como en el morfo A (Figura 4; $\chi^2=13.00$, g.l.=5, $p<0.001$). La abundancia de hembras en la morfo A mostró diferencias significativas entre las horas ($\chi^2=9.00$, g.l.=5, $p<0.001$) con un máximo a las 1300 horas; por el contrario las diferencias son no significativas para hembras de *Microsepsis* ($\chi^2=11.00$, g.l.=5, $p=0.05$) (Fig 3 y 4). Las proporciones de sexos se mantienen constantes en el transcurso de la mañana para la morfo A (Kruskal-Wallis: $H(3, N=27)=1.40$, $p=0.70$), siendo igual de frecuentes machos que hembras ($\chi^2=0.04$, g.l.=1, $p>0.05$); por otro lado para *Microsepsis* si hay diferencias significativas entre las horas en cuanto a las proporciones

observadas (Kruskal-Wallis: $H(4, N=64)=11.97, p=0.02$), siendo los machos más frecuentes ($\chi^2=25.00, g.l.=1, p<0.001$) y con un pico de actividad entre las 1200 y las 1300 horas *Microsepsis* ($\chi^2=12.1625, g.l.=4, p=0.016$).

En La Cañaza *Microsepsis* presentó diferencias entre las horas en cuanto a la abundancia tanto de machos ($\chi^2=15.65, g.l.=5, p<0.01$), como de hembras ($\chi^2=18.50, g.l.=5, p<0.001$), estando ambos picos entre las 1200 y las 1300 horas, sin embargo la proporción de sexos para ambos sitios no varió en el transcurso de la mañana (Kruskal-Wallis: $H(4, N=47)=0.47, p=0.98$), así mismo machos y hembras no presentan diferencias significativas en cuanto a la frecuencia total de individuos observados ($\chi^2=0.78, g.l.=1, p>0.05$) (figura 5). Para el morfo A las diferencias fueron significativas en cuanto a la abundancia de machos en el transcurso de la mañana ($\chi^2=23.19, g.l.=5, p<0.001$) con un máximo de las 1300 a las 1200 horas, mientras que para las hembras, dichas diferencias no fueron significativas ($\chi^2=8.30, g.l.=5, p>0.05$); por otro lado la proporción de sexos no varió significativamente en el transcurso de la mañana (Kruskal-Wallis: $H(4, N=47)=0.47, p=0.98$), sin embargo los machos fueron mucho más abundantes durante el periodo de observación ($\chi^2=7.68, g.l.=1, p<0.005$) (figura 6).

Las diferencias entre *Microsepsis* y la morfo A en cuanto a la proporción de sexos fue: significativa en La Gamba ($\chi^2=8.24, g.l.=1, p<0.005$), siendo para *Microsepsis* una proporción 5:1 y para Morfo A una proporción 1:1; no significativa en La Cañaza ($\chi^2=2.45, g.l.=1, p>0.05$), proporción 3:1 para ambos grupos; y no significativa para el total de individuos capturados ($\chi^2=0.52, g.l.=1, p>0.05$), proporción 2:1 en ambos.

Sólo se observó una cópula durante el periodo del estudio dándose este en la zona de sombra clara en La Cañaza. En los intentos de cópula no se observó pico de actividad ni en La Cañaza ($\chi^2=6.28, g.l.=3, p>0.05$), ni en La Gamba ($\chi^2=7.18, g.l.=3, p>0.05$). Por el contrario, las interacciones agresivas tuvieron picos de actividad marcados tanto en La Cañaza ($\chi^2=36.38, g.l.=3, p<0.001$) como en La Gamba ($\chi^2=43.54, g.l.=3, p<0.001$), además estos picos de actividad difieren significativamente en cuanto a la hora a la que se dan (Kruskal-Wallis: $H(3, N=163)=23.78, p<0.001$), dándose respectivamente 1000 y las 1200 horas (figura7).

Discusión

Pont (1979) y Hammer (1941), caracterizaron a los sépsidos como un grupo de moscas coprófagas afines al sol, frecuentemente encontradas en potreros y zonas abiertas; sin embargo el resultado del presente estudio sugiere lo contrario, ya que del total de individuos observados (205) solamente 4 individuos visitaron los sitios expuestos al sol. Lo anterior puede explicarse partiendo del supuesto de que las altas temperaturas que se dan en zonas expuestas al sol en Golfito sobrepasan el umbral de lo pueden soportar, por lo que no se exponen al sol (Eberhard com. pers.); en este mismo sentido las observaciones realizadas en La Cañaza, señalan que hubo un abandono total en aquellas trampas que por cortos intervalos de tiempo se exponían al sol, en el momento que estas trampas volvían a quedar en la sombra los individuos regresaban nuevamente.

Otro factor sumamente determinante en la inconsistencia de los datos del trabajo y lo informado en la literatura puede ser el volumen de estiércol utilizado, ya que los sépsidos están utilizando este sustrato para la oviposición, en estos términos la temperatura que alcance el sustrato así como la humedad del mismo serán factores críticos para la supervivencia de los huevos y larvas, estos factores varían significativamente según la cantidad de sustrato y la ubicación del mismo, ya que no es lo mismo un petri pequeño con estiércol sobre un playón de una quebrada que una plasta completa sobre el pasto de un potrero. En estos términos sería recomendable para futuras investigaciones tratar de asociar estas variaciones en la distribución en tiempo y espacio con algunos componentes abióticos del sistema como temperatura del aire, temperatura del sustrato y humedad relativa.

El análisis estadístico de la mayoría de los datos aquí presentado pierde fuerza al considerar que dentro de la Morfo A van incluidas por lo menos 3 especies de *Archisepsis* y una especie de *Pseudopalaeosepsis*.

Microsepsis no presenta diferencia en abundancia entre quebradas, mientras que en estos mismos términos el Morfo A sí muestra diferencias, esto probablemente sea el resultado de agrupar individuos de diferentes especies. Los picos de actividad de *Microsepsis* y de Morfo A no varían entre sí ni en La Gamba ni en La Cañaza, lo cual puede ser consecuencia de que ambos grupos explotan el mismo recurso en el mismo sitio y ambos parecen estar optimizándolo de la misma manera.

Al observar que los picos de actividad de sépsidos en general varían entre La Gamba y La Cañaza (Figura 1), se puede pensar que esto se deba a la preferencia de este grupo (en esta zona) por la sombra y al ser la zona de La Gamba un bosque más cerrado, es lógico pensar que el pico de actividad se observe más tarde aquí que en La Cañaza. Y esto es lo mismo que se observa al ver la diferencia de los picos de actividad entre sombra oscura (a las 1200 horas) y sombra clara (a las 1100 horas) en La Cañaza (figura 2).

Es importante tomar en cuenta que la abundancia de individuos por trampa por hora puede estar siendo afectada por dos factores importantes, que no se tomaron en cuenta en este estudio: la edad de la plasta (estiércol) y la hora del día (Eberhard com. pers.) Hafez (1948) menciona que algunos de los sépsidos que él estudió eran los primeros insectos en llegar a una plasta recién depositada, sin embargo también observó que algunos seguían llegando a plastas con 1 y 2 días de edad y según Pont (1979) y Hammer (1941) hay algunos sépsidos que prefieren plastas viejas; sin embargo por lo general las plastas viejas pierden capacidad de atraer sépsidos al perder su olor característico, por que sufren cambios químicos (Hafez, 1948; Hammer, 1941), y finalmente por pérdida de humedad (Hammer, 1941).

En cuanto a la proporción de sexos lo esperado para insectos en general sería encontrar en el sitio de oviposición, en este caso la trampa, más machos que hembras, ya que ellas sólo llegan a ovipositar y los machos están allí esperándolas, defendiendo territorios (Eberhard com. pers.); y esto es lo observado para *Microsepsis* en La Gamba. Sin embargo, para los sépsidos la plasta no es solamente un sitio de oviposición sino también de alimentación (Pont, 1979), por lo que se esperaría encontrar hembras no reproductivas en la plasta y por lo tanto un número similar de hembras y machos no sorprende (Eberhard com. pers.); y esto es lo observado para *Microsepsis* en La Cañaza. Los resultados de la Morfo A no podrían analizarse de la misma forma ya que agrupan individuos de especies y géneros distintos.

Las observaciones de intento de cópula no mostraron picos de actividad, pero las interacciones agresivas sí; sin embargo, se debe tomar en cuenta que los intentos de cópula pueden ser confundidos con interacciones agresivas por que las hembras de la familia Sepsidae muchas veces retiran al macho en una forma agresiva (Eberhard com. pers.) por lo que la inexperiencia del observador podría sesgar la muestra.

En cuanto a las interacciones agresivas es interesante comparar la figura 1 con la figura 7: en La Gamba los picos de actividad de interacciones y de abundancia de individuos concuerdan en la hora, sin embargo en La Cañaza la diferencia es clara, lo cual deja mucho espacio para especular.

Literatura

Hafez, M. 1948. *Ecological and Biological Observations on some coprophagous Sepsidae (Diptera)*. Proc. R. Ent. Soc. Lond. 23:10-12.

Hammer, O. 1941. *Biological and Ecological Investigations on Flies associated with pasturing cattle and their excrement*. En: Videnskabelige Meddelelser Fra Dansk Naturhistorisk Forening. 105: 1-135

Pont, A.C. 1979. *Sepsidae. Diptera, Cyclorhapha, Acalyprata*. En: Fitton, M.G. (ed.) Handbooks for the Identification of British Insects. Volumen X, Parte 5c. Department of Entomology, British Museum (Natural History). Royal Entomological Society of London. 264 pp.

Silva, V.C. 1997. *Sepsidae*. En: Solis, A. (ed.) Las Familias de Insectos de Costa Rica. <http://www.inbio.ac.cr/papers/insectoscr/Texto639.html>

Steyskal, G.C. 1981. *Sepsidae*. En Manual of Nearctic Diptera. Volumen 1. Canadian Government Publishing Agents and other bookstores. Hull, Quebec, Canada. 674 pp.

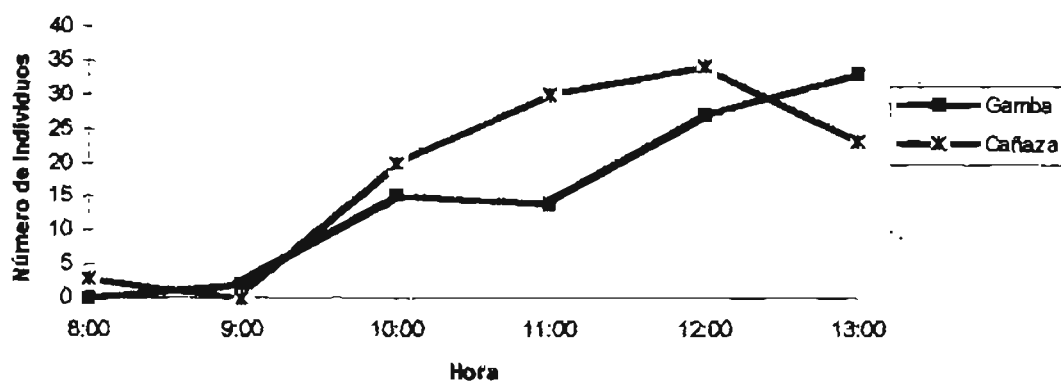


Figura 1. Picos de actividad de sépsidos en La Gamba y La Cañaza.

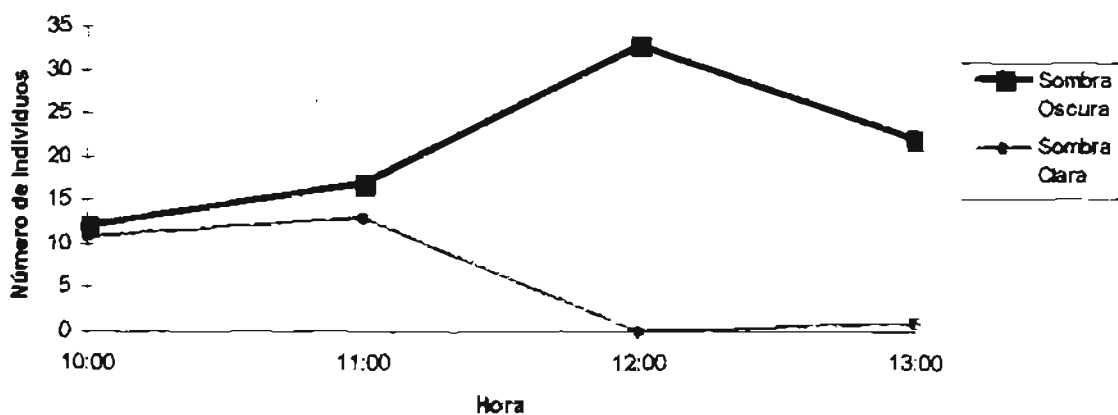


Figura 2. Sepsidos capturados en el transcurso de la mañana en La Cañaza, según dos tipos de sombra.

Distribución, diversidad, composición y funcionalidad de macroinvertebrados acuáticos, en sol y en sombra para tres quebradas de Golfito

Paola María Solera Steller

Erwin Gamboa (Ed), Mónica Springer *(coord)

Los macroinvertebrados acuáticos presentan patrones de distribución y abundancia que indican sucesivas adaptaciones a diferentes variedades de hábitat (Merritt 1984). Estas adaptaciones les han permitido conquistar y dominar gran variedad de hábitats.

La interacción de diversos factores fisiológicos, físicos, consideraciones tróficas e interrelaciones bióticas entre sí, definen el hábitat al que se van adaptar más eficientemente estos organismos (Merritt 1984).

Sin embargo hay ciertos factores abióticos que son limitantes. La temperatura del agua es un factor que determina la distribución de los macroinvertebrados acuáticos porque limita su metabolismo y la cantidad de recursos a los que tienen acceso (Williams 1992).

Otro factor que afecta la distribución y la composición de una comunidad de macroinvertebrados es el balance hídrico y de iones con el medio. La alta cantidad de iones que está presente en las masas de agua representa una limitante para organismos acuáticos por lo que presentan diferentes estrategias morfológicas y fisiológicas que hacen eficiente el proceso de osmorregulación (Merritt 1984).

Los macroinvertebrados acuáticos son ampliamente usados como bioindicadores de calidad de agua debido a su tolerancia a los cambios del medio (Roldán 1997). La distribución y la composición de las comunidades de macroinvertebrados son usados como indicadores del impacto de sustancias químicas o procesos que alteren el ecosistema o alguno de sus componentes (Guillot 1997). Entre los principales órdenes tenemos Tricladida, Ephemeroptera, Odonata, Hemiptera, Coleoptera, Trichoptera, Diptera y algunos Gastropoda.

El objetivo de este trabajo es el de lograr una comparación de la distribución, la diversidad, la composición y la funcionalidad de los géneros de macroinvertebrados en condición de sol y sombra para tres quebradas con diferente influencia antropogénica.

Métodos

El estudio se llevó a cabo durante los días 22, 23 y 24 de enero en tres quebradas que presentaban diferente influencia antropogénica. La Gamba, que se localiza en un bosque primario; La Cañaza, un bosque medianamente intervenido y La Purruja, muy intervenido, rodeada en algunos tramos por casas y con muchos sedimentos orgánicos en su cauce y aguas.

Se tomó una muestra por día para cada una de las quebradas bajo condiciones de sol y de sombra, usando el método cualitativo o de colecta directa. El tiempo de muestreo fue de 15 minutos para el sitio escogido como sol y otros 15 minutos para el sitio escogido como sombra y fue distribuido en 5 minutos para tres diferentes microhábitat: remanso, corriente rápida y hojarasca.

Los individuos se depositaron en dos submuestras diferentes, sol y sombra, para cada quebrada. La mayoría de los mismos fue determinada hasta el nivel de género con ayuda de estereoscopio y claves (Springer, en preparación). A todos los individuos se les asignó su funcionalidad, agrupándolos en tres categorías: raspadores, colectores y depredadores.

Se aplicó a la muestra una prueba χ^2 para conocer las desviaciones en la distribución de individuos de un mismo género en sol y sombra para cada quebrada, así como un chi-cuadrado para la distribución total de todos los individuos. De igual manera se calculó un índice de Shannon (en base 2) y otro de similitud (Morisita) para medir la diversidad y la composición de los géneros. Se calculó otro chi-

cuadrado para establecer si la distribución de los individuos por su funcionalidad era semejante para sol y sombra para las tres quebrada y para cada una de las mismas. Se aplicó otro índice de similitud (Morisita) para establecer las diferencias en la composición de géneros entre las tres quebradas.

Resultados

Se recolectó un total de 55 géneros distribuidos en 9 órdenes de Insectos, 2 familias de gastrópodos y un grupo de Tricladidos (Plathelminthes), todos acuáticos. (cuadro 1).

En la Quebrada La Gamba se encontraron 8 órdenes de insectos acuáticos para un total de 34 géneros y 509 individuos. Los órdenes más comunes fueron Trichoptera, Diptera y Ephemeroptera. Los géneros que presentaron mayor cantidad de individuos fueron los tricópteros *Chimara* y *Smicridea* y el díptero *Simulium*. Los órdenes con mayor riqueza fueron Coleoptera y Trichoptera. (cuadro 1)

Para la Quebrada La Cañaza se obtuvo un total 337 individuos distribuidos en 8 órdenes y 30 géneros de macroinvertebrados acuáticos. Los órdenes más comunes fueron Ephemeroptera y Trichoptera, siendo este último el que presentaba mayor riqueza. El género *Leptohyphes*, del orden Ephemeroptera, así como el tricópteros *Chimara* fueron los géneros que presentaron mayor cantidad de individuos. (cuadro 1)

De la Quebrada La Puruja se identificaron 775 individuos en 36 géneros pertenecientes a 8 órdenes de insectos acuáticos , dos familias de Gastropoda y un género de Tricladida. Al igual que en La Gamba, los órdenes más abundantes fueron Trichoptera , Diptera y Ephemeroptera, así como también los géneros *Chimara* y *Smicridea* de Trichoptera presentaron el mayor número de individuos. El orden Trichoptera presentó la mayor cantidad de géneros para este sitio.(cuadro 1)

En la condición de sol y en sombra se observa una tendencia a que la distribución de individuos, no sea homogénea ($\chi^2=87.315, gl=2, p<0.05$) reflejándose en la distribución de individuos por género para cada sitio. En La Gamba se observa una mayor cantidad de individuos por género en zona de sombra, causada por los géneros de tricópteros *Chimara* y *Smicridea*. En la Quebrada La Cañaza se halló un mayor número de individuos en sol, debido a la influencia de los individuos del orden Trichoptera. El grupo taxonómico con mayor cantidad de especímenes recolectados fue la familia Glossosomatidae, sin embargo esta situación podría variar de haberse logrado una mayor resolución taxonómica. Para la Quebrada La Puruja se encontró un número mayor de individuos en zona de sol, debido a la influencia del orden Trichoptera , con el género *Smicridea*. (cuadro 2).

En cuanto al índice de Shannon se observa una tendencia a mayor diversidad de géneros en sol que en sombra para La Gamba y La Cañazas, aunque en La Puruja la diversidad es mayor en sombra, debido posiblemente a factores de establecimiento de las zonas de muestreo. Sin embargo la prueba-T que se aplicó a cada una de las quebradas indica que no hay diferencias significativas. El índice de similitud que se calculó para medir la distribución de los géneros en sol y sombra en cada quebrada, mostró que en La Cañaza la composición de géneros es cercana a un 50%, mientras que la de La Gamba y La Puruja oscila entre un 75% y un 85%. (cuadro 2)

La distribución de los individuos en las categorías de funcionalidad por sol y sombra no es homogénea entre sí para todos los sitios ($\chi^2=33.83, gl=4, p<0.05$), ni en cada uno de los mismos. (cuadro 2) La tendencia general es que los colectores sean más abundantes en las tres quebradas y los depredadores se encuentren en menor cantidad, así como que sea mayor la cantidad de individuos en zonas soleadas. (figura 1)

El índice de similitud de la composición de géneros entre La Gamba y La Cañaza es de un 70%, entre La Gamba y La Puruja es de un 74%, mientras que entre La Cañaza y La Puruja es de menos de un 50%

Discusión

La tendencia general que muestra el estudio en general y para cada una de las quebradas es a favor de la distribución de los individuos en zona de sol. Esto debido primordialmente a que en estas

áreas la temperatura es mayor que en las zonas de sombra y se mantiene constante, generando una mayor cantidad de recursos (Krebs 1985). La temperatura influye directamente en la densidad de perfitón y las poblaciones de microbios en las partículas de detritos (Cummins 1979), además de mantener una disolución menor del oxígeno, lo que incide directamente en los efectos sobre el crecimiento de los macroinvertebrados acuáticos (Williams 1992).

En la quebrada La Gamba se halló un número mayor de individuos en sombra, aunque se encontraron diferencias significativas en el total de los géneros. Esto es debido a la gran cantidad de tricópteros, especialmente del género *Smicridea*, que se recolectaron en sombra. Posiblemente esta variación se deba a que La Gamba se localiza en un bosque primario, donde las zonas soleadas son en realidad pequeños claros, poco constituidos y que están en regeneración (Mónica Spinger, com pers); además la quebrada posee áreas con corrientes rápidas y rodeadas con mucha vegetación y hojarasca, lo que favorece el hábitat de muchos tricópteros, principalmente a los individuos de este género (Roldán 1988). También puede haber influido la experiencia de los recolectores, ya que primero se realizó la toma de datos de la zona de sol y luego la de sombra. (Mónica Spinger, com pers) Para La Cañaza es la familia de tricópteros Glossosomatidae la que influye sobre la distribución de individuos en zona soleada; sin embargo si se hubiera logrado una mayor resolución taxonómica posiblemente no sería tan marcada su influencia. En La Purruja es el mismo género *Smicridea* el que aporta el mayor número de individuos a la distribución de zonas de sol. Razones como temperatura, corrientes rápidas y cantidad de recursos favorecen el hábitat de los tricópteros y algunos de los otros géneros de macroinvertebrados. Un caso especial es el del género *Petrophila*, un lepidóptero que se localiza principalmente en la zona soleada, de las quebradas estudiadas. En esta misma quebrada se recolectaron dos familias de gastrópodos y un género de Tricladida. *Dugesia* es un tricladido que no sería raro para las otras dos quebradas por la similitud de sustratos, corriente y zonas con vegetación (Roldán 1988), así que pudo deberse a un error de muestreo. Por su parte los gastrópodos si ocupan de una quebrada que les proporcione CaCO₃ para la construcción de sus conchas. Quebradas con aguas duras y mucho sedimento orgánico constituye parte de su hábitat (Roldán 1988).

La diversidad de géneros distribuidos en sol y sombra en cada quebrada no muestra diferencias muy altas, sin embargo hay una tendencia a que sea mayor en sol, quizás por factores como cantidad y calidad de recursos y un hábitat más adecuado para su desarrollo (Williams 1992). Sin embargo para la quebrada La Purruja es mayor la diversidad de géneros en sombra, debido probablemente al establecimiento de las zonas de muestreo que se veían limitadas por amplias zonas de claros, producto de la deforestación y la cercanía del poblado. (Mónica Spinger, com pers).

La riqueza de los géneros distribuidos en sol y en sombra para cada una de las quebradas indica el hábitat que prefieren (Roldán 1988) y la cantidad de recursos disponibles en cada sitio (Williams 1992). Para La Gamba y La Purruja se observan unos índices superiores al 75%, debido a que en ambos sitios existe suficiente recurso (perfitón y sedimentos), para La Cañaza la composición de individuos en sol y en sombra es de un 50%, debido posiblemente a situaciones de sitio de muestreo y de experiencia de los colectores.

Al comparar la composición de los géneros de las quebradas se observa una alta similitud entre La Gamba y La Purruja, que además comparten características como alta abundancia y riqueza de géneros y tiene una similitud de un 74% en su composición. Las quebradas de La Gamba y La Cañaza comparten un 70% de la composición de sus géneros, lo que podría explicarse por el grado de intervención antropogénica de La Cañaza y la similitud de hábitats. Para La Cañaza y La Purruja la similitud de sus géneros es menor a un 50%, debido posiblemente al grado de intervención antropogénica que podría ser el factor que marque la diferencia. Muchos macroinvertebrados presentan diferentes niveles de tolerancia a factores y procesos que cambian su entorno. (Guillot 1997).

La funcionalidad de los macroinvertebrados recolectados se podría explicar en términos de recursos disponibles (Cummins 1979). Se observa que la tendencia favorece a los colectores, ya sea en zona de sol como en zona de sombra) más que a las otras dos categorías. En las tres quebradas el recurso que se encuentra en mayor proporción son los sedimentos, debido a la existencia de muchas corrientes rápidas (Mónica Spinger, com pers). En La Purruja se observa un mayor número de colectores, porque además se aunan los sedimentos orgánicos que poseen las aguas, aumentando el

recursos (Mónica Spinger , conv pers) En las zonas de sol aumenta el número de individuos por que aumenta el recurso (Cummins 1979). Los raspadores se distribuyen más en sol que en sombra debido a que aumenta la cantidad de perfiton (Anderson 1979) presente sobre las rocas , troncos, etc. Para La Cañaza, es mayor la cantidad de raspadores que de colectores, posiblemente por factores de velocidad de la corriente y de recurso disponible. (Mónica Spinger, com pers). Los depredadores tienden a distribuirse de manera más homogénea entre sol y sombra (Mónica Spinger, com pers) y donde el recurso es mayor.

Bibliografía

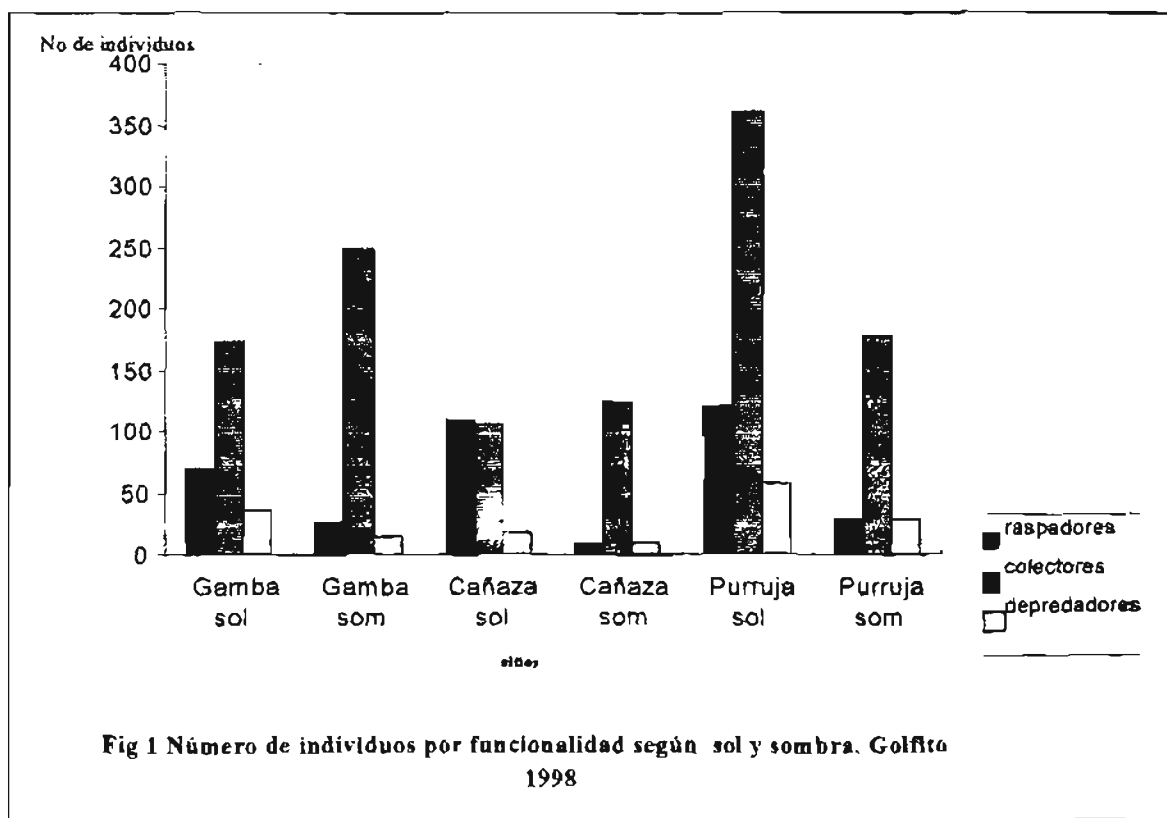
- Anderson, N.H. y J.R. Sedell. 1979. Detritus processing by Macroinvertebrates In stream Ecosystems. *Ann Entomol* 24:351-377.
- Cummins, K. y M. Klug. 1979. Feeding Ecology of stream invertebrate. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:147-172
- Guillot, G. 1997. Bioindicación: Algunas consideraciones y reflexiones generales. En: *Invertebrados acuáticos y su utilización en estudios ambientales. Memorias. Colombia.* p 189-209.
- Krebs, Ch. 1984. *Ecología.* Editorial Harla. Mexico. p365.
- Merritt, R.W. y K.W. Cummins. 1984. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America.* Kendall, Hunt Publishing Company U.S.A. p 59-65.
- Roldan, G. 1988. *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia.* Editorial Presencia. Bogotá. p 20-215.
- Roldan, G. 1997. *Macroinvertebrados acuáticos como indicadores de calidad del agua.* En: *Invertebrados acuáticos y su utilización en estudios ambientales. Memorias. Colombia.* p 189-209.
- Williams, D.D. y B.W. Feltmate. 1992. *Aquatic Insects.* Redwood Press. Canadá. p 215-238 y 285-287.

Cuadro 1. Géneros de macroinvertebrados acuáticos, por quebrada. Golfito, 1998.

Orden	Familia	Género	La Gamba		La Cañaza		La Pustruza	
			sol	sombra	sol	sol/som	sol	sombra
Coleoptera	Dryopidae	<i>Dryops</i> c	0	0	1	0	0	0
Coleoptera	Elmidae	<i>Heterelmis</i> c	0	1	0	0	0	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Microcylocepus</i> c	3	0	0	0	0	0
Coleoptera	Elmidae	<i>Phanocerus</i> c	4	0	0	0	3	1
Coleoptera	Familia indet 1	gen indet ?	1	0	0	0	0	0
Coleoptera	Lutrochidae	<i>Lutrochus</i> c	2	0	0	0	0	0
Coleoptera	Psophenidae	cf. <i>Psophenops</i> r	10	9	5	0	9	6
Coleoptera	Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i> c	2	2	0	0	0	0
Coleoptera	Staphilinidae	gen indet 1 d	0	0	1	0	0	0
Coleoptera	Staphilinidae	gen indet 2 d	0	0	0	0	1	1
Diptera	Chironomidae	gen indet c	6	13	6	8	31	19
Diptera	Culicidae	gen indet 1 c	2	0	0	1	0	0
Diptera	Obolidae	<i>Obolus</i> c	0	0	0	1	0	0
Diptera	Empididae	<i>Hemerodromia</i> d	0	0	0	1	1	1
Diptera	Psychodidae	<i>Morinia</i> r	1	0	1	0	21	0
Diptera	Simuliidae	<i>Simulium</i> c	56	52	6	2	70	22
Diptera	Stratiomyidae	gen indet c	0	0	1	0	0	0
Diptera	Tipulidae	<i>Hexatoma</i> d	0	0	2	0	0	0
Diptera	Tipulidae	<i>Utonia</i> c	0	0	0	0	6	0
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetodes</i> r		4	1	1	4	0
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Camalobaetidus</i> r	0	0	0	0	21	1
Ephemeroptera	Baetidae	gen indet r	2	6	21	7	14	3
Ephemeroptera	Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i> c	13	3	13	37	7	4
Ephemeroptera	Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i> c	3	0	0	0	10	5
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i> c	1	0	0	2	2	1
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i> c	21	24	24	27	4	10
Gastropoda	Ancylidae	gen indet r	0	0	0	0	1	0
Gastropoda	Familia indet 1	gen indet r	0	0	0	0	2	11
Hemiptera	Hebridae	gen indet d	0	0	0	0	0	1
Hemiptera	Naucoridae	<i>Limnocoris</i> d	17	2	0	0	0	0
Lepidoptera	Familia indet	gen indet r	1	0	1	0	2	0
Lepidoptera	Pyralidae	<i>Petrophila</i> r	5	1	13	0	25	0

Cuadro 1. Géneros de macroinvertebrados acuáticos, por quebrada. Golfito, 1998. (Continuación)

Orden	Familia	Género	La Gamba		La Cañaza		La Purruja	
			sol	sombra	sol	sol/som	sol	sombra
Megaloptera	Corydalidae	<i>Chloronia</i> d	0	0	1	0	0	0
Odonata	Calopterygidae	<i>Heterina</i> d	9	6	5	2	28	6
Odonata	Coenagrionidae	<i>Argia</i> d	0	0	1	1	9	3
Odonata	Corduliidae	<i>Neocordulia</i> d	0	0	0	1	0	0
Odonata	Gomphidae	<i>Erpetogomphus</i> d	0	1	0	0	0	0
Odonata	Gomphidae	<i>Perigomphus</i> d	0	0	0	0	0	1
Odonata	Libellulidae	<i>Macrotremis</i> d	2	2	0	0	10	15
Odonata	Megapodagrionidae	<i>Heteragrion</i> d	2	4	2	1	3	0
Odonata	Platysticidae	<i>Palomina</i> d	0	0	0	0	0	0
Odonata	Polytonidae	<i>Cora</i> d	1	0	0	0	0	0
Odonata	Protoneuridae	<i>Protoneura</i> d	0	0	0	0	1	0
Plecoptera	Perlidae	<i>Anacronecta</i> d	5	0	6	3	5	0
Trichoptera	Pisaniidae	<i>Dugesia</i> r	0	0	0	0	4	4
Trichoptera	Ceramoceratidae	<i>Phyllocus</i> c	2	10	0	0	1	0
Trichoptera	Glossosomatidae	gen indet r	40	7	64	0	0	0
Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Leptonema</i> c	2	5	8	10	13	12
Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Smilonia</i> c	28	56	17	22	201	63
Trichoptera	Hydroptilidae	gen indet 1 r	6	0	0	0	0	0
Trichoptera	Hydroptilidae	gen indet 2 r	0	0	0	0	18	0
Trichoptera	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i> r	0	1	0	0	1	3
Trichoptera	Philopotamidae	<i>Chimarra</i> c	27	73	29	16	4	40
Trichoptera	Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i> r	2	0	4	0	0	0



tro 2. Número de individuos y de géneros, Shannon e Índices de similitud en condiciones de sol y sombra para cada quebrada. Golfito, 1998

	La Gamba	La Cañaza	La Pumuja
Número de individuos	569	337	775
total de géneros	34	30	36
Individuos sol	278	234	541
Individuos sombra	291	143	234
prueba g	$g=74.15, gl=33, p<0.05$	$g=73.54, gl=29, p<0.05$	$g=110.0, gl=35, p<0.05$
Shannon sol	0.79	0.78	0.70
Shannon sombra	0.73	0.76	0.77
prueba t	$t=4.3E-3, gl=549, p>0.05$	$t=1.2E-3, gl=461, p>0.05$	$t=4.0E-3, gl=678, p>0.05$
Morisita (sol/som)	75.81	49.6	82.35
chi-c funcionalidad	$\chi^2=41.5, gl=2, p<0.05$	$\chi^2=74.4, gl=2, p<0.05$	$\chi^2=12.53, gl=2, p<0.05$

Ecología y comportamiento de *Hetaerina* sp (Zygoptera: Calopterygidae) en la Quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas

Carmen Flores y Gabriela Chavarría

Eric Fuchs (Ed.), Andrea Cordero (Ed.), William Eberhard (Coord.)

Los individuos del orden Odonata se caracterizan por estar asociados con el agua, ya que todos depositan los huevos en agua dulce o cerca de ella. En la mayoría de las especies los machos están presentes en el agua a lo largo de casi todo el día cuando el tiempo está calmado y soleado, mientras que las hembras visitan el agua poco frecuentemente para aparearse y ovipositar (Paulson, 1982). Los machos reproductivos activos comúnmente establecen territorios que defienden de otros machos de su misma especie (Watson *et al*, 1991). La mayoría de las libélulas buscan parches soleados y se vuelven inactivas cuando el tiempo está nublado.

En algunos odonatos los adultos dedican mucho de su tiempo a perchar sobre el suelo, o en tallos o ramas prominentes; desde ahí vuelan a interceptar presas, pelear con otros machos de su especie o seducir hembras. En otros grupos los adultos pasan todo su período de actividad volando. Los miembros de la familia Calopterygidae, a la cual pertenece la especie en estudio, exhiben el primer tipo de comportamiento (Watson *et al*, 1991).

El género *Hetaerina* esta ampliamente distribuido en América (Williamson en Rojas 1985). En Costa Rica se han registrado 9 especies de las cuales se conocen dos estudios de comportamiento: uno en *H. titia* sobre comportamiento reproductivo y oviposición (Johnson, 1961, 1962 en Rojas 1985) y otro en *H. fuscoguttata* sobre comportamiento reproductivo y territorialidad en machos (Rojas, 1985).

En esta investigación se describen algunos aspectos de la biología de otra especie de *Hetaerina*; se pretende determinar el patrón de distribución que siguen los individuos a lo largo de la Quebrada Cañaza, medir su desplazamiento, analizar algunos factores que influyen sobre la ubicación de las libélulas y estudiar si existe territorialidad en los machos.

Métodos

El estudio se llevó a cabo del 11 al 13 de enero de 1997 en la Quebrada Cañaza, localizada en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Puntarenas. La precipitación media anual es de 4500mm (Vargas, 1994) y el bosque se clasifica como Muy Húmedo Tropical según el sistema de Zonas de Vida de Holdridge (Hartshorn, 1991).

Durante el primer día se recorrió una distancia de 220 m a lo largo de la quebrada dividida en transectos de 10 m. Con redes entomológicas se intentó capturar todos los individuos observados, los individuos capturados se marcaron con tinta indeleble en las alas. Se anotó el sexo, la edad de los machos (joven o adulto), punto en que se capturó, hora a la que se capturó, altura, si estaba en sol o sombra, el tipo de vegetación donde se encontraron, el tipo de corriente en la que estaban y el largo del ala desde la base hasta la punta. La vegetación se clasificó según si colgaba sobre la quebrada, si estaba en la orilla de la quebrada o si estaba a más de 30 cm de la orilla. La corriente se clasificó según si el agua no se movía, había una corriente leve o la corriente era un poco más fuerte. Además, para cada transecto se estimó el porcentaje de sol/sombra, de los tres tipos de vegetación y de los tres tipos de corriente disponibles. El recorrido se realizó dos veces, una de 8:00 a 10:30 am ("temprano") y otra de 11:30 am a 1:30 pm ("tarde"). De 10:30 a 11:30 se realizaron las observaciones de peleas entre machos con el objetivo de determinar si existen territorios definidos y/o machos satélites.

Este procedimiento se repitió el segundo día, con la diferencia de que no se marcaron más individuos y se tomaron datos para individuos marcados y no marcados. Además, se recorrió la quebrada de 7:30 am a 1:30 pm midiendo la temperatura cada 30 min en 6 sitios, uno de ellos en zona

de bosque, y 5 de ellos en zona abierta. Se estableció el resultado de las peleas observadas, su diámetro, duración y ubicación en los transectos.

Para el tercer día se tomó en cuenta una nueva sección de la quebrada de 345 m que está rodeada por bosque secundario más cerrado, además de los transectos de los días anteriores. Se anotaron los mismos datos del día anterior y se midió la temperatura en 3 sitios al azar a 0.10m y a 1.50m.

Se determinó la distribución espacial de los individuos y se estimó el tamaño de población por medio del método de Lincoln.

Resultados

El tamaño de población estimado para *Hetaerina* sp en un área de aproximadamente 550 m² en la Quebrada Cañaza fue de 182 individuos (se marcaron 79 individuos); durante los tres días se contaron 198 machos y 47 hembras.

Los individuos en la población se distribuyen aleatoriamente ($D_{max}=0.28$, g.l.=1, $p<0.10$). Las libélulas mostraron una preferencia por la vegetación que cae sobre la quebrada ($\chi^2= 50.2$, g.l.=2, $p<0.001$), y no parecen seleccionar un tipo de corriente en especial ($\chi^2= 4.49$, g.l.= 2, $p>0.10$). Estos odonatos escogen preferiblemente sitios soleados temprano en la mañana (de 8:00 a 10:30 am) ($\chi^2= 8.09$, g.l.= 1, $p<0.005$) y sitios con sombra en horas posteriores (de 11:30 am a 1:30 pm) ($\chi^2= 11.53$, g.l.= 1, $p<0.005$). Durante los tres días de muestreo se observaron más individuos temprano que tarde ($\chi^2= 6.28$, g.l.= 2, $p=0.04$).

Con excepción de los datos de mañana vs. tarde del segundo día (r Pearson=0.45, $N=22$, $p<0.05$), no existe una correlación significativa entre número de individuos por transecto al comparar temprano vs. tarde de un mismo día, ni cuando se compara el mismo período entre días distintos.

Como es de esperar, la temperatura del aire en la quebrada aumenta conforme transcurre la mañana. A partir de las 10:30 am y hasta la 1:00 pm, esta se estabiliza alrededor de los 31°C (Fig. 1). La temperatura del aire a 0.10 metros de altura no difiere significativamente con la temperatura a 1.50 metros de altura ($t= 0.66$, g.l.= 22, $p>0.05$).

En la zona boscosa la temperatura promedio es menor que en la zona abierta (U Mann-Whitney=21.5, $N=21$, $p=0.018$; Fig. 1). En la zona abierta, los primeros individuos observados aparecen más temprano que en la zona de bosque (Fig. 2).

La altura a la que se encuentran los individuos en horas tempranas no difiere con la altura a la que se encuentran más avanzada la mañana (U Mann-Whitney= 2876.5, g.l.= 22, $p>0.05$). A lo largo de la quebrada, los individuos se encuentran a una altura promedio de 94.3 cm (Desv Est= 86. 3).

En la figura 3 se muestra el desplazamiento de individuos marcados durante los tres días de muestreo. En el primer día el 70% de las recapturas fueron en el sitio inicial de marcaje. En el segundo día menos del 20% de las recapturas fueron en el mismo sitio de marcaje; en este día el pico de recapturas fue alrededor de 10 metros de desplazamiento del sitio de marcaje. En el tercer día cerca de un 40% de las recapturas fueron en el sitio donde se realizó el marcaje. La cantidad de individuos que se desplazan más de 20 metros en cualquiera de los días es baja, pero sí se registraron individuos con un desplazamiento considerable; el máximo desplazamiento fue de 120 metros.

En cuanto a las peleas entre machos, se observaron muchas muy cortas (de unos pocos segundos de duración) pero también se dieron algunas largas (Cuadro 1) ; la pelea de mayor duración se desarrolló durante 62 minutos. Las peleas por lo general se inician cuando un macho se acerca a otro que estaba sobre una hoja o rama y empiezan a volar uno detrás de otro en círculos. Algunas veces los machos no cambian de posición al terminar la pelea, otras veces ambos se van y en algunas ocasiones uno de ellos se va y el otro se queda. No existe una asociación entre la duración de la pelea y el resultado de esta ($\chi^2=10.5$, g.l.= 6, $p= 0.1$); los sitios donde se observaron las peleas no fueron constantes. En varias ocasiones se encontraron machos ubicados muy cerca sin que se desarrollara una pelea. Se observaron 3 parejas en tandem; una de ellas fue vista copulando y viajando a un sitio distinto para poner los huevos.

Discusión

El patrón aleatorio de distribución encontrado para *Hetaerina* sp contrasta con los resultados de otro estudio en la misma quebrada en el que se obtuvo para esta especie una distribución agrupada (Céspedes y Mata, 1995). Las observaciones de campo en nuestro trabajo parecen indicar que los individuos presentan cierta tendencia a mantenerse agrupados en sitios específicos, dentro de ciertos microambientes.

En la especie *Hetaerina vulnerata* en Arizona, los machos compiten por sitios donde el agua está ondulada, evitando las secciones con aguas tranquilas (Alcock, 1987), sin embargo la especie de la Cañaza no presenta preferencia por algún tipo de corriente. Hay que tomar en cuenta que este estudio se realizó en verano, la quebrada tiene poco caudal, y probablemente no existen diferencias marcadas entre los tipos de corriente.

La temperatura es un factor crucial en el comportamiento de las libélulas, las cuales necesitan mantener una temperatura estable y óptima para realizar sus diferentes conductas (Rojas 1985). En la Cañaza, de las 8:00 am a las 10:00 am las temperaturas todavía no son demasiado altas y por eso los individuos prefieren sitios con sol para obtener el calor que necesitan. Es probable que llegue un momento, más tarde en la mañana, en que la temperatura sea muy alta para las libélulas y estas empiecen a buscar la sombra. Probablemente esto explica que en los tres días de muestreo se observara mayor cantidad de individuos temprano. Rojas (1985) observó que durante el día los individuos de *H. fuscoguttata* buscaban sitios de iluminación directa y evadían sitios con sombra; las diferencias con los resultados del presente estudio se pueden deber a que *H. fuscoguttata* se estudió en un sitio mucho más alto y frío que Golfito.

Cuando se compara la actividad de *Hetaerina* sp en una zona de bosque y una zona abierta, el primer pico de actividad surge más tarde en la zona de bosque, donde la temperatura promedio es menor, y probablemente la temperatura óptima para la actividad de los individuos ocurre más tarde.

Para *H. fuscoguttata* (Rojas, 1985) y *H. macropus* (Eberhard, 1986), se observó diferencia en la altura de percha para machos territoriales y machos satélites; los primeros se ubican más cerca del nivel del río, usualmente sobre piedras. En *Hetaerina* sp la altura promedio es alta, prefiriendo ubicarse en la vegetación que cuelga sobre la quebrada. Esta ausencia de división de alturas puede sugerir que no existen territorios verdaderos.

En general, los transectos no mantienen números constantes de individuos, a lo largo de un mismo día, ni entre días. Además, un porcentaje importante de individuos se desplazan del sitio donde fueron marcados, lo cual sugiere, una vez más, la ausencia de verdaderos territorios. En *H. fuscoguttata*, donde hay territorios definidos, se han observado machos territoriales defendiendo un sitio de percha hasta por 15 días (Rojas, 1985).

Pero si no existen territorios, ¿por qué pelean los machos? Es posible que las peleas no sean para defender un territorio como en *H. fuscoguttata* (Rojas, 1985) y *H. macropus* (Eberhard, 1986) sino que resulten ser peleas de dominancia (Eberhard, com.pers). Las peleas largas podrían estarse desarrollando entre dos machos dominantes ya que se ha propuesto que agresiones prolongadas ocurren generalmente cuando dos oponentes son similares en tamaño, experiencia y los otros componentes que determinan la habilidad para pelear (Parker en Thornhill y Alcock, 1983). Por otra parte, la ausencia de peleas o peleas cortas se estarían dando entre un macho dominante y otro no dominante, o entre dos machos no dominantes. Una observación interesante es que durante la pelea de machos de mayor duración, una hembra se presentó en el sitio y copuló con un tercer macho el cual no había participado en la pelea.

En realidad, falta mucho por conocer sobre la biología de *Hetaerina*. Es interesante que el comportamiento de la especie en estudio difiere en varios aspectos importantes con lo que se ha reportado para otras especies del género. Sería necesario realizar un estudio a largo plazo para llegar a comprender mejor el comportamiento de los individuos.

Bibliografía

- Alcock, J. 1987. The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Can. J. Zool.* 65: 2475-2482
- Castro, N y F. Aguilar. 1995. Estudio del Comportamiento Sexual de *Hetaerina* sp (Odonata: Calopterygidae), en Quebrada Cañaza, Golfito. Puntarenas. En: Bolaños, F. y Briceño, D. (Ed.). Curso: Biología de Campo. Golfito Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica. 75- 77pp
- Eberhard, W.G. 1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 15(1):51-60.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. En Janzen D. (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial U.C.R. p.124-125
- Paulson, D.R. 1982. Odonata. En: Hurlbert, S.H. y Villalobos-Figueroa, A. (Ed). Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies. EEUU. 529 p.
- Ramirez, A. 1996- 1997. Lista de especies costarricenses del orden Odonata (Insecta) de las que se conoce la náyude. *Rev. Biol. Trop.*, 44(3)/45(1). 225-232.
- Rojas, E.A. 1985. Efecto de la edad y tamaño sobre el éxito reproductivo (la capacidad de tener un territorio en un lek), en los machos de libelula *Hetaerina fuscoguttata* (Odonata: Calopterygidae). Tesis Universidad de Costa Rica. 48pp.
- Thornhill, R and J. Alcock. 1983. The Evolution of Insects Mating Systems. President and Fellows of Harvard College. U.S.A. 547p.
- Vargas, G. 1994. El clima de Costa Rica: contraste de dos vertientes. Editorial Guayacán. San Jose. p 28
- Watson, J.A.L., Theischinger, G. y Abbey, H.M. 1991. The Australian Dragonflies. CSIRO Publications. Australia. 278p.

Cuadro 1. Duración de peleas entre machos de *Hetaerina* sp. Golfito, 1998

Duración de pelea (min)	Número de peleas
< 1	27
1-5	5
5-10	3
>10	1

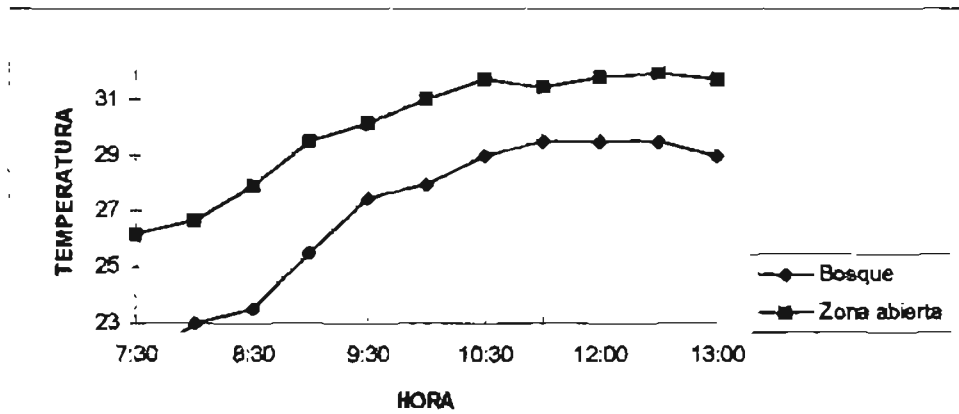


Fig. 1. Comparación de temperatura promedio en una zona de bosque y una zona abierta. Quebrada Cañaza, Golfito, 1998.

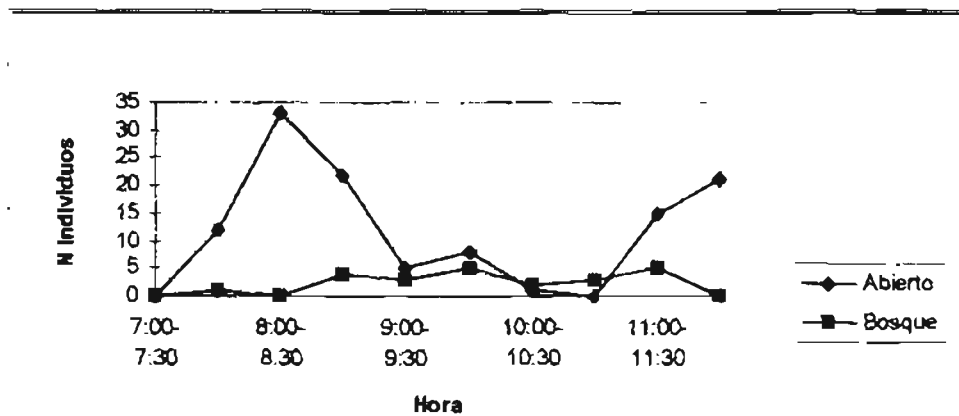


Fig. 2. Hora de aparición de individuos de *Hetaerina* sp en una zona abierta y una de bosque. Quebrada Cañaza, Golfito, 1998.

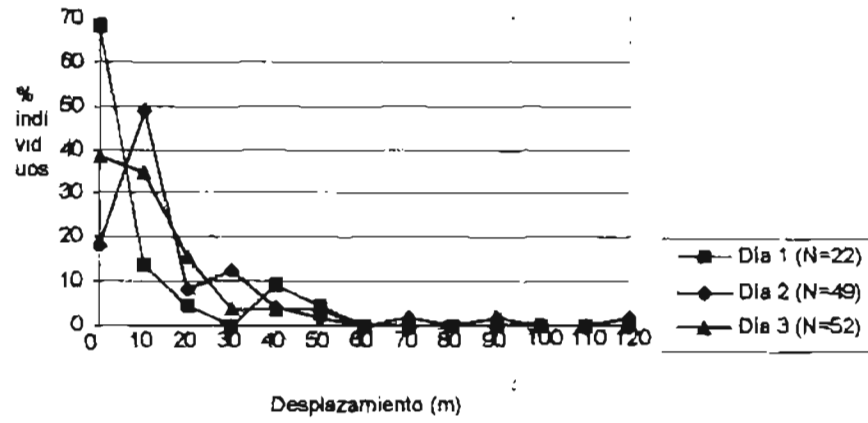


Fig.3. Recaptura de *Hetaerina* sp en los tres días de muestreo.
Quebrada Cañaza, Gofito. 1998.

Abejas Euglossinas (Hymenoptera : Euglossinae) como transportadoras de polinarios de orquídeas

Claudia Muñoz Espinoza

Pilar Cisneros (ed.), Jorge A. Lobo (Coord.)

Las abejas euglossinas han capturado la atención de los investigadores desde 1950, cuando se encontró que sólo los machos visitaban las flores y otras fuentes colectando sustancias aromáticas, aparentemente usándolas como precursores de feromonas sexuales (van der Pijl y Dodson, 1966; Kimsey, 1980; Williams y Whitten, 1983; Armbruster et al., 1989). Hoy en día se sabe que ellas colectan sustancias aromáticas no sólo desde orquídeas sino también compuestos que se encuentran en madera en descomposición y ciertos compuestos artificiales. Muchas especies de plantas, especialmente las orquídeas, utilizan como polinizadores abejas euglossinas colectadoras de fragancias (Dressler, 1968; Dodson, et al., 1969; Williams y Whitten, 1983, citados por Armbruster et al., 1989). Los machos poseen peñes o cepillos en sus patas delanteras, los que utilizan para recoger las gotitas de perfume desde la superficie de las flores (Dressler, 1993).

Las abejas que pertenecen a la Tribu Euglossini (familia Apidae) son de probóscide larga, de rápido vuelo, exclusivamente neotropicales, solitarias, comunitarias o cuasisociales, de vida libre (*Eulaema*, *Eufriesea* (= *Euplusia*) y *Euglossa*) o parasítica (*Exaerete*, y *Aglae*), grandes y pequeñas. Los machos euglossinos son agentes polinizadores de muchas orquídeas (van der Pijl y Dodson, 1966) y de más de 30 familias de especies tropicales, incluyendo Apocynaceae, Solanaceae, Bignoniaceae, Leguminosae, Lecythidaceae, Rubiaceae y Marantaceae (Zucchi et al., 1969; Williams y Dodson, 1972; Dressler, 1982, citados por Powell y Powell, 1985).

Euglossa es el género más diverso, incluye 75 especies de abejas de tamaño pequeño y mediano, de color azul metálico brillante, verde, bronce o mezclas de colores. El género *Eufriesea* (*Euplusia*) cuenta con 52 especies, las que también tienen apariencia metálica. *Eulaema* es el género más pequeño con 13 especies; son abejas grandes, cubiertas de pelo, negras, café o rayadas (van der Pijl y Dodson, 1966).

Las abejas en general y las euglossinas en particular, tienen una especie de "escalón" en la parte inferior del tórax, llamado escutelo, que parece funcionar muy bien para enganchar o asir polinarios (Dressler, 1993). De esta forma la abeja al penetrar parte de su cuerpo en una flor de forma tubular como las orquídeas, permite el anclaje de los polinarios (estructuras modificadas que contienen polen) y al viajar y forrajear otra orquídea, logra actuar como agente polinizador. Muchas orquídeas ubican sus polinarios en los escutelos de las abejas euglossinas, pero el polinilo puede ser "enganchado" casi en cualquier parte del cuerpo de la abeja (Dressler, 1993).

Los objetivos de este trabajo son: 1. Comparar la diversidad y abundancia de especies en dos sitios: un manglar y un bosque primario; 2. Determinar la diversidad de polinios, su distribución por especie y parte del cuerpo de las abejas donde fue encontrado.

Métodos

El trabajo se realizó en tres sitios: Manglar La Purruja (aprox. 0 m.s.n.m.), y dos sitios en Fila La Gamba (aprox. 250 m.s.n.m), localizados en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, durante los días 19, 20 y 21 de enero de 1998, en época seca. La precipitación promedio anual media es 4.500 ppm (Vargas, 1994). El bosque se clasifica como Muy Húmedo Tropical, según el sistema de Zonas de Vida de Holdridge (Hartshorn, 1991).

El primer día, en el Manglar La Purruja, se muestreó desde las 8:30 a las 12:00 horas, en marea baja. Se utilizaron dos atrayentes puros: Cineol y Salicilato de metilo. Se colgaron bolas de gasa impregnadas con sólo uno de los atrayentes, sin mezclas, a aproximadamente 1.5 a 2 m de altura, en una línea horizontal sobre el suelo, separadas cada línea por una distancia aproximada de 1.5 a 2 m una línea de otra. Se colectaron todos los individuos que se posaron en las bolas, utilizando bolsas

plásticas. Se identificaron en el campo, se liberaron y algunos ejemplares se conservaron como muestras para ser identificados en el laboratorio. De acuerdo a las posibilidades de identificación en el campo, se determinaron especies y morfoespecies. Posteriormente, se cuantificaron los individuos de acuerdo a las clasificaciones mencionadas.

El segundo día se muestreó desde las 8 :30 a las 11 :30 horas y el tercero, desde las 9 :00 a las 13 :30 horas, en La Fila La Gamba.

Durante los tres días se capturaron los Individuos que transportaban polinarios, identificando el tipo de polinario y la ubicación en el cuerpo de la abeja. Con el fin de agrupar los polinarios de acuerdo a su ubicación, el cuerpo de la abeja se dividió en seis partes: 1, parte superior de la cabeza; 2, escutelo; 3, tergitos abdominales; 4, pronoto; 5, esternitos abdominales y 6, primer par de patas.

Los polinios, cuando fue posible, fueron identificados hasta género, usando como referencia ilustraciones de Dressler (1993) y Roubik y Moreno (1997). Los polinios fueron depositados en el Museo de Insectos.

Resultados

El primer día de muestreo se realizó en el Manglar La Purruja. Se colectaron 112 individuos, de 12 especies y tres géneros diferentes (Cuadro 1), 92 de los cuales fueron atraídos por las trampas con Cineol como atrayente químico y 20 individuos fueron atraídos con las trampas con Salicilato de metilo. La prueba Chi-cuadrado para determinar la heterogeneidad de la actividad de los atrayentes, señaló que existen diferencias significativas en la capacidad de atracción de ambos cebos ($X^2 = 46.3$, 1 g. l., $p < 0.001$).

La prueba Chi-cuadrado señaló además que no existen diferencias significativas en la captura de individuos utilizando Cineol o Salicilato de metilo a largo de la mañana ($X^2 = 0.091$, 1 g.l., $p = 0.767$). Para esto se compararon las capturas agrupadas en dos categorías: desde las 8:45 a 10 :30 horas y desde las 10:30 a 12 :00 horas.

Dos individuos de los géneros *Eufriesea* y *Eulaema* sólo fueron encontrados asociados al atrayente Salicilato de metilo.

El segundo día de muestreo se realizó en la Fila La Gamba. Durante el segundo día de muestreo se colectaron 429 individuos, de 15 especies y tres géneros diferentes (Cuadro 1).

El tercer muestreo se realizó en camino a Fila La Gamba, donde por error se mezclaron los atrayentes Cineol y Salicilato de metilo. Debido a esto sólo se pudo comparar la capacidad de atracción de los atrayentes durante el primer día. Se recolectaron 669 individuos, de 15 especies y cuatro géneros diferentes (Cuadro 1).

El número total de Individuos capturados y marcados durante los tres días de muestreo en los tres diferentes sitios fue 1210, 17 especies y cuatro géneros (*Euglossa*, *Eufriesea*, *Eulaema* y *Exaerete*) (Cuadro 1). Las abejas del género *Euglossa* representaron un 98.3% del total de individuos. *Eufriesea*, *Eulaema* y *Exaerete* representaron conjuntamente un 1.7% del total de individuos.

Las especies predominantes en el manglar fueron *Eg. crassipunctata* (12,5%), *Eg. championi* (14,3%), *Eg. morfoespecie 1* (23.2%) y *Eg. morfoespecie 2* (27.7%) (Figura 1). Mientras que las especies predominantes en Fila La Gamba fueron *Eg. morfoespecie 3* (7%), *Eg. championi* (7,9%), *Eg. morfoespecie 1* (11.4%), *Eg. crassipunctata* (14%), *Eg. imperialis* (15,2%) y *Eg. morfoespecie 2* (29.4%) (Figura 2). En el camino a Fila La Gamba las especies predominantes fueron *Eg. championi* (10,8%), *Eg. morfoespecie 1* (13.8%), *Eg. imperialis* (15.1%), *Eg. crassipunctata* (16,9%), y *Eg. morfoespecie 2* (39,6%) (Figura 3).

En el Manglar La Purruja se capturaron dos individuos con polinios : *E. championi* y *E. imperialis*, lo que correspondió a un 3.9% del número total de polinios colectados en los tres días de muestreo. Ambos se identificaron como polinios pertenecientes al género de orquídeas *Mormodes*.

Los polinios encontrados durante el segundo y tercer día de muestreo (Fila La Gamba y zona aledaña a ésta), fueron agrupados debido a que son sitios de características homogéneas. Se encontraron 49 polinios lo que correspondió a un 96% del número total de polinios colectados en los tres días de muestreo; los principales géneros de orquídeas encontrados fueron *Mormodes* (61.2%) y *Gongora* (16.3%).

Con respecto a la asociación entre el tipo de polinario encontrado en las abejas *Euglossine* y las especies que lo transportaban: un 78.8% de los polinios del género *Mormodes* fue transportado por *Eg. championi*, un 18.2% fue transportado por *Eg. imperialis* y un 3.0% por *Eg. morfoespecie 1* (Cuadro 3). Los polinios *Gongora* fueron transportados un 50% de las veces por *Eg. morfoespecie 1*, un 37.5% por *Eg. imperialis*, y un 12.5% por *Eg. morfoespecie 2*.

En relación al tipo de polinario y la ubicación en que fue encontrado en el cuerpo de la abeja (Cuadro 4), la posición más común fue en el pronoto (68.4%), ubicación exclusiva del polinario *Mormodes*; en los tergitos abdominales (15.7%) se encontraron únicamente los polinarios *Gongora*; en el escutelo (7.9%) se encontraron los polinarios de *Aclineta*.

Discusión

Los resultados experimentales del muestreo realizado en el Manglar La Pumuja y La Gamba usando como atrayentes químicos Cineol y Salicilato de metilo, coinciden con experimentos realizados en Mesoamérica (Dodson et al., 1969) y los resultados obtenidos por el Curso de Biología de Campo 1997 con respecto al uso de atrayentes puros. El Cineol es considerado un atrayente general con un gran rango de atracción, pero menos específico que Salicilato de metilo, atrajo más del 70% de individuos. Cabe destacar que a los cebos con Salicilato de metilo, llegaron abejas de los géneros *Eufriesea* y *Eulaema*, lo que demuestra mayor especificidad que Cineol.

En el manglar se obtuvo la menor abundancia de individuos; en los cebos con los atrayentes no se encontraron individuos de las especies *Eg. allosticta*, *Eg. asarophora*, ni individuos del género *Exaerete*. Es posible que estas especies nidifiquen dentro del bosque o que no sea el atrayente el factor limitante para la llegada de las abejas euglossine, sino su radio de actividad de preferencia por zonas cerradas, con vegetación profusa y rutas de vuelo establecidas. Las abejas de estas especies son grandes por lo que su capacidad de vuelo no sería una limitante para encontrarlas en las trampas del manglar.

La composición de especies en los sitios dos y tres es muy similar, siendo las especies predominantes *Eg. championi*, *Eg. crassipunctata*, *Eg. imperialis*, *Eg. morfoespecie 1* y *Eg. morfoespecie 2*, manteniendo los porcentajes de importancia relativa (Figuras 2 y 3).

Con respecto a la identificación de los polinarios, Dressler (1993) señala que existe una alta variación en las estructuras de un polinario, estípula y viscidium de una flor de orquídea, lo que permite que uno pueda usualmente identificar las orquídeas a nivel de género, en base sólo al polinio. Debido a que las estructuras de identificación de los polinarios son ambiguas, muchas veces se incorpora un sesgo debido a la capacidad del identificador.

Los resultados obtenidos durante enero de 1997 mostraron que los polinarios tipo B y tipo E fueron predominantemente encontrados en las abejas capturadas. Durante la temporada de 1998, los polinarios predominantemente encontrados fueron *Mormodes* y *Gongora*, ambos catalogados como polinario tipo C y tipo G en la temporada de 1997. Se realizó una Prueba de G de Heterogeneidad para comparar la cantidad de polinios *Mormodes* colectados durante enero de 1997 y enero de 1998, la que señaló que existen diferencias significativas en el número de polinios *Mormodes* ($\chi^2 = 44.91$, 1 g.l., $p < 0.001$). Estas diferencias pueden ser resultado de comparar el mismo mes en diferentes años pudiendo ocurrir cambios importantes en la fenología de las orquídeas. En el período estudiado, estos cambios pueden haber ocurrido por el establecimiento una época seca más adelantada y fuerte en 1998, que en enero de 1997.

Con respecto a la ubicación del polinario en el cuerpo de la abeja, parece ser exclusiva la ubicación en el pronoto de la abeja de los polinarios *Mormodes* (Cuadro 4), mientras que los polinarios

Gongora y *Acineta* fueron encontrados respectivamente en los tergitos abdominales y el escutelo (Dressler, 1993) (Cuadro 4).

Las flores del género *Mormodes* parecen ser preferidos por *Eg. championi*, aunque también parecen ser visitadas por *Eg. imperialis* y *Eg.* morfoespecie 1 (Cuadro 3). Hay una tendencia en las flores de los géneros *Gongora* y *Mormodes* a ser visitadas por más de una especie (Cuadro 3), aunque para *Gongora* el tamaño de muestra es pequeño (8 polinios), los que fueron encontrados en *Eg. imperialis*, *Eg.* morfoespecie 1 y 2, ambas especies de tamaño pequeño a mediano (Cuadro 3). En *Mormodes* y *Gongora* no se observó una especificidad orquídea-abeja (Cuadro 3), sino una especificidad orquídea -posición del polinio-tamaño de la abeja, lo que se refleja en que abejas pequeñas a medianas como son la morfoespecie 1 y 2 y *Eg. championi*, trasladan determinados polinarios en zonas específicas de su cuerpo.

Bibliografía

- Armbruster, W. S., Keller, S., Matsuki, M. y Clausen, T.P. 1989. Pollination of *Dalechampia magniliifolia* (Euphorbiaceae) by male euglossine bees. *Amer. J. Bot.* 76(9) : 1279-1285.
- Dressler, R. L. 1968. Pollination by euglossine bees. *Evolution* 22 :202-210.
- Dressler, R. L. 1982. Biology of orchid bees (*Euglossini*). *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13 : 373-394.
- Dressler, R. L. 1993. Field guide to the orchids of Costa Rica and Panama. Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press. Ithaca and London. p. 374.
- Dodson, C.H., Dressler, R. L., Hills, H.G., Adams, R.M., y Williams, N.H. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164 : 1243-1249.
- Hortshorn, G. 1991. Plantas. En Janzen, D. (Ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial U.C.R. p. 124-125.
- Kimsey, L.S. 1980. The behaviour of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. *Anim. Behav.* 28 :996-1004.
- Powell, A. y Powell, G. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in amazonian forest fragments. *Biotropica* 19(2) : 176-179.
- Roubik, D.W., Moreno P., J.E. 1997. Pollen and spores of Barro Colorado Island. Missouri Botanical Garden. Printed in United States of America. p. 268.
- van der Pijl, L. y Dodson, C. 1966. *Orchid flowers. Their Pollination and Evolution*. Coral Gables, Florida : University of Miami Press.
- Vargas, G. 1994. El clima de Costa Rica : contraste de dos vertientes. Editorial Guayacán, San José. P.26
- Weng. 1997. Atracción química y transporte de polinarios de orquídeas por abejas euglosinas (Hymenoptera : Euglossinae). En Bolaños, F., Briceño, D., y Lobo, J. (Ed.). *Curso de Biología de Campo Enero-Febrero de 1997*. Universidad de Costa Rica.
- Williams, N.H. y Dodson, C.H. 1972. Selective attraction of male euglossine bees to orchid floral fragrances and its importance in long distance pollen flow. *Evolution* 26(1) :84-95.
- Williams, N. H y Whitten, W.M. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees : methods and advances in the last sesquidecade. *Biol. Bull.* 164 : 355-395.
- Zucchi, R., Sakamagi, S.F. y Camargo, J.M.F. 1969. Biological observations on a neotropical parasocial bee, *Eulaema migrata* with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 17 :271-382.

Cuadro 1.- Número de individuos por especie de abejas Euglossini (Apidae, Hymenoptera) muestreados en tres sitios de Golfito, enero de 1998.

Especie	SITIOS DE MUESTREOS			Total	Porcentaje
	Manglar (día 1)	F. La Gamba (día 2)	F. La Gamba (día 3)		
<i>Eg. Allosticta</i>	0	5	4	9	0.7%
<i>Eg. Asarophora</i>	0	7	1	8	0.7%
<i>Eg. Championi</i>	18	34	72	122	10.1%
<i>Eg. Grassipunctata</i>	14	60	113	187	15.5%
<i>Eg. Cyanura</i>	2	2	1	5	0.4%
<i>Eg. Flammea</i>	0	6	1	7	0.6%
<i>Eg. Hansoni</i>	4	19	4	27	2.2%
<i>Eg. Ignita</i>	3	0	0	3	0.2%
<i>Eg. Imperialis</i>	8	65	101	174	14.4%
<i>Eg. Villosiventris</i>	2	18	1	21	1.7%
<i>Eufriesea</i> <i>surinamensis</i>	1	0	0	1	0.1%
<i>Eulaema sp.</i>	1	3	7	11	0.9%
<i>Exaerete frontalis</i>	0	4	2	6	0.5%
<i>Exaerete</i> <i>smaragdina</i>	0	1	2	3	0.3%
Morfoespecie 1*	26	49	92	167	13.8%
Morfoespecie 2 [‡]	31	126	265	422	34.9%
Morfoespecie 3 [†]	4	30	3	37	3.1%
Total	112	428	669	1210	

*Morfoespecie 1.- abeja de cara azul, cuerpo verde, mediana, lengua corta. Incluye *Eg. tridentata*.

‡Morfoespecie 2.- abeja de cara bronce, cuerpo bronce a bronce-rojizo, lengua corta, pequeña. Incluye *Eg. dodsoni*.

†Morfoespecie 3.- *Eg. mixta*, *Eg. cognata*.

Cuadro 2.- Cuantificación e identificación de polinios encontrados en tres sitios de muestreo

POLINIOS	SITIOS DE MUESTREO		Porcentajes
	MANGLAR	F. LA GAMBA	
<i>Acineta</i>	0	4	7.8%
<i>Brassia</i>	0	2	3.9%
<i>Gongora</i>	0	8	15.7%
<i>Clouwesia</i>	0	1	2.0%
<i>Coryanthes</i>	0	1	2.0%
<i>Mormodes</i>	2	30	62.7%
<i>Oncidium</i>	0	2	3.9%
Polinio B	0	1	2.0%
Total	2	49	51

*Algunos géneros de polinios son bastante similares, por lo que hubo cierta incerteza en la identificación.

Cuadro 3.- Tipo de polinio y especies de abejas Euglossina que los transportan

ESPECIE	TIPO DE POLINIO							
	Acineta	Brassia	Gongora	Clouwesia	Coryanthes	Mormodes	Oncidium	Polinio B
<i>Eg. allosticta</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Eg. championi</i>	1	0	0	0	0	26	0	1
<i>Eg. flammia</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eg. imperialis</i>	3	1	3	0	0	6	1	0
<i>Eulaema meriana</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
Eg morfoespecie 1	0	0	4	0	0	1	0	0
Eg.morfoespecie 2	0	0	1	0	0	0	0	0
Total	4	1	8	1	1	33	2	1

Cuadro 4.- Número de polinarios por tipo y localización en el cuerpo de la abeja

Localización	TIPO DE POLINARIO						TOTAL
	Acineta	Brassia	Gongora	Clouwesia	Coryanthes	Mormodes	
1	0	0	0	0	0	0	0
2	3	0	0	0	0	0	3
3	0	0	6	0	1	0	7
4	0	0	0	0	0	26	26
5	0	1	0	0	0	0	1
6	0	0	0	1	0	0	1
TOTAL	3	1	6	1	1	26	38

Ubicación en la abeja: 1, parte superior de la cabeza; 2, escutelo; 3, tergitos abdominales; 4, pronoto; 5, esternitos abdominales; 6, primer par de patas.

Diversidad de especies de abejas Euglossini (Apidae, Hymenoptera) colectadas en el Manglar La Purruja. Golfito, enero de 1998.

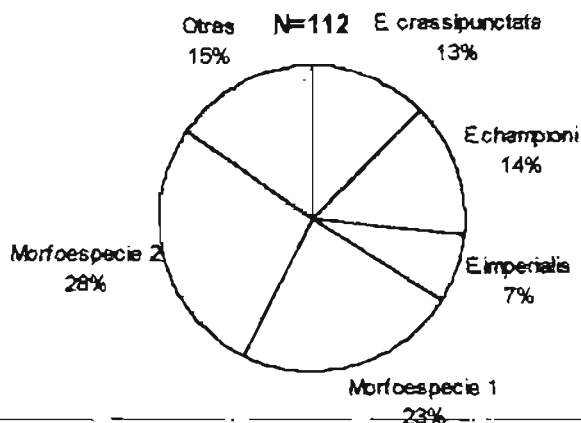


Figura 1.- Diversidad de especies de abejas Euglossini (Apidae, Hymenoptera) en el Manglar La Purruja, atraídas con atrayentes químicos. Golfito, enero de 1998

Diversidad de especies de abejas Euglossini (Apidae, Hymenoptera) colectadas en el sitio Fila La Gamba. Golfito, enero de 1998.

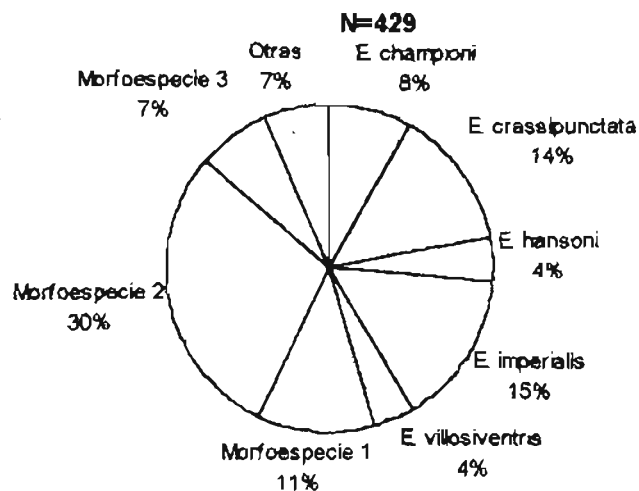


Figura 2.- Diversidad de especies de abejas Euglossini (Apidae, Hymenoptera), en el sitio Fila La Gamba, atraídas con atrayentes químicos. Golfito, enero de 1998

Diversidad de especies de abejas Euglossini (Apidae, Hymenoptera) colectadas en el sitio camino a la Fila La Gamba, Golfito, enero de 1998

N=669

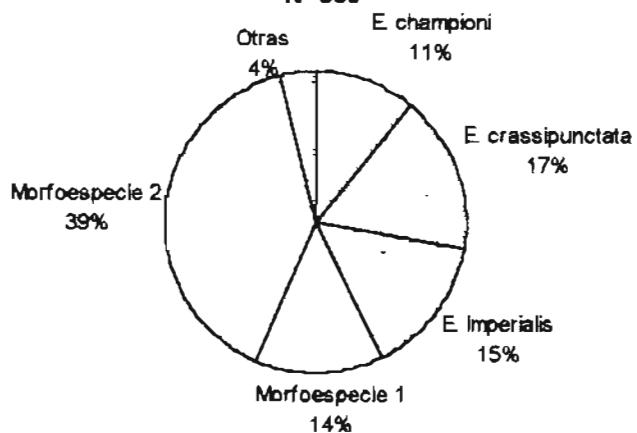


Figura 3.- Diversidad de especies de abejas Euglossini (Apidae, Hymenoptera), en el sitio camino a Fila La Gamba, atraídas con atrayentes químicos. Golfito, enero de 19

Dinámica de reclutamiento en hormigas del sotobosque: Una comparación entre cuatro especies.

Pablo Riba Hernández

Claudia Muñoz (editora) Prof. Jorge Lobo (Coord.)

Los insectos sociales han desarrollado una variedad de mecanismos de comunicación, para atraer otros miembros de la colonia al estación donde el trabajo es requerido (Wilson, 1977).

El reclutamiento en hormigas se ha diversificado en una gran gama de medios de comunicación química y mecánica, para incrementar la velocidad e intensidad del llamado de otros miembros de la colonia (Hölldobler y Wilson, 1990).

Existen dos estrategias de reclutamiento entre hormigas:

a) "Corriendo en serie" que se inicia cuando la hormiga exploradora regresa al nido con información del estación donde encontró el alimento. Una vez en el nido, está exuda una gota de feromona que atrae a los otros miembros de la colonia. La primera hormiga que es atraída, inicia el contacto con la hormiga exploradora, que luego es reclutada al estación de alimentación. Este tipo de reclutamiento involucra solo una pareja de hormigas por vez. La hormiga que es reclutada tiene que mantener contacto físico con el líder (Möglich, 1978,1979).

b) Senderos químicos, implica la liberación de feromonas por las hormigas exploradoras, desde la fuente de alimento hasta el nido. Este tipo de reclutamiento involucra el movimiento en masa de hormigas al estación de alimentación (Wilson, 1977). No obstante, existen variaciones de este tipo de reclutamiento como: reclutamiento en masa, reclutamiento en grupo, reclutamiento sin reclutador con estímulo mecánico y reclutamiento sin reclutador sin estímulo mecánico (Hölldobler y Wilson, 1990).

También, existen estados intermedios entre estas dos líneas por lo que se considera que los senderos químicos evolucionaron a partir del sistema de "Corriendo en serie" (Hölldobler y Wilson, 1990).

El objetivo de nuestro estudio fue observar la intensidad de reclutamiento en hormigas del sotobosque a través de su distribución espacial y temporal.

Métodos

El estudio se realizó en la finca La Gamba, localizada en el Refugio de Fauna Silvestre Golfito, Provincia de Puntarenas. El muestreo se realizó de las 8:45 a 12:15 del 25 de febrero de 1998. El estación de estudio se clasifica dentro de la zona de vida muy húmedo tropical (Holdridge, 1967), la precipitación oscila entre los 4000 y 6000 mm.

Se estableció un transecto de 250 m en el que cada 10 m se colocó una estación con atún como atrayente. Cada 30 minutos se registró las especies de hormigas y cantidad de individuos que visitaron las estaciones. Se colectó al menos un individuo de cada especie para su posterior identificación. Las muestras fueron agrupadas en morfoespecies, atendiendo a a diferencias de tamaño, color y forma. Se realizaron identificaciones a nivel de subfamilia, o hasta género, cuando era posible. Si habían varias especies dentro de un género o subfamilia, se usaron número para separarlas.

Para el análisis de la distribución temporal se seleccionaron algunas estaciones representativas de la estrategia de reclutamiento, a dos tiempos distintos.

Resultados

Se observaron un total de 17 especies de hormigas visitando las trampas de atún, la que más visitó fue *Pheidole* sp1 (Cuadro No.1).

Durante el periodo de estudio existió diferencias entre la intensidad de reclutamiento entre las especies analizadas. *Dolichoderinae* sp2 inicia un reclutamiento masivo en el primer periodo de muestreo, con un pico de actividad alto a las 09:45h que luego disminuye a las 12:15 h (fig.1).

Pheidole sp4 presentó una actividad baja durante las primeras 2h de muestreo, que luego se incremento rápidamente a las 11:45h. Por su lado, *Pseudomyrmex* sp1 no presentó picos altos de actividad. se mantuvo constante en 1 ó 2 individuos a través del tiempo de muestreo. Por ultimo, *Camponotus* sp1 inicia con 5 individuos que luego dejan el estación de estudio a las 10:45h (fig.1).

Se encontraron variaciones en la distribución espacial en dos tiempos de muestreo de las especies estudiadas. *Pheidole* sp1 a las 9:00 h centralizó su actividad en las estaciones 19 y 23, luego a las 11:15 h centralizó su actividad en la estación 6 con una visitación alta (fig.2). *Pseudomyrmex* sp1, permaneció en dos estaciones cercanas en los dos tiempos de observación (fig.3).

Comparando dos especies de Dolichoderinae, se observa que a las 09:00h en la estación 6 hubo una baja visitación, situación que varió en el segundo tiempo de observación (10:30h), donde el reclutamiento fue muy fuerte. El número de individuos de la especie 2 que visitó la estación 19, fue constante durante el periodo de estudio (fig.4).

Discusión

La presencia de *Pseudomyrmex* sp1 en las estaciones de atracción no era esperado, ya que este género es considerado como un hospedero obligatorio de plantas del género *Acacia*. Estas hormigas subsisten primariamente de los cuerpos Beltianos y néctar de producción foliar proveniente de la planta anfitrión. A pesar de lo anterior, se han observado depredando en termitas muertas (Janzen, 1991), esto indica que deben estar buscando otras fuentes secundarias de proteínas para alimentar las larvas, no obstante serian en segundo grado en magnitud comparado con los cuerpos Beltianos (Wilson, 1977).

Probablemente, *Pseudomyrmex* sp1 no recluta hacia las trampas, debido a que su principal fuente de alimentación y refugio se encuentra en las Acacias. De este modo, el comportamiento observado, probablemente refleje incursiones individuales de búsqueda de alimento de algunos miembros de la colonia, que están actuando en forma oportunista ante un recurso disponible.

El sistema de reclutamiento realizado por *Dolichoderinae* sp2 y *Pheidole* sp4 ejemplifica el sistema de comunicación en masa (Wilson, 1977). En el cual la información se transmite de un grupo de individuos a otro grupo. La cantidad de individuos presentes en la fuente de alimento va a aumentar exponencialmente hasta un punto donde comienza a decrecer, ya que los nuevos reclutas no logran llegar a la fuente de alimento, que esta saturada por los primeros reclutados, de modo que regresan al nido sin marcar un sendero químico, disminuyendo el reclutamiento.

Sin embargo, en *Pheidole* sp4 la curva no es tan descriptiva del modelo (Fig.1). Debido a que su distribución espacial varió durante las primeras horas de muestreo (Fig.2). Posiblemente se vio afectada por interacción competitivas interespecificas. De modo que los individuos de *Pheidole* sp4 fueron desplazados a otra estación donde si lograron actuar agresivamente y utilizar el recurso, he iniciar el reclutamiento masivo.

Durante el periodo de estudio *Camponotus sp1* no reclutó a las trampas. Entre las posibles razones que contribuyeron a ello se encuentran; la calidad del alimento, la distancia a que se encontraba la trampa de la colonia y la cantidad de recursos con que contaba la colonia en ese momento. Además interacciones interespecíficas de dominancia posiblemente no le permitieron visitar las trampas.

Es importante resaltar el hecho que los sistemas de comunicación en hormigas pueden variar en niveles taxonómicos (Hölldobler y Wilson, 1990). Es el caso observado en Dolichoderinae al comparar dos especies en dos momentos de muestreo. La especie 2 reclutó en masa, mientras que la especie 1 posiblemente se comunican por el sistema de "Corriendo en serie" que es un sistema mas lento. Lo anterior sugiere que la adopción de un sistema de reclutamiento constituye una adaptación de las especies a condiciones particulares del ambiente (Hölldobler y Wilson, 1990). Es conveniente recalcar el hecho que los sistemas de reclutamiento, están estrechamente ligados a la ecología de las especies. Por lo tanto, para entender los sistemas de reclutamiento hay que tener conocimiento pleno de la ecología de las especies.

La alta abundancia de *Pheidole sp1*, ejemplificada por la alta visitación a las estaciones, posiblemente muestre la dominancia de esta especie sobre las otras, o al contrario el grado de dominancia de las otras especies sobre *Pheidole sp1*. Se deben tomar más observaciones de las interacciones de las especies en el momento en que visitan las hormigas visitan las trampas, para determinar las relaciones competitivas con las otras especies que visitaron las trampas y el grado de agresividad de las especies.

Bibliografía

- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica
- Hölldobler, B y E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press, Massachusetts. 932 p.
- Janzen, D.H. 1991. Insectos. 631-637p. In D. Janzen (de.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Wilson, E.O. 1979. The Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge. 548 p.
- Möglich 1978. Citado por Hölldobler, B y E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press, Massachusetts. 932 p.
- Möglich, D. 1979. Citado por Hölldobler, B y E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press, Massachusetts. 932 p.

Cuadro No.1. Número de estaciones visitadas por las especies de hormigas atraídas por las trampas de atún, en la fila La Gamba, Golfito, Puntarenas.

Espece	Número de estaciones visitadas
Atta sp1	2
Camponotus sp1	2
Camponotus sp2	1
Camponotus sp3	3
Crematogaster sp1	3
Crematogaster sp3	2
Crematogaster sp4	2
Dolichoderinae sp1	6
Dolichoderinae sp2	1
Formicinae sp1	1
Formicinae sp2	2
morfo sp4	1
Odontomachus sp1	1
Pheidole sp1	18
Pheidole sp2	1
Pheidole sp3	3
Pheidole sp4	4
Pseudomyrmex sp1	6

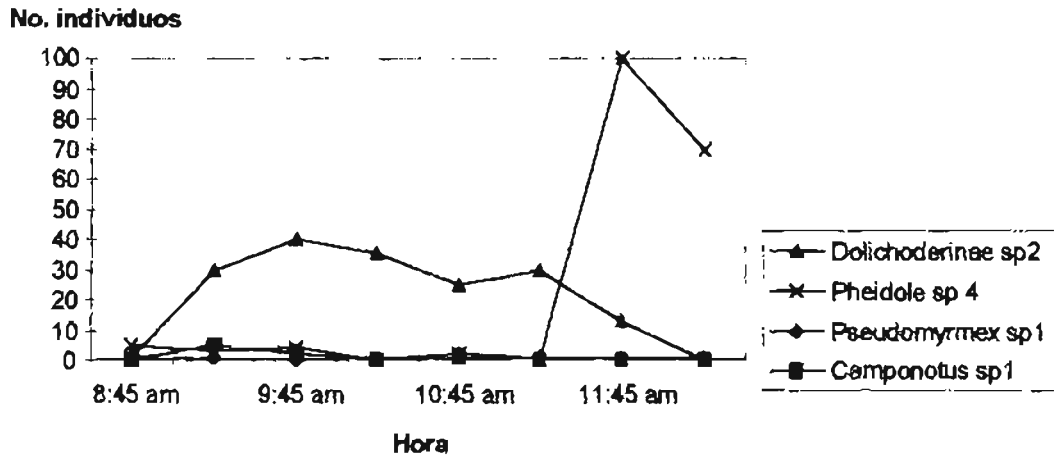


Fig.1 Reclutamiento en diferentes especies de hormigas en cuatro sitios de la Fila La Gamba

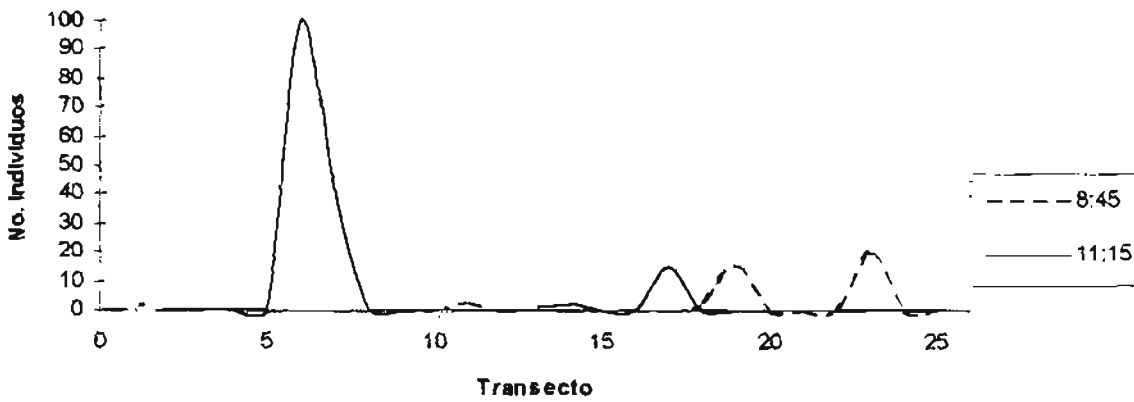


Fig.2 Distribución de Pheidole sp 4 en el transecto Fila La Gamba en dos momentos de muestreo

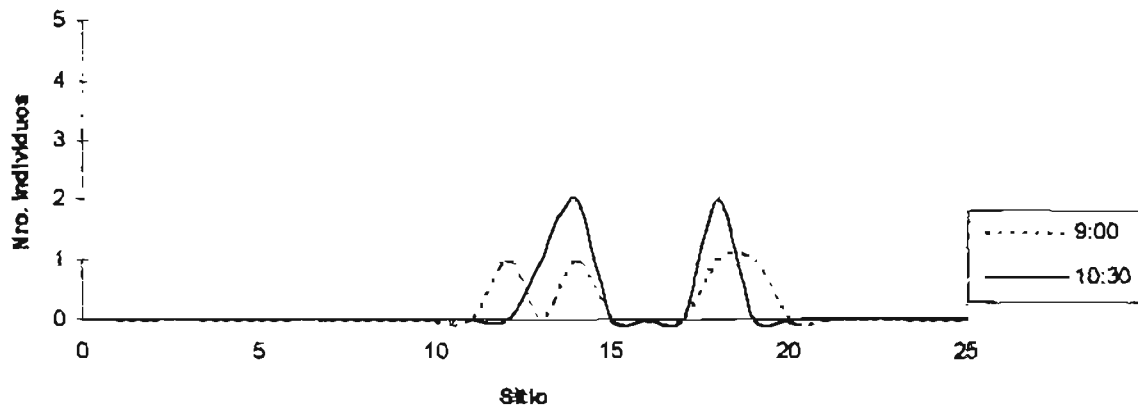


Fig.3 Distribucion de Pseudomyrmex sp1 en el transecto fila la Gamba en dos momentos de muestreo

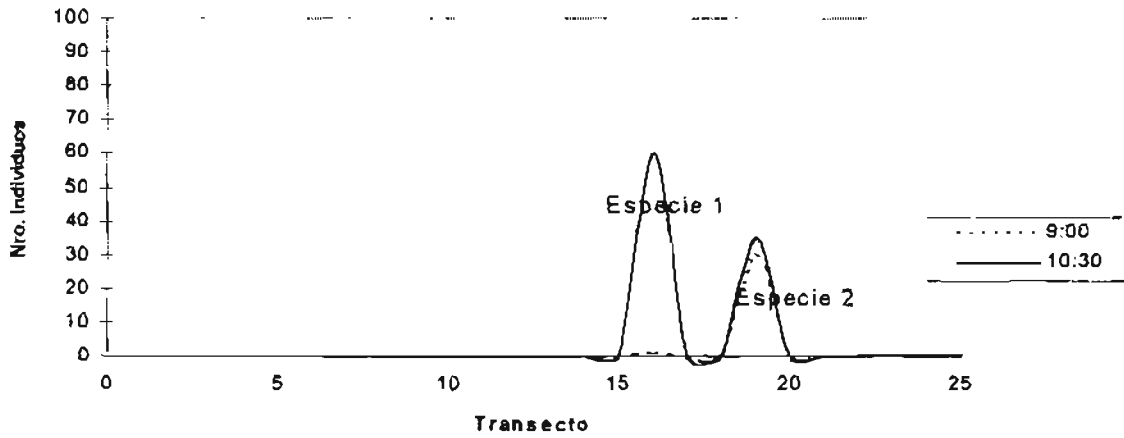


Fig. 4 Distribucion de dos especies de Dolichoderinae en el transecto Fila La gama en dos momentos de muestreo

Distribución y condiciones de preferencia de *Bufo marinus*, *B. melanochloris* (Bufonidae) y *Smilisca sordida* (Hylidae) en una quebrada.

John Vargas

Pablo Riva (Ed.), Harold Arias (Coord.)

La distribución, describe la situación de los individuos unos respecto a otros dentro de una población y en relación con las características del ambiente. Una especie tiende a distribuirse en grupos más que uniformemente, y la disposición cambia con las variaciones generales del entorno. (Bennett y Humphries, 1974)

Cada organismo tiene su juego inherente de tolerancias y requerimientos, así como la población tiene un juego similar, compuesto por el juego individual de cada uno de sus miembros. Si la tolerancia no es excedida, los individuos logran satisfacer la mayoría de sus necesidades y así se evitan depredadores y enfermedades garantizando la supervivencia. (Zug, 1993)

La estructura de la comunidad deriva de una combinación de factores abióticos y biótico. La naturaleza física de el ambiente, la composición de los recursos que explota la especie y la interacción de los miembros. En climas tropicales y boreales, en suelos rocosos o arenosos y en gran cantidad de otras características físicas las condiciones para las especies son reproducción y supervivencia. Los miembros de la comunidad también dependen fuertemente de que especies están disponibles para colonizar un área. (Zug, 1993).

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*, *B. 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 en Arias, 1995).

¿Cual es la distribución de estas especies?. ¿Que factores ambientales determinan dichos patrones?, ¿Existen realmente estos patrones y estas asociaciones?. Estas son algunas de las preguntas que el presente trabajo pretende reponder, así mismo se busca aportar mas información sobre la población de *B. melanochloris* de esta quebrada, ya que existen dudas sobre si en dicho sitio realmente existe esta especie o se trata de una nueva especie para Costa Rica (Segura, 1985).

MÉTODOS

El estudio se realizó los días 29 y 30 de enero de 1998 en la quebrada "La Cañaza", Golfito, Provincia de Puntarenas, Costa Rica.

Se escogieron tres sitios clasificados según su grado de alteración como 1) poco alterado con presencia de vegetación cerrada y poca cantidad de desechos, 2) muy alterado con vegetación abierta y presencia de pastos y 3) de condiciones intermedias con predominio de especies pioneras del género *Piper* y *Cecropia*. En cada sitio se estableció un transecto de 100 m. sobre el cual se contó el número de individuos presentes de *Bufo marinus*, *B. melanochloris* y *Smilisca sordida*. Cada transecto fue recorrido 2 veces por tres personas cada noche, iniciando a las 20:00 hrs. y el segundo treinta minutos despues de finalizado el primero.

Para cada individuo observado, se tomaron datos de ubicación a lo largo del transecto, tipo de vegetación, altura, velocidad de la corriente, cobertura del dosel y sustrato. La vegetación se clasificó en tres categorías, 1) vegetación a la orilla de la quebrada que caía sobre el cauce, 2) vegetación a la orilla de la quebrada que no caía sobre el cauce y 3) vegetación más allá de 10 cm de la orilla de la quebrada. La corriente se considero tipo 1) Remanso, 2) Corriente leve y 3) "Corriente fuerte". La cobertura del

dosel se estimó como 0%, 50% y 100%. Para el sustrato se consideró si el individuo estaba dentro o fuera del agua, si estaba sobre hojarasca, arena o vegetación.

En el análisis estadístico se utilizó el recuento con mayor número de observaciones por día, se analizó cada día por separado ya que los individuos no fueron marcados. Se realizaron pruebas de chi-cuadrado para determinar si existen preferencias entre proporción de individuos observados según sitios y características cuantificadas, Kolmogorov-Smirnov para evaluar las diferencias en la distribución de los individuos en los diferentes transectos y prueba de Kuskal-Wallis para detectar diferencias en la distribución de cada especie en los diferentes transectos de cada día.

La comparación de días y sitios según especie se hacen sin considerar a *B. marinus* pues se lograron muy pocas observaciones de esta especie.

RESULTADOS

En total se observaron 77 individuos el día 1, de los cuales 48 se encontraron en el sitio Alterado, 8 en el no alterado y 23 en el intermedio (fig. 1), se encuentran diferencias entre sitios en cuanto a individuos observados ($\chi^2=28.54$, $gl=2$, $p<0.001$), el día 2 tuvo un total de 136 observaciones, 45 en sitio alterado, 22 en no alterado y 69 en intermedio (fig. 2); los sitios difieren significativamente entre sí en cuanto a individuos observados ($\chi^2=88.21$, $gl=2$, $p<0.001$)

Se encuentran diferencias significativas entre el día 1 y el día 2 en cuanto a la proporción de individuos observados en cada sitio. ($\chi^2= 14.29869$, $gl=2$, $p=0.00078$), es importante resaltar que el número total de individuos observados en el sitio alterado ambos días es prácticamente el mismo, mientras que para el sitio no alterado e intermedio se da un considerable aumento, pasando de 8 a 22 individuos en el primer caso y de 23 a 69 en el segundo (fig. 3).

En cuanto a número de observaciones según especie en los dos días se tiene que para *Bufo marinus* se registraron 9 individuos todos en el día 2, para *B. melanocloris* se observaron en total 97 individuos y para *Smilisca sordida* un total de 107 individuos, el detalle por día se muestra en la figura 4. Para estos datos se encuentra diferencias significativas entre ambos días en cuanto a la proporción de individuos observados según especie ($\chi^2= 9.044035$, $gl=2$, $p=0.01087$).

A pesar de que no existen diferencias entre el número total de individuos para ambos días en el sitio alterado, si existen diferencias entre el día 1 y el 2 en cuanto a la proporción de individuos de cada especie para dicho sitio ($\chi^2= 10.57685$, $gl=1$, $p=0.00115$), de hecho es posible observar que la proporción de individuos se invierten de un día al otro (fig. 1).

En el caso del sitio no alterado no existen diferencias entre ambos días en cuanto a la proporción de individuos observados, ($\chi^2= 0.0852273$, $gl=1$, $p=0.77034$), pero si hay diferencias entre especies en cuanto a individuos observados para el día 2 ($\chi^2= 3.84$, $gl=1$, $p=0.05$), siendo la mas común *B. melanocloris*, (fig. 2) en cuanto al día 1 se observa una tendencia similar a la del día 2 (fig. 1) sin embargo las frecuencias esperadas para este caso son menores a 5 por lo que el análisis de chi-cuadrado no puede ser aplicado (Siegel, 1978).

La zona intermedia tampoco presenta diferencias significativas entre día 1 y 2 en cuanto a la proporción de individuos observados por especie (fig. 3; $\chi^2= 0.0058184$, $gl=1$, $p=0.93920$), así mismo no hay diferencias entre número de individuos de ambas especies de esta zona en el día 1 (fig. 1; $\chi^2= 1.09$, $gl=1$, $p=0.05$), sin embargo, si se encontraron diferencias significativas en cuanto a la cantidad de individuos por especie de este sitio, en el día 2, siendo *S. sordida* la especie predominante con un total de 42 individuos (fig. 2; $\chi^2= 21.4347$, $gl=2$, $p=0.001$).

No se encuentran diferencias significativas entre *B. melanocloris* y *S. sordida* en cuanto a la distribución de los individuos a lo largo de cada uno de los tres transectos analizados en el día 1 (fig. 6; Alterado: $D=0.30$, $p=n.s.$; No alterado: $D=0.20$, $p=n.s.$; Intermedio: $D=0.40$, $p=n.s.$), ni en el día 2 (fig 7; Alterado: $D=0.30$, $p=n.s.$; No alterado: $D=0.30$, $p=n.s.$; Intermedio: $D=0.40$, $p=n.s.$).

B. melanochloris no presenta diferencias entre los 3 sitios en cuanto a su distribución a lo largo de cada transecto, tales diferencias no se presentan ni para el día 1 (fig. 6; $H(2, N=30)=15.30701$, $p=0.0005$) ni para el 2 (fig 7; $H(2, N=30)=5.218364$, $p=0.0736$). En este mismo sentido *S. sordida*, si presenta diferencias significativas entre los distintos sitios y la distribución asociada en cada sitio para ambos días (fig. 6 y 7; Día 1: ($H(2, N=30)=15.30701$, $p=0.0005$); Día 2 ($H(2, N=30)=11.47550$, $p=0.0032$).

En cuanto al tipo de vegetación se observa una marcada preferencia por la de tipo 3 tanto en el día 1 ($\chi^2= 56.44$, $gl=2$, $p=0.000$) con un total de 44 individuos, como en el día 2 ($\chi^2= 128.30$, $gl=2$, $p=0.000$), donde se lograron 107 observaciones, lo anterior reforzado con el hecho de que la comparación de proporciones observadas en ambos días no difiere significativamente ($\chi^2= 1.052343$, $gl=2$, $p=0.58415$).

Los individuos del día 1 presenta marcada preferencia ($N=40$ vs 4 y 10) por la corriente tipo 2 ($\chi^2= 41.33$, $gl=2$, $p=0.000$) sin embargo no sucede lo mismo en el día 2 ($\chi^2= 0.2352$, $gl=2$, $p=0.05$), donde las frecuencias son prácticamente las mismas para cada tipo de corriente, a si mismo la proporción de ranas observadas en cada tipo de corriente difiere significativamente de un día para otro ($\chi^2= 28.30253$, $gl=2$, $p=0.000$), dándose una alternancia entre corriente leve en el primer día ($n=40$) y corriente rápida en el segundo ($n=48$; fig 5)

Finalmente, se encuentran diferencias entre la abundancia de individuos según el porcentaje de cobertura boscosa en ambos días (Día 1: $\chi^2= 28.00$, $gl=2$, $p=0.000$; Día 2: $\chi^2= 28.66$, $gl=2$, $p=0.000$), mientras que para el día 1 la mayor cantidad de individuos ($n=36$) se encuentran en la categoría de 0%, en el día 2 se observan frecuencias considerablemente altas tanto en 0% ($n=58$) como en 100% de cobertura boscosa ($n=61$) estos resultados permiten suponer que existen diferencias significativas entre días en cuanto a la proporción de individuos presentes en cada una de las categorías observadas ($\chi^2= 9.721487$, $gl=2$, $p=0.00775$).

DISCUSION

El mayor número de individuos observados en el sitio alterado coincide con los resultados tanto de Chaves (1995) como de Méndez (1997), al menos en cuanto a *S. sordida* se refiere, ambos autores concluyen que esta especie se adapta mejor a ambiente contaminados que a aquellos que no lo son, por otro lado Segura (1995) informa que no se encuentran diferencias en la cantidad de individuos de *B. melanochloris* en los transectos analizados, los cuales coinciden con los del presente estudio, en donde no se observaron diferencias significativas para el número de individuos.

A pesar de que en este trabajo no se contemplan observaciones concluyentes respecto a los factores que explican la preferencia de un sitio por la mayoría de los individuos, es evidente que el sitio alterado no solo presenta mayor frecuencia de individuos sino que se muestra alguna tendencia a la competencia entre *B. melanochloris* y *S. sordida*, ya que mientras en el día uno *S. sordida* es la más abundante, para el dos es *B. melanochloris* es quien domina. Mayor interés presentan estos datos si se toma en cuenta que el número de individuos total en ambos días no varió. Debe además considerarse que la competencia ha sido aceptada como el mayor factor biótico que define la estructura de una comunidad animal y que maneja la divergencia morfológica y comportamental entre especies similares o estrechamente relacionadas viviendo en el mismo hábitat (Zug, 1993). Lo anterior representa una pregunta interesante para futuras investigaciones.

Una tendencia de los datos para los sitios no alterado e intermedio, fue la de encontrar siempre un número mayor de individuos, de solamente una de las especies, en una aparente relación inversamente proporcional, dicha tendencia fue observada en anteriores investigaciones en la zona (Méndez, com. Pers.)

A pesar de que no se encuentran diferencias en cuanto a la distribución de las especies en los diferentes sitios analizados es rescatable la tendencia mencionada anteriormente. En este sentido es recomendable para futuras investigaciones planificar los muestreos de forma tal que se logre un "n" mayor para cada especie.

Las diferencias encontradas por sitio para *S. sordida* son explicadas por el hecho de que presentan un patrón de distribución agregado (Chaves, 1995), además de que es probable que esta especie este utilizando el tamaño de coro para evadir depredación (Chaves, 1995).

La alta frecuencia de individuos presentes en zonas donde la vegetación se encuentra alejada de la orilla, está estrechamente asociada, al menos en el caso de *S. sordida* por el hecho de que los machos suelen cantar desde rocas o bancos de grava (Duellman, 1970). Contrario a lo informado por Segura (1995), si se encuentran diferencias en la escogencia de sitio dependiendo de los datos físicos de la quebrada para el caso de *B. melanochloris*.

Finalmente la forma en que se clasificó y midió el tipo de corriente y cobertura, así como la variación que muestran los datos de un día a otro hacen pensar que estos parámetros no están aportando información que permita llegar a conclusiones valederas en cuanto a la preferencia de sitio de las diferentes especies, por lo que se recomienda modificar significativamente la metodología para la medición de estos parámetros.

BIBLIOGRAFIA

- Bennett, D. P. Y Humphries, D. A. 1974. *Introducción a la ecología de campo*. H. Blume Ediciones, Madrid, España. 228 pp.
- Chaves, G.A. 1995. Patrones de canto y distribución de *Smilisca sordida* (Anura, Hylidae). En : Bolaños, F. y Briceño, D. (De.). Curso de Biología de Campo. Golfit, Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica 138-142 pp.
- Duellman, W.E. 1970. The hylids frogs of Middle America. Vol. I y II. Museum of Natural History, University of Kansas, U.S.A. 753pp.
- Méndez, M. 1997. Análisis de la estructura de canto, tamaño de población y preferencia de percha en *Smilisca sordida* (Hylidae) en una quebrada. En : Bolaños, F.; Lobo, J. y Briceño, D. (ed.). Curso de Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica 127-133 pp.
- Siegel, S. 1978. *Estadística no paramétrica aplicada a la ciencias de la conducta*. Ed. McGraw-Hill Book, México, D.F. 345 pp.
- Zug, G.R. 1993. *Herpetology*. Academic Press, U.S.A. 527 pp.

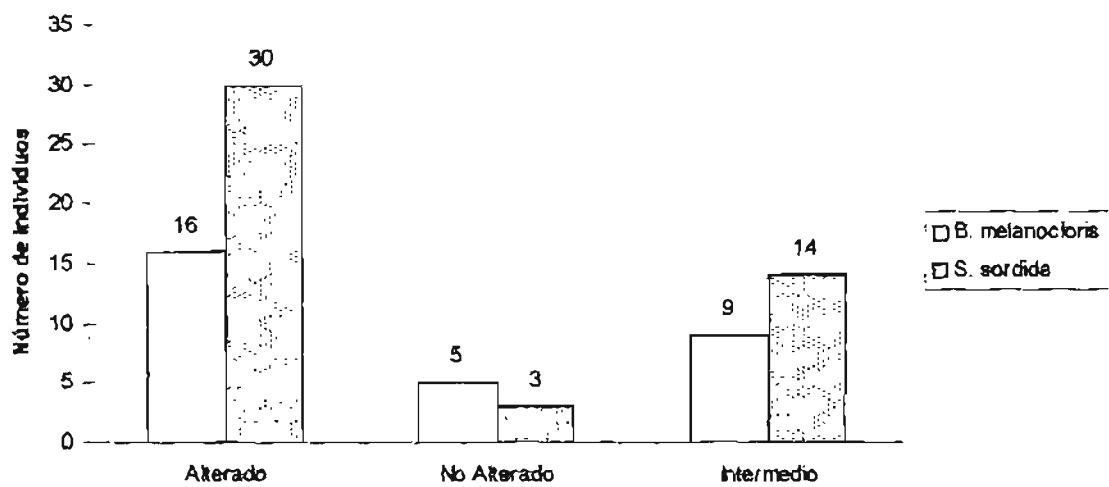


Figura 1. Número de individuos de cada especie por sitio, día 1

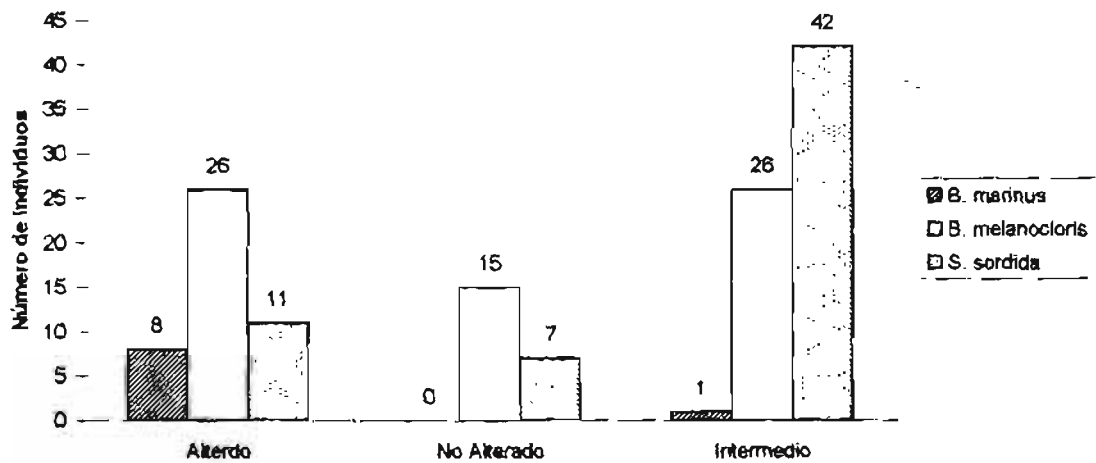


Figura 2. Número de individuos de cada especie por sitio, día 2

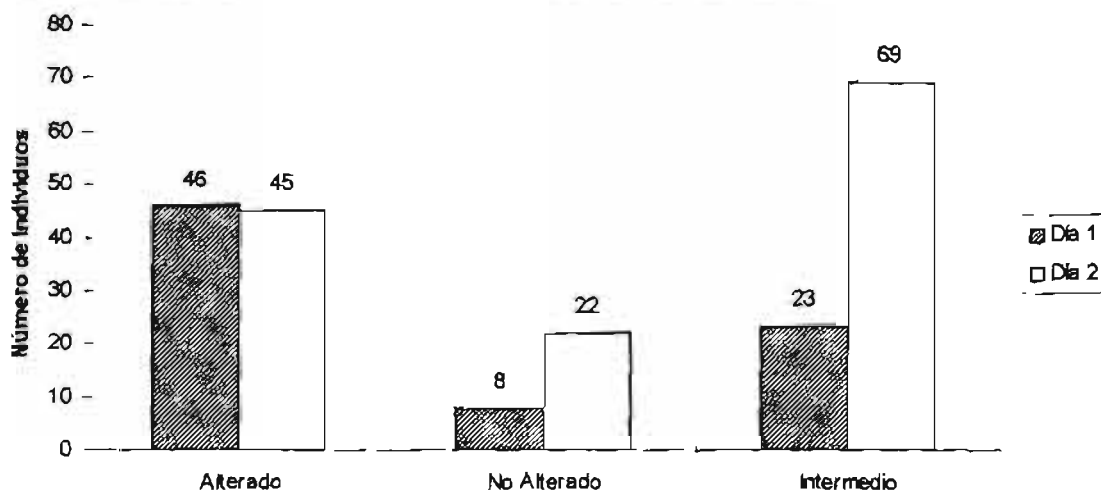


Figura 3. Número total de individuos por sitio en cada día de estudio

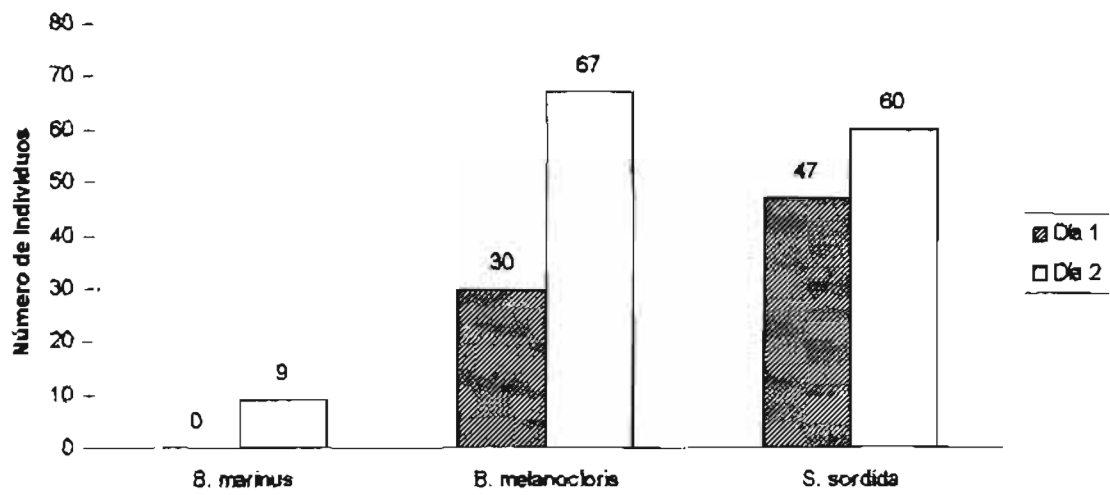


Figura 4. Número total de individuos por especie en cada día de estudio

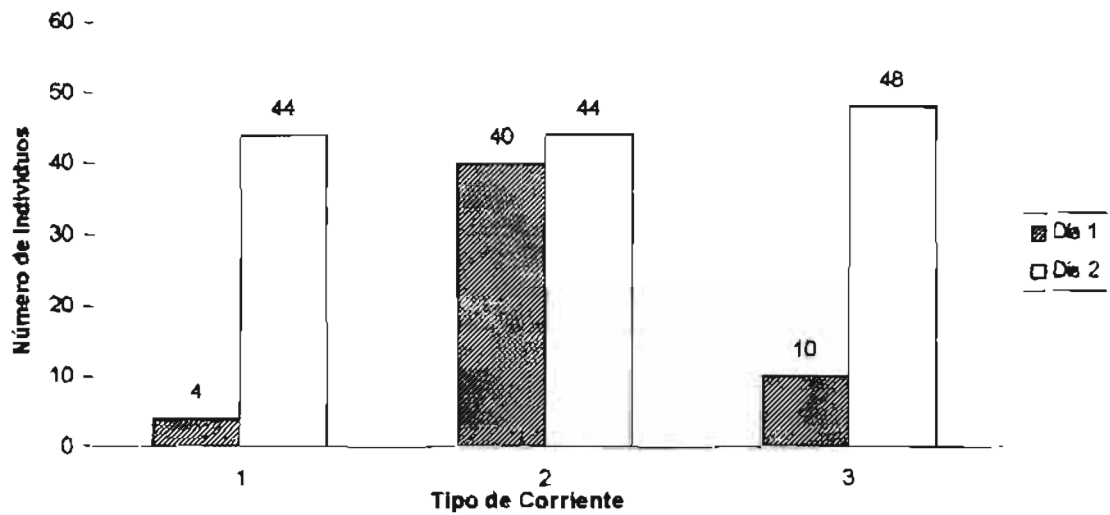


Figura 5. Número total de individuos para cada tipo de corriente en ambos días de estudio

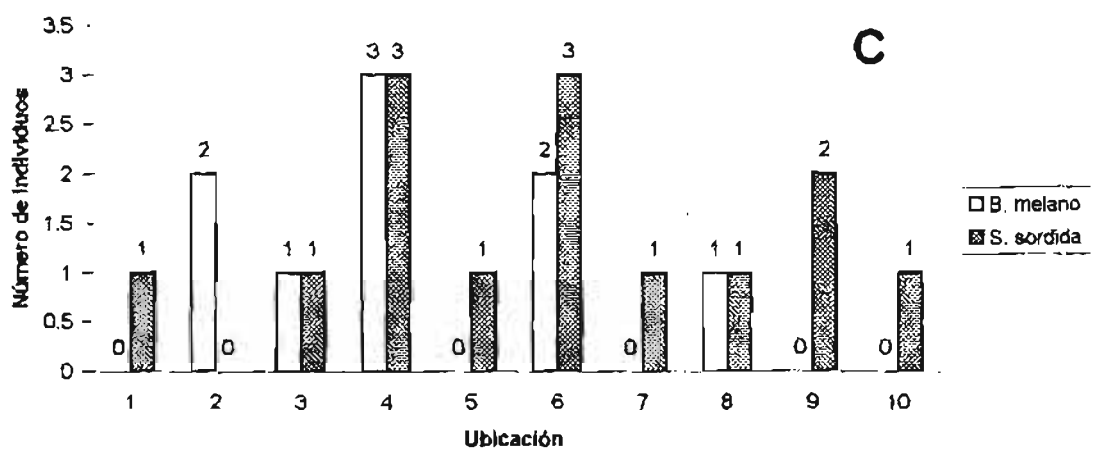
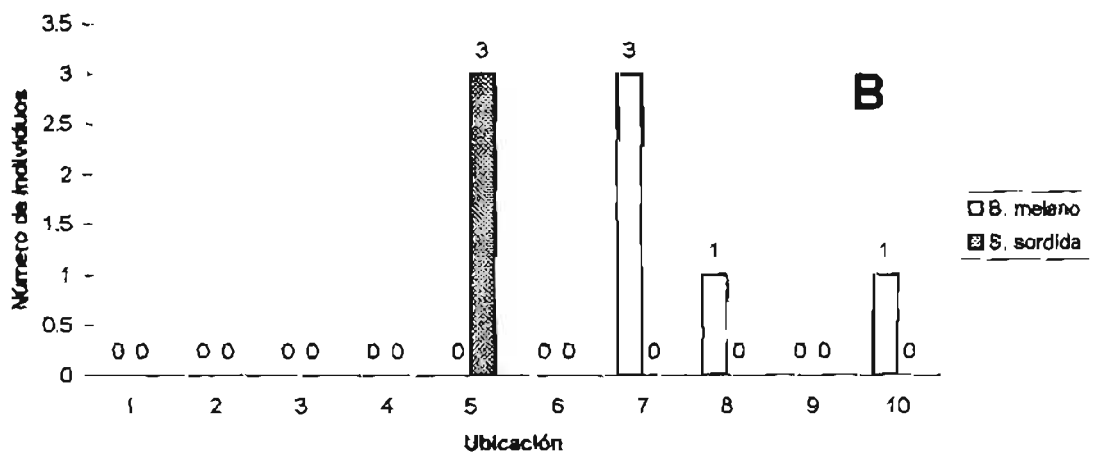
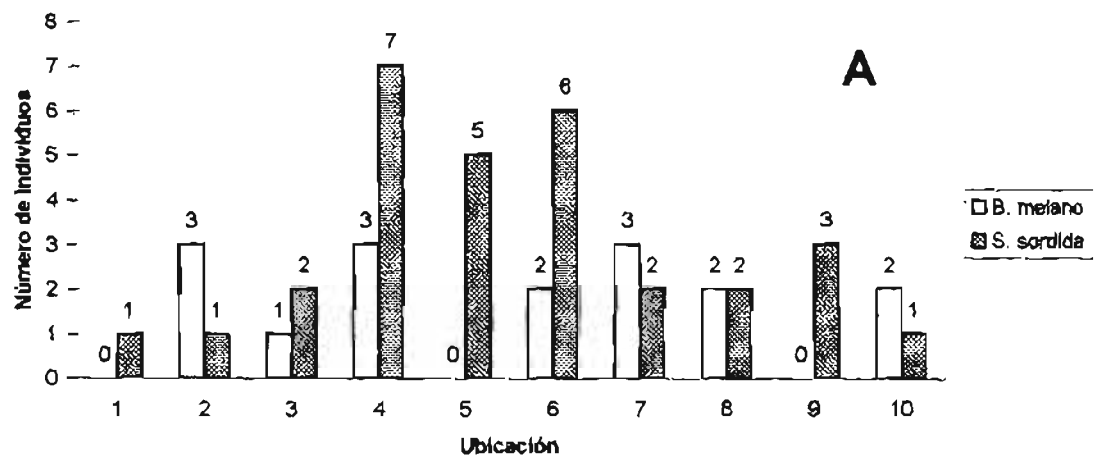


Figura 6. Distribución de las diferentes especies encontradas en los sitios a) Alterado, b) No alterado y c) Intermedio, para el día 1.

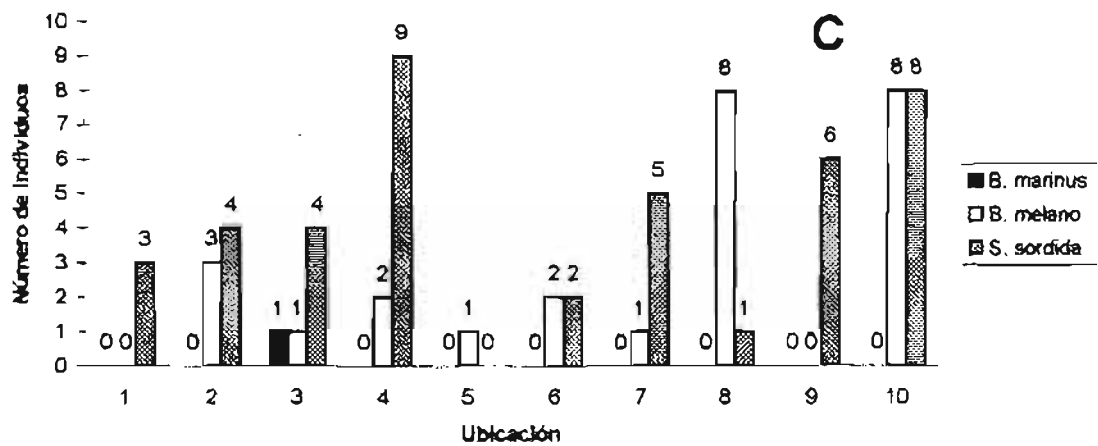
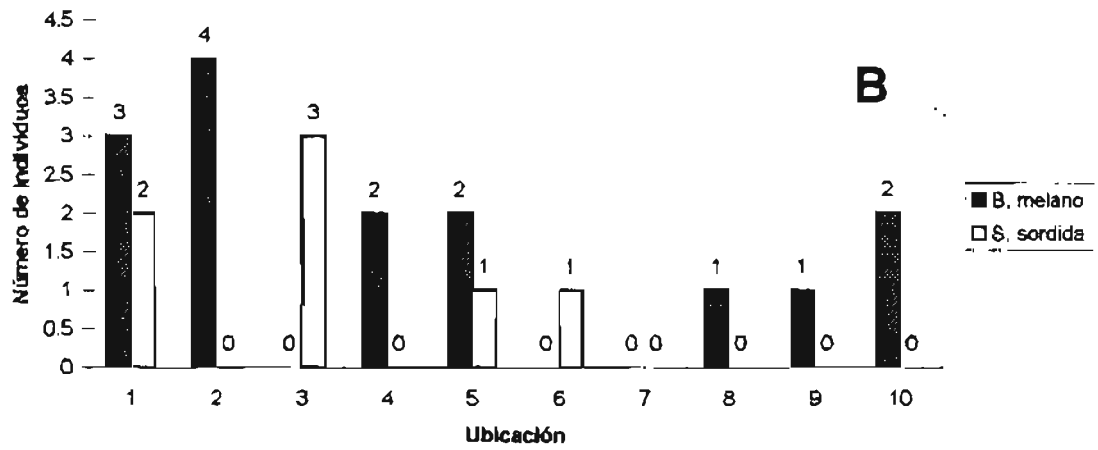
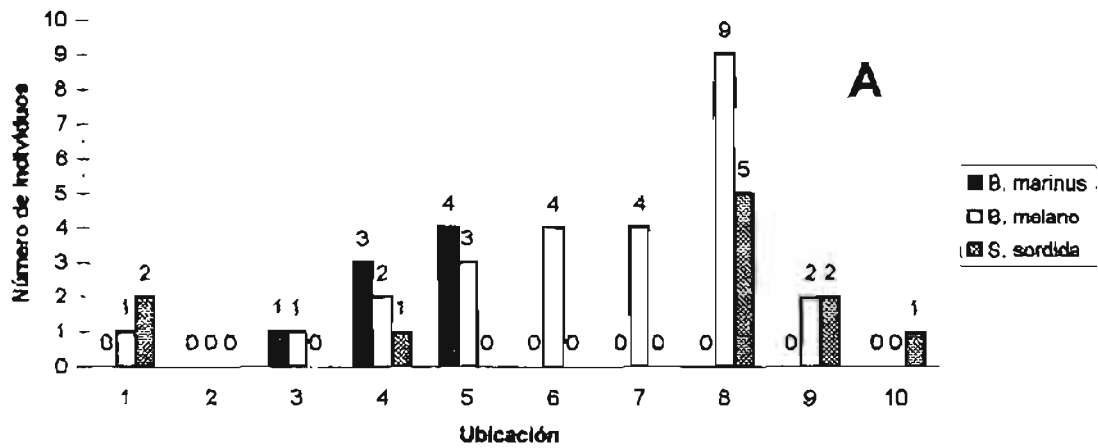


Figura 7. Distribución de las diferentes especies encontradas en los sitios a) Alterado, B) No alterado y C) Intermedio, para el día 2.

Proyectos Individuales

Distribución y abundancia de copépodos y cladóceros (Crustacea) en tres estaciones del manglar de Llano Bonito en Golfito.

Andrea Cordero Cordero

Situado en la costa pacífica de Costa Rica, el Golfo Dulce es un estuario tropical de gran profundidad, oceanográficamente único (Hartmann, 1993): Es de origen tectónico, y con una batimetría semejante a un fiordo (una cuenca interna con una pendiente pronunciada, una base plana de 215m de profundidad, y una cuenca externa con una profundidad máxima de 60m) (von Wangelin y Wolff, 1996; Wolff et al., 1996). Además por su topografía, la circulación del agua en su interior y su intercambio con aguas oceánicas son restringidas, asemejándose a fiordos de latitudes altas (von Wangelin y Wolff, 1996; Wolff et al., 1996), por lo que es uno de los tres sistemas tropicales que se conocen con estas características (von Wangelin y Wolff, 1996).

Sus costas están dominadas por pendientes fuertes rocosas y forestadas, con excepción de las pendientes deforestadas de Puerto Jiménez y las playas arenosas de la cuenca del río Coto Colorado (von Wangelin y Wolff, 1996; Wolff et al., 1996); como los ríos que desembocan en el golfo son pequeños y las pendientes de sus cuencas son pronunciadas, sus manglares están poco desarrollados (von Wangelin y Wolff, 1996; Wolff et al., 1996); sin embargo, por la baja productividad de sus aguas, la mayor parte de la vida en él depende de la alta productividad de sus manglares y estuarios, y entre estos se encuentran los manglares de Golfito (Hartmann, 1993).

Dentro de los ecosistemas acuáticos, los ecosistemas de manglar se caracterizan por una alta producción primaria: 370-450 gramos de Carbono por m² (Castro et al, 1991); ésta producción es provista no sólo por los árboles y arbustos que componen el manglar, sino también por la flora acuática (fitoplancton, micro y macro algas bénticas y algas epifíticas) (Hartmann, 1993). Los manglares son sitios importantes de crianza y desove de invertebrados (Hartmann, 1993) y de vertebrados, dentro de los que se encuentran las especies de peces de importancia comercial (Perry, 1988; Hartmann, 1993). Estos ecosistemas forman la base de una compleja "maraña" alimentaria la cual provee alimento para muchos invertebrados, peces y otros vertebrados (Hartmann, 1993), y un componente importante de esa gran maraña es el zooplancton (Raymont, 1983).

El zooplancton lo conforman productores secundarios de ambientes acuáticos, y habita en todas las capas del océano, por lo que es parte importante de muchos ecosistemas diferentes. Muchos de los organismos que forman parte del zooplancton sólo viven en él durante sus estadios larvales, éste grupo de organismos conforma el merozooplancton, en el que se encuentran larvas de moluscos, crustáceos, anélidos y peces. Los organismos que completan su ciclo de vida en las asociaciones del zooplancton constituyen el holozooplancton, en este grupo encontramos microcrustáceos como ostrácodos, anfípodos, cladóceros y copépodos, además de otros grupos como quetognatos y apendicularias (Raymont, 1983).

Los copépodos constituyen uno de los grupos más abundantes dentro del zooplancton, constituyen entre el 50 y el 90% de éste (Longhurst, 1985), son considerados los productores secundarios más importantes dentro de los ecosistemas pelágicos marinos en cuanto a biomasa y abundancia (Hopcroft, 1996) y son importantes dentro de los ecosistemas de manglar por que son el alimento de las larvas de peces que ovipositan allí, y por lo tanto su abundancia limita la de los peces (Turner et al., 1988). Por otro lado, los cladóceros son bacterioplanctívoros y son presa tanto de peces planctívoros como de larvas de peces (Turner et al., 1988); éstos al ser estacionales (Raymont, 1983) y sensibles a cambios físico-químicos (Morales com. pers.), son parte fundamental del estudio de un ecosistema acuático como el manglar.

Entre los objetivos de este trabajo está comparar la distribución y abundancia de copépodos y cladóceros entre la parte externa y dos zonas internas del manglar de Llano Bonito en Golfito y determinar la distribución en copépodos y cladóceros de acuerdo a las variables físicas del ambiente.

Métodos

AREA DE ESTUDIO

En el manglar de Llano Bonito en Golfito, provincia de Puntarenas, se establecieron 4 estaciones de muestreo: la estación A en la boca del manglar y las estaciones B, C y D en canales internos del manglar (Anexo 1). Las estaciones se fijaron por medio de un escaneador de puntos geográficos (GPS por sus siglas en inglés): la estación A se fijó a 8°38'20" latitud norte y 83°10'34.5" longitud oeste, la estación B a 8°38'22.6" latitud norte y 83°11'0.4" longitud oeste y se encuentra dentro del manglar en un área de paso hacia un grupo de casas donde dominan las especies *Rhizophora mangle*, *R. racemosa*, y se observa la presencia de *Avicennia* sp.; la estación C se fijó a 8°38'35.2" latitud norte y 83°11'2.1" longitud oeste. se encuentra en la parte interna del manglar en un área protegida de los efectos antropológicos, donde dominan *Rhizophora mangle* y *R. racemosa*; y la estación D se fijó a 8°38'39" latitud norte y 83°10'34" longitud oeste, donde se observa *Pelliciera rhizophorae* y dominan *Rhizophora mangle* y *R. racemosa*. Es importante señalar que las cuatro estaciones carecían totalmente de agua durante la marea baja, y que la columna de agua en este manglar se considera no estratificada (Morales com. pers.).

TOMA DE MUESTRAS

El muestreo, para este trabajo, solo tomó en cuenta las estaciones A, B y C; y se llevó a cabo en 3 periodos: el primero del 19 al 20 de enero, el segundo del 25 al 26 de enero y el tercer periodo el 2 y 3 de febrero. Muestreos horizontales de zooplancton se llevaron a cabo utilizando una red cónica tipo Hensen, de 0.49m de diámetro (boca), 4.5m de longitud y 280 micras de poro. Los muestreos tuvieron una duración de 5 minutos a una velocidad aproximada de 1 nudo (1n= 1,842km/h), y se llevaron a cabo, durante marea alta. El volumen de agua filtrada se calculó matemáticamente y se estandarizó a 29 m³.

Las muestras fueron fijadas en formalina al 5% y una vez en el laboratorio fueron lavadas con agua y fraccionados con un separador de plancton Folsom. Dependiendo de la cantidad de plancton, se fraccionó la muestra para obtener sub-muestras de 1/32, 1/64 y 1/128 del total de la muestra. El resto de la muestra fue conservada en alcohol al 70%. De cada submuestra se separaron los copépodos y cladóceros, que fueron identificados hasta género en un estereoscopio. Para los objetivos de ésta investigación se trabajó con 2 géneros de cladóceros: *Penilia* y *Evadne*, y 7 géneros de copépodos: *Corycaeus*, *Acartia*, *Temora*, *Paracalanus*, *Centropages*, *Pseudodiaptomus* y *Oithona*; los cuales fueron seleccionados por ser los más abundantes.

Además, para cada estación se tomaron los datos de temperatura con un termómetro ambiental, salinidad con un refractómetro y penetrancia de la luz con un disco de Secchi; y se estimó la cantidad de nubosidad, viento y oleaje.

ANALISIS ESTADISTICO

Para todas las pruebas estadísticas se tomó el número de individuos por metro cúbico (m³) (Andrew y Mapstone, 1987; Morales y Murillo, 1996; Chavarria com. pers.). Se utilizó pruebas de chi-cuadrado (χ^2) para determinar si hay diferencias dentro cada periodo entre los días en cuanto a las proporciones de individuos por género en cada estación; y para determinar si hay diferencias entre estaciones por día en cuanto a las proporciones de individuos de cada

género y en cuanto a la abundancia de individuos totales. Además con el género más abundante de copépodos y el más abundante de cladóceros se utilizó X^2 para determinar si hay diferencias en cuanto a las proporciones de individuos por estación y en cuanto a las abundancias totales por estación. El efecto del oleaje y el viento sobre la abundancia de copépodos y cladóceros se analizó también por medio de X^2 . Por otro lado, el efecto de la salinidad se analizó por medio de la correlación de Spearman; y el efecto de salinidad, temperatura y penetrancia de la luz con respecto a las abundancias totales por estación, por día, con una regresión múltiple. Además se utilizó el índice de similitud de Morisita para comparar las estaciones de los seis días en cuanto a las proporciones de individuos de los diferentes géneros, y con estos valores se realizó un análisis de conglomerados. Para observar el comportamiento de las abundancias y proporciones de los diferentes géneros entre días, periodos y estaciones, se utilizó un análisis de variancia (ANDEVA).

Resultados

Un total 8279 individuos fueron contados, de los cuales 1901 fueron cladóceros y 6378 fueron copépodos.

Para cada período las diferencias entre las estaciones de los dos días, en cuanto a las proporciones de individuos por género, fueron significativamente diferentes (cuadro 1), por lo que no fue posible agrupar los datos de los días por períodos.

Todas las pruebas X^2 que se utilizaron para evaluar las diferencias entre las estaciones de cada día en cuanto a las proporciones de individuos por género, dieron diferencias significativas (cuadro 2). Lo mismo ocurrió con las X^2 que evalúan las abundancias totales por estación por día (cuadro 3); para el día 1 las estaciones más abundantes fueron B y C, con un total de 530 individuos por m^3 (n/m^3) para cada una; los días 3, 5 y 6 tuvieron mayor densidad en la estación C con 1558, 2441 y 1366 n/m^3 respectivamente; el día 4 fue el único que tuvo una mayor densidad en la estación B para un total de 1233 n/m^3 y solamente el día 2 tuvo una mayor densidad en la estación A, para un total de 1285 n/m^3 . El día en el que se observó más abundancia de individuos en general fue en el día 5, con un total de 4077 n/m^3 .

En el análisis de conglomerados (fig.2), se observa mucha semejanza entre todas las estaciones en cuanto a la composición de género y a la distribución de individuos por género, sin embargo el único día que tiene similitudes fuertes entre sus estaciones es el día tres; y la estación 5C fue la menos semejante al resto.

En cuanto al oleaje, hubo diferencias significativas entre tipos de viento en cuanto a la abundancia de individuos ($X^2= 10018.98$, g.l.= 2, $p<0.0001$), la mayoría de los individuos se agruparon en oleaje nulo; y al analizar por aparte copepodos ($X^2= 10187.88$, g.l.= 2, $p<0.0001$) y cladóceros ($X^2=454.28$, g.l.= 2, $p<0.0001$), se observó la misma tendencia. También se observaron diferencias significativas entre tipos de viento en cuanto a la abundancia de individuos ($X^2= 711.87$, g.l.= 2, $p<0.0001$), agrupándose la mayoría en viento leve; la misma tendencia se observó al analizar solamente los copepodos ($X^2=1182.95$, g.l.= 2, $p<0.0001$), sin embargo los cladóceros se agruparon mayormente en el tipo de viento moderado ($X^2= 119.13$, g.l.= 2, $p<0.0001$).

No se encontró dependencia entre las variables salinidad, temperatura y penetrancia de la luz con respecto a la abundancia de individuos ($R^2=0.382$, $p<0.05$), sin embargo la temperatura ($\beta=-0.241$) y la penetrancia de la luz ($\beta=-0.615$) muestran una tendencia inversamente proporcional al número de individuos, mientras que la salinidad muestra una tendencia directamente proporcional ($\beta=0.401$). Los resultados de la R de Spearman mostraron que el efecto de la salinidad sobre el número total de individuos por día por estación, no fue significativo ($n=14$, $R=0.150$, $p=0.608$), sin embargo las estaciones A y B muestran una relación directamente proporcional (figs. 3 y 4), mientras que la C muestra una relación inversamente

proporcional (fig.5). Al analizar el efecto de la salinidad sobre el número de cladóceros por estación por día, tampoco fue significativo ($n=14$, $R=-0.490$, $p=0.075$), y en ninguna estación se observó una relación inversa o directa marcada; lo mismo ocurrió para copepodos ($n=14$, $R=0.300$, $p=0.297$). Con respecto a la temperatura, ésta osciló entre 30 y 33.5°C, por lo que su relación con la abundancia de individuos es muy leve.

El resultado del ANDEVA dió diferencias no significativas entre los géneros en cuanto a los períodos, las estaciones y los días dentro de cada período (cuadro 4). Para los géneros *Evadne*, *Acartia Temora* y *Penilia*, se observaron diferencias significativas entre períodos en cuanto a la proporción de individuos, pero las diferencias fueron no significativas por día y por estación (cuadro 4). Por otro lado, *Centropages* presentó diferencias significativas entre períodos y entre días por período en cuanto a la proporción de individuos, mientras que tuvo diferencias no significativas entre las estaciones (cuadro 4); y el género *Corycaeus*, *Oithona* y *Paracalanus* presentaron diferencias no significativas entre períodos, entre estaciones y entre los días por período, en cuanto a la proporción de individuos (cuadro 4).

En todas las estaciones de cada día, *Acartia* fue el género más abundante en general, y el más abundante de los copépodos; por otro lado *Evadne* fue el más abundante de los cladóceros y solamente en la estación 1A fue más abundante que *Acartia* (figs.6-11). *Acartia* presentó diferencias significativas entre las estaciones con respecto a la proporción de individuos por día ($X^2= 1181.79$, g.l.=10, $p<0.0001$), así como diferencias significativas entre estaciones en cuanto a la abundancia de individuos ($X^2= 859.021$, g.l.= 2, $p<0.0001$), siendo más numerosa la estación C. *Evadne* también presentó diferencias significativas entre las estaciones en cuanto a la proporción de individuos por día ($X^2= 684.813$, g.l.= 10, $p<0.0001$) y entre estaciones en cuanto a la abundancia de individuos ($X^2=138.37$, g.l.= 2, $p<0.0001$), siendo más numerosa la estación A.

Dos de los géneros en estudio tuvieron comportamientos muy diferentes a los demás: *Penilia* estuvo totalmente ausente durante el primer período de muestreo y su abundancia bajo considerablemente en el último período (figs.6-11); y *Pseudodiaptomus* tuvo abundancias muy bajas: solamente estuvo presente durante el primer período en la estación C (figs.3 y 4) y durante el tercer día en la estación A (fig.5)

En general, se puede observar que el comportamiento de los datos fue dominado por las altas densidades de *Acartia*, que tuvo su mayor densidad en la estación 5C (fig.10); y el comportamiento de los datos para cladóceros fue dominado por *Evadne*, el cual tuvo su mayor densidad en la estación 4B (fig.9) y tuvo una notable disminución en su densidad a partir del tercer período (figs.10 y 11).

Discusión

Los resultados de esta investigación confirmaron que hay diferencias significativas dentro de la misma estación en días consecutivos (cuadro1), hay diferencias significativas entre las estaciones en un mismo día (cuadros 2 y 3) y en todo el período de muestreo (fig.2). Para tratar de explicar estos resultados, se toman en cuenta las variables ambientales.

Se ha demostrado que los procesos físicos como el desplazamiento y la mezcla del agua por las mareas y la mezcla inducida por los vientos juegan un papel importante en la distribución del zooplancton (Fernández et al. 1993, Farber-Lorda et al. 1994, Flagg et al. 1994 en Wiafe, 1996); el viento actúa sobre el mar causando movimientos de olas y corrientes que son transmitidas hacia abajo por la turbulencia (Wiafe, 1996) y esto puede llegar a producir la formación de celdas de Lagrangian, las cuales explican la formación de parches en el zooplancton (Haury et al., 1978 en Alldredge y Hamner, 1979). Por todo esto fue importante a considerar el

oleaje y el viento; sin embargo se esperaba una preferencia por oleaje y viento moderados, y se observó una tendencia marcada de los organismos a permanecer en oleaje nulo y en viento leve y por lo tanto estos factores no explican las diferencias en abundancias entre estaciones ni entre días. Según Mann y Lasier (1991), en Wiafe (1996), los procesos de mezcla son las características más dinámicas dentro de las regiones costeras; y sin embargo según este último autor, no puede afirmarse que las mezclas inducidas por mareas y por viento sean las únicas responsables de la variación temporal en las asociaciones del plancton; se debe considerar también las relaciones biológicas típicas de estas asociaciones (Morales com. pers.)

El resultado de la regresión múltiple mostró que no hay dependencia entre el número de individuos y las variables de temperatura, salinidad y penetrancia de la luz. En cuanto a la penetrancia de la luz se vio una tendencia a una relación inversamente proporcional con respecto a la abundancia de individuos, sin embargo no se sabe con certeza si este efecto se debe a alta cantidad de seston o a la sedimentación causada por los ríos que desembocan en el manglar (Morales com. pers.). Se conoce, para otros ecosistemas, que un alto contenido de sedimentos producen una disminución en la abundancia de copepodos (Morales y Murillo, 1996), como una consecuencia directa en la disminución de la herbivoría (Paffenhöfer 1972, Arrunda et al., 1983 en Morales y Murillo, 1996).

Con respecto a la temperatura, las variaciones fueron tan leves que la relación es demasiado baja y por eso ésta no explica la variación en la abundancia; lo mismo ocurre con respecto a la salinidad. Esto era de esperar en sistemas donde la columna de agua está bien mezclada, lo que hace que las gradientes horizontales de temperatura y salinidad no influyan de manera importante en la estructura de las asociaciones de zooplancton (Haury et al. 1990; en Wiafe, 1996). Aunque según Calef y Grice (1967), los cambios en la salinidad producen variaciones importantes en la abundancia de cladóceros, no se observó esta tendencia ninguna de las estaciones; aún así, es interesante observar que la abundancia máxima de cladóceros (estación B, fig.9) no corresponde con la salinidad máxima de esa estación (fig. 4), pero una de las menores abundancias (estación C, fig.6) sí corresponde con una de las salinidades más bajas para esa estación (fig.3), esto sugiere una tendencia que no es reforzada por los resultados de las correlaciones probablemente por el corto tiempo de muestreo.

En general se puede decir que las variables ambientales incluidas en ésta investigación no explican los cambios observados a través del período de estudio, y se puede especular diciendo que los cambios son debidos a factores biológicos que no están siendo observados (Morales com. pers.), como depredación (Greve, 1994, Pomeroy, 1994 en Wiafe, 1996), competencia, mortalidad (Giske et al., 1994 en Wiafe, 1996) y migración vertical diaria (Lampert, 1989 en Wiafe, 1996); y que juegan un papel importante en el control de la distribución y abundancia del zooplancton (Lasker, 1981 en Morales y Murillo, 1996).

El comportamiento de los géneros a través del período de estudio es interesante, y se puede observar en los resultados del ANDEVA; pero solamente puede ser explicado conociendo la biología de las especies, es decir hay que investigar acerca de sus hábitos alimenticios, reproductivos, migratorios, estacionales, etc.

De los copépodos, *Pseudodiaptomus* presentó el interesante comportamiento de tener una abundancia escasa y efímera, por lo cual no pudo ser incluido dentro de los análisis estadísticos; pero este comportamiento podría explicarse por que éste copepodo es altamente migratorio (Walter, 1986), y su migración vertical puede tener un efecto sobre su abundancia; aun si consideramos que la columna de agua de este manglar es no estratificada (Morales. com. pers.).

Los cladóceros, debido a su reproducción partenogenética (Raymont, 1983), pueden exhibir explosiones de crecimiento poblacional y así dominar efímeramente el zooplancton

(Paffenhöfer, 1983; Onbe, 1985; en Turner et al., 1988), de lo cual se observaron tendencias durante los dos primeros períodos de muestreo (figs.6-9), donde este grupo fue muy abundante.

En general en el manglar en estudio no se observó una alta diversidad de especies; de los géneros con que se trabajó *Acartia* fue el más abundante. Hay varias explicaciones biológicas para este resultado tan evidente. Son pocas las especies que pueden adaptarse a un ambiente tan fluctuante como el de un estuario y por es común observar pocas especies numéricamente dominantes (Kimmerer, 1987); sin embargo *Acartia* tiene ciertas particularidades que le han ayudado a través de la evolución a permanecer allí y explotar el ambiente de una forma muy exitosa: los cambios drásticos de temperatura no le afectan (Paffenhöfer y Stearns, 1988), tiene la capacidad de huir de los peces planctívoros (Paffenhöfer y Stearns, 1988) y básicamente se mantienen en los estuarios por medio de la migración vertical (Kimmerer, 1987) y por que es allí donde se encuentra mayor cantidad del fitoplancton del cual se alimenta (Paffenhöfer y Stearns, 1988). Algunos autores sugieren que *Acartia* se agrega cerca del fondo durante el día en estuarios de poca profundidad (Vecchione, 1991), sin embargo Vecchione (1991) ha encontrado la mayor densidad de individuos en columnas de agua no estratificadas, como Golfo; y ésto puede ser la causa de su alta densidad en todas las muestras.

Sería erróneo tratar de describir la estructura dinámica del zooplancton en este manglar con los datos de éste trabajo (Morales com. pers.); lo que sí fue posible fue caracterizar la composición y medir los cambios a corto plazo, sin embargo para empezar a entender el zooplancton es necesario adentrarse en su biología, realizar estudios a largo plazo y controlar eficientemente los cambios en las variables ambientales involucradas en el comportamiento de sus poblaciones.

Literatura

- Andrew, N.L. y B.D. Mapstone. 1987. *Sampling and description of spatial pattern in marine ecology*. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 25:39-90.
- Aldredge, A.L. y W.M. Hamner. 1980. *Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current*. E. y L.M.S. 10:31-37.
- Calef, G.W. y G.D. Grice. 1967. *Influence of the Amazon River outflow on the ecology of the western tropical Atlantic II. Zooplankton abundance, copepod distribution, with remarks on the fauna of low salinity areas*. J. Mar. Res. 25:84-94.
- Castro, P. y M.E. Huber. 1991. *Marine Biology*. Mosby Year Book, Inc. St. Louis. 592pp.
- Hartmann, H.J. 1993. *The Golfo Dulce Marine Environment*. En preparación.
- Hopcroft, R.R. y J.C. Roff. 1996. *Zooplankton growth rates: diel egg production in the copepods: Oithona, Euterpina and Corycaeus from tropical waters*. Journal of Plankton Research, 18 (5): 789-803.
- Kimmerer, W.J. y A.D. McKinnon. 1987. *Zooplankton in a marine bay. I. Horizontal distributions used to estimate net population growth rates*. Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol.41: 43-52.
- Longhurst, A.R. 1985. *Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean*. Deep sea Res. 32:1535-1570.

- Morales, A. y M.M. Munillo. 1996. *Distribution, abundance and composition of coral reef zooplankton, Cahuita National Park, Limón, Costa Rica*. Rev. Biol. Trop., 44(2): 619-630.
- Paffenhöfer, G.A. y D.E. Steams. 1988. *Why is Acartia tonsa (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments?* Mar. Ecol. Prog. Ser. 42:33-38.
- Perry, D.M. 1988. *Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove*. Ecology, 69(4): 1064-1075.
- Raymont, J.E.G. 1983. *Plankton and productivity in the oceans*. Volumen 2. Segunda edición. Pergamon Press. Great Britain. 824pp.
- Turner, J.T., P.A. Tester y R.L. Ferguson. 1988. *The marine cladoceran Penilla avirostris and the "microbial loop" of pelagic food webs*. Limnol. Oceanogr. 32 (2): 245-255.
- Vecchione, M. 1991. *Long-term trends in the abundance of the copepod Acartia tonsa in the Cacao estuary*. Contributions in Marine Science 32:89-101.
- Von Wangelin, M. y M. Wolff. 1996. *Comparative biomass spectra and species of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya, Pacific coast of Costa Rica*. Rev. Biol. Trop., 44(3): 135-155.
- Walter, T.C. 1986. *The zoogeography of the genus Pseudodiaptomus (Calanoida: Copepoda)*. Syllogeus 58: 502-508.
- Wiafe, G. y C.L.J. Frid. 1996. *Short-term temporal variation in coastal zooplankton communities: the relative importance of physical and biological mechanisms*. Journal of Plankton Research 18(8):1485-1501.
- Wolff, M., H.J. Hartmann y V. Koch. 1996. *A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica*. Rev. Biol. Trop., 44, Suppl. 3: 215-231.

	Estaciones	χ^2	g.l.	p
I	1A-2A	45.69	6	0.0000
I	1B-2B	25.48	5	0.0001
I	1C-2C	21.98	7	0.0026
II	3A-4A	258.28	8	0.0000
II	3B-4B	290.60	7	0.0000
II	3C-4C	88.09	7	0.0000
III	5A-6A	26.50	7	0.0004
III	5B-6B	43.22	7	0.0000
III	5C-6C	52.72	7	0.0000

Cuadro 1. Resultados de χ^2 entre las estaciones para los dos días de cada periodo, para evaluar las diferencias en cuanto a las proporciones de individuos por género.

Día	χ^2	g.l.	p
1	273.46	14	0.0000
2	158.88	14	0.0000
3	52.98	16	0.0000
4	93.94	14	0.0000
5	160.35	14	0.0000
6	95.24	14	0.0000

Cuadro 2. Resultado de χ^2 por día para evaluar las diferencias entre estaciones en cuanto a las proporciones de individuos de los diferentes géneros.

Día	χ^2	g.l.	p
1	80.01	2	0.0000
2	777.10	2	0.0000
3	114.90	2	0.0000
4	143.22	2	0.0000
5	1417.67	2	0.0000
6	296.32	2	0.0000

Cuadro 3. Resultado de χ^2 por día para evaluar las diferencias entre las estaciones en cuanto a la abundancia de total de individuos.

Género	ANDEVA
<i>Evadne</i>	
Periodo	F(2,10)= 9.408; p=0.005
Estación	F(2,10)= 0.773; p=0.467
Día	F(3,10)= 1.256; p=0.341
<i>Corycaeus</i>	
Periodo	F(2,10)= 1.899; p=0.200
Estación	F(2,10)= 0.863; p=0.451
Día	F(3,10)= 0.765; p=0.539
<i>Centropages</i>	
Periodo	F(2,10)= 8.600; p=0.007
Estación	F(2,10)= 0.843; p=0.459
Día	F(3,10)= 5.872; p=0.014
<i>Acartia</i>	
Periodo	F(2,10)= 4.971; p=0.032
Estación	F(2,10)= 2.206; p=0.161
Día	F(3,10)= 0.985; p=0.447
<i>Penilia</i>	
Periodo	F(2,10)= 16.143; p=0.001
Estación	F(2,10)= 1.177; p=0.348
Día	F(3,10)= 3.330; p=0.065
<i>Oithona</i>	
Periodo	F(2,10)= 0.352; p=0.709
Estación	F(2,10)= 0.672; p=0.525
Día	F(3,10)= 2.556; p=0.085
<i>Temora</i>	
Periodo	F(2,10)= 4.075; p=0.036
Estación	F(2,10)= 0.158; p=0.855
Día	F(3,10)= 1.475; p=0.269
<i>Paracalanus</i>	
Periodo	F(2,10)= 0.926; p=0.418
Estación	F(2,10)= 0.511; p=0.610
Día	F(3,10)= 2.236; p=0.118
Total	
Periodo	F(2,146)= 71130.307; p=0.056
Estación	F(2,146)= 28176.310; p=0.314
Taxa	F(8,146)= 653920.767; p=0.000
Día	F(3,146)= 18448.746; p=0.516

Cuadro 4. Resultado de ANDEVA por género y ANDEVA con el total de individuos.

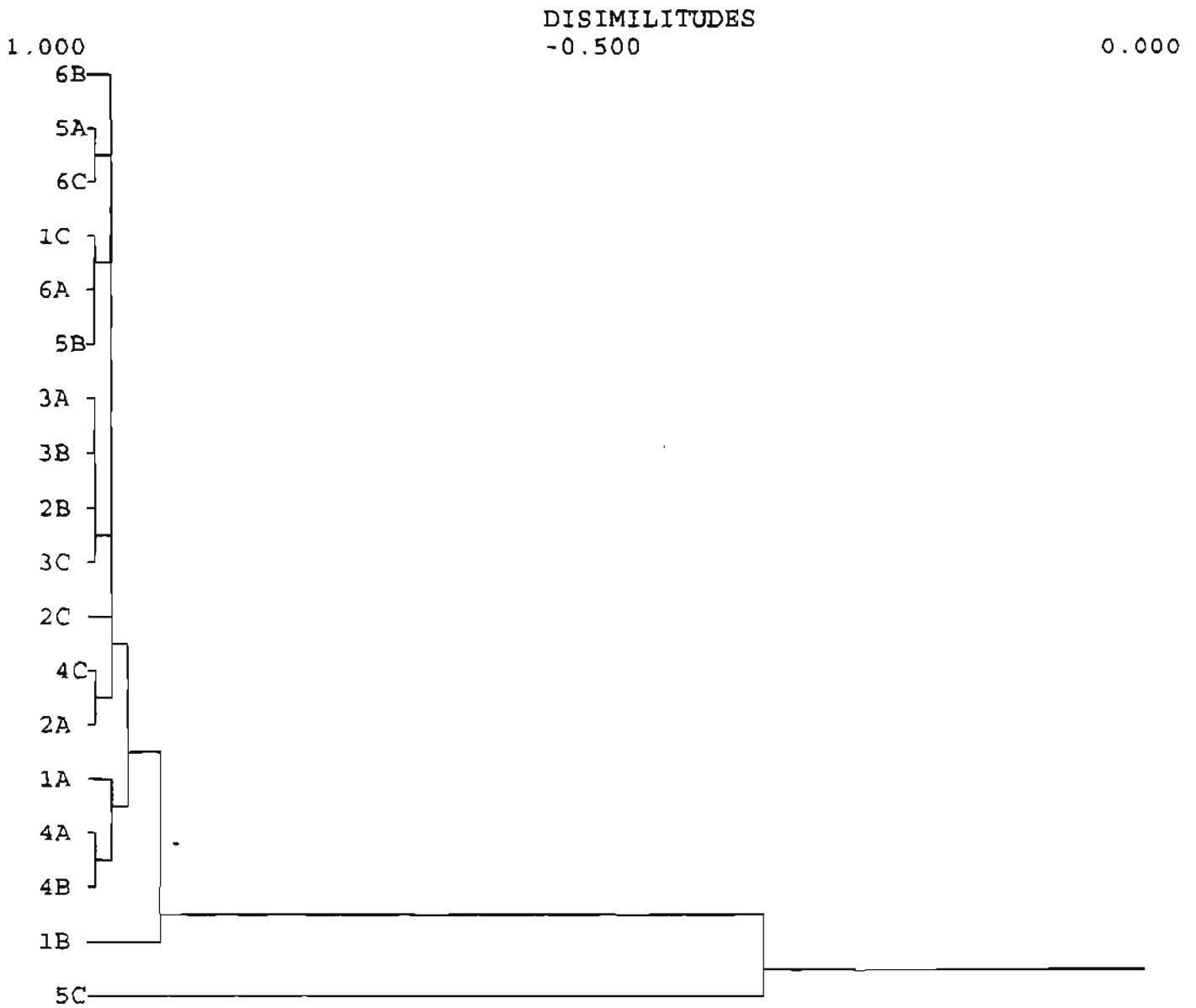


Figura 2. Análisis de conglomerados entre las diferentes estaciones

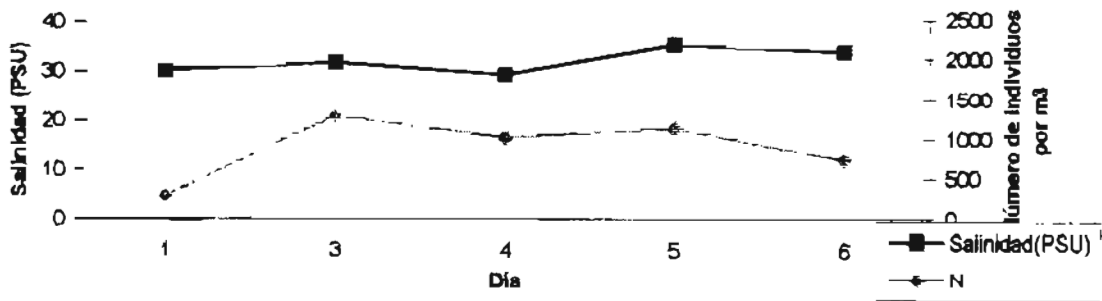


Figura 3. Variación en la abundancia de cladóceros y copépodos con respecto a la salinidad en la estación A.

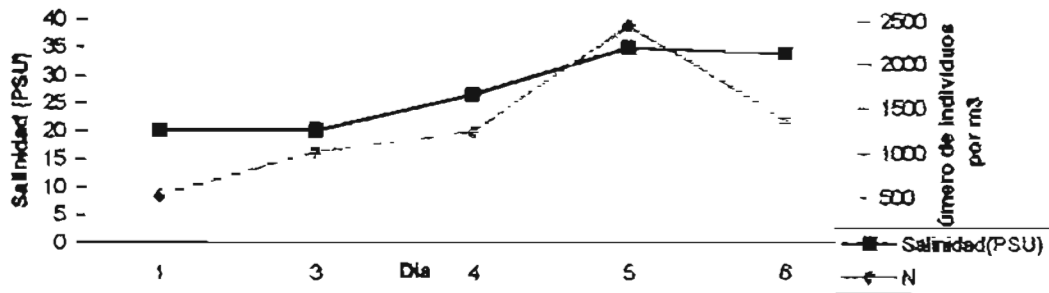


Figura 4. Variación en la abundancia de cladóceros y copépodos con respecto a la salinidad en la estación B.

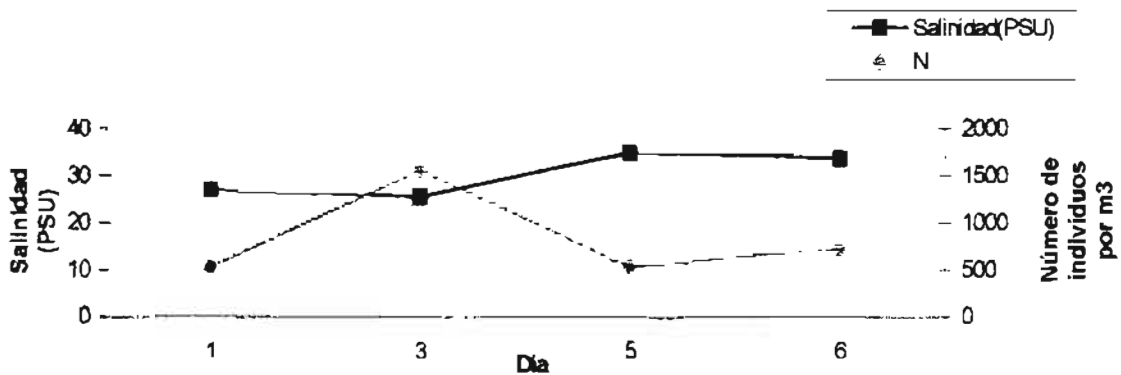
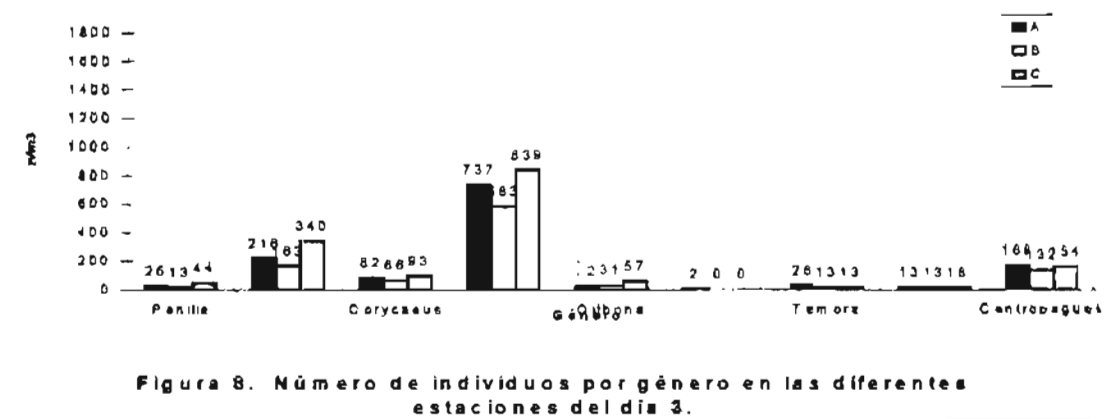
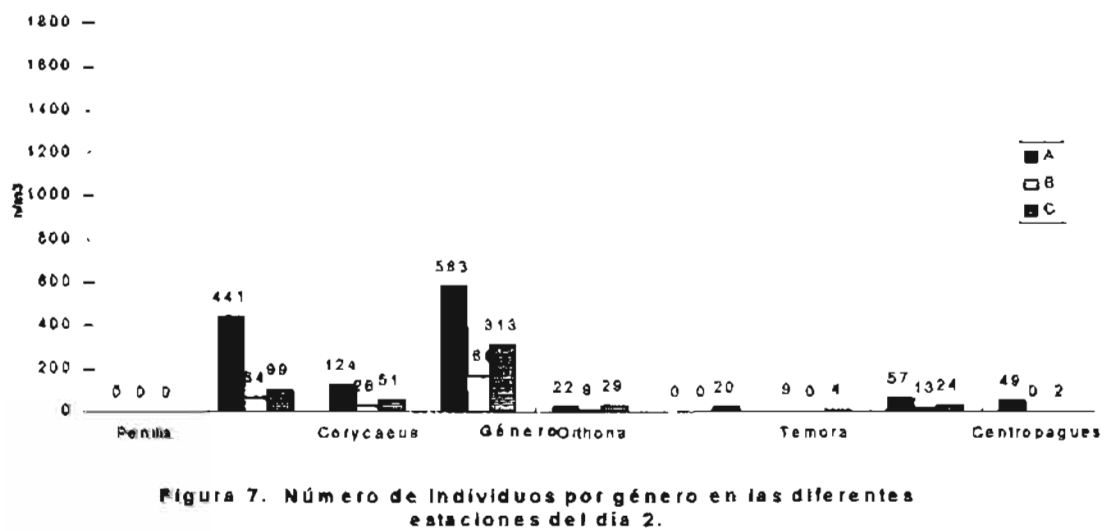
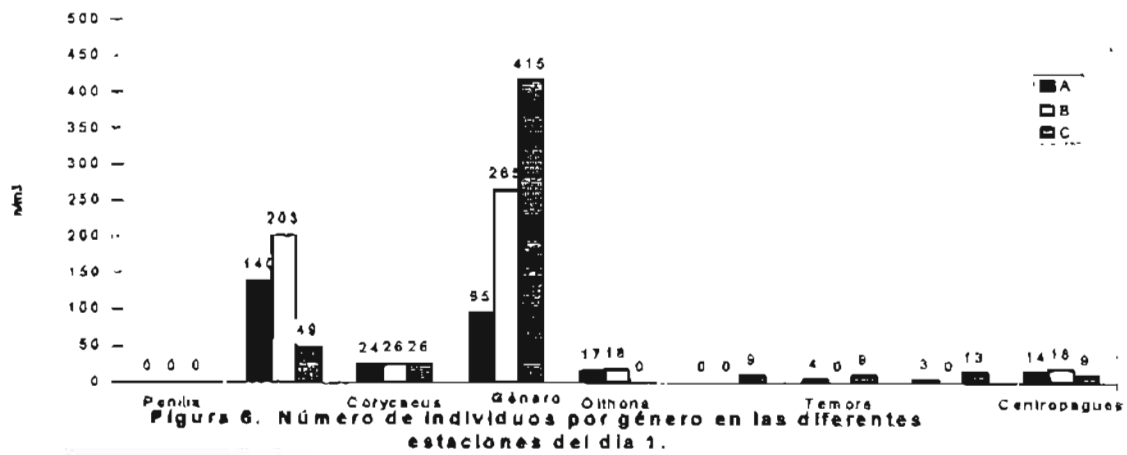


Figura 5. Variación en la abundancia de cladóceros y copépodos con respecto a la salinidad en la estación C.



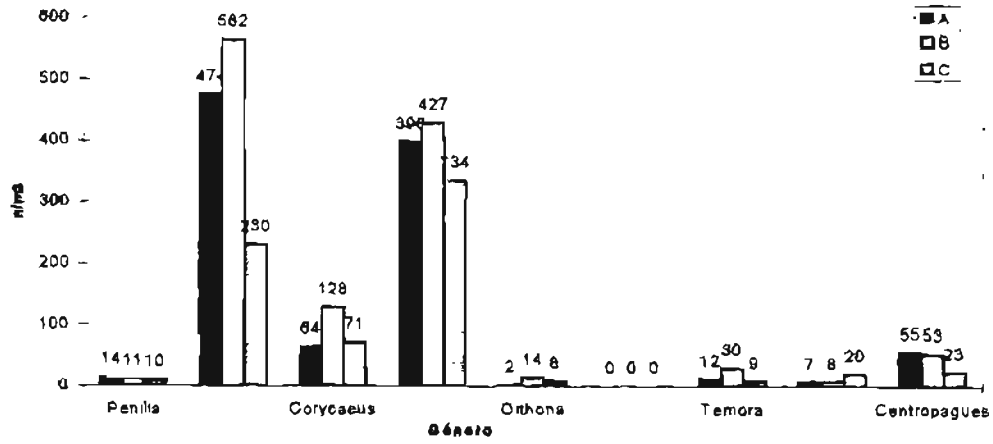


Figura 9. Número de individuos por género en las diferentes estaciones del día 4.

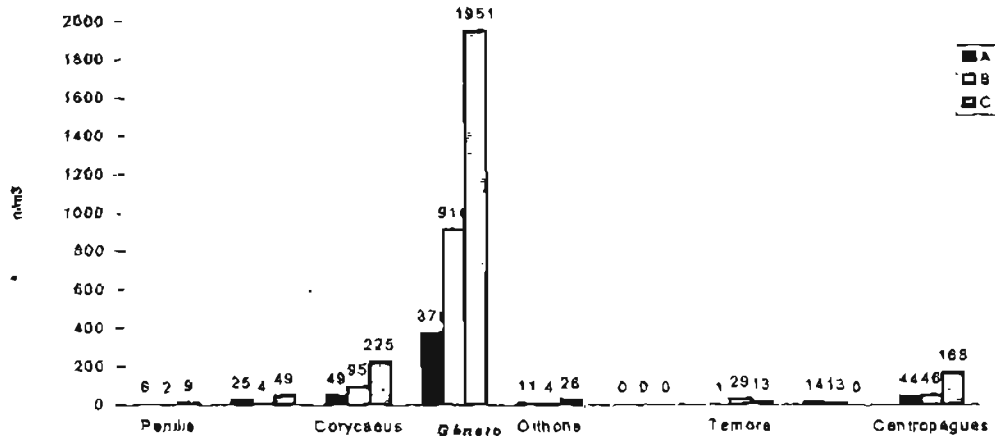


Figura 10. Número de individuos por género en las diferentes estaciones del día 8.

Comparación de la composición y abundancia de larvas de crustáceos , en una zona interior y exterior de un manglar en Golfo, Puntarenas

Claudia Muñoz Espinoza

El estuario se puede definir como un cuerpo de agua costero, semicercado, que tiene libre comunicación con el mar, y en el cual el agua de mar es moderadamente diluida con el agua fresca proveniente del drenaje continental (Cameron y Pritchard, 1963; D'Croz y Martínez, 1982). La estratificación está referida a su salinidad, porque en los estuarios es típico que la densidad del agua esté determinada principalmente por la salinidad más que por la temperatura (Pickard y Emery, 1982). El flujo de entrada y de salida de agua al y del estuario están dinámicamente asociados, de esta forma, mientras un incremento en el flujo del río tiende a disminuir la salinidad de la masa de agua del estuario, al incrementarse el flujo de agua marina, causa un incremento de la salinidad (Pickard y Emery, 1982). Por otro lado, los estuarios están fuertemente afectados por la actividad de las mareas (D'Croz y Martínez, 1982; Hossfeld, 1996) y presentan una baja salinidad (Hossfeld, 1996).

La transición entre las comunidades marinas y de agua dulce, convierte a los estuarios en ecotonos, donde es alta la riqueza de especies, debido a que el sistema recibe inmigrantes de ambas comunidades (Collinvaux, 1991). Los estuarios resultan ser uno de los ecosistemas marinos más productivos de la biosfera (D'Croz y Martínez, 1982; Hossfeld, 1996). La principal causa de esta productividad es que actúan como una trampa de nutrientes, alojando una gran cantidad de organismos fotosintéticos, principalmente fitoplancton, y a la periodicidad y fluctuación de las mareas (D'Croz y Martínez, 1982). Son ejemplos de estuarios la desembocadura de los ríos, las bahías costeras, los marismas, los manglares y las extensiones de agua detrás de las playas que forman barreras costeras (D'Croz y Martínez, 1982).

Los manglares son ecosistemas muy importantes desde el punto de vista ecológico, debido a que presentan una de las más altas tasas de productividad primaria bruta del mundo (Schaffer-Novelli, 1983), alcanzando tasas de 370-450 gr. de C. m⁻² año⁻¹ (Castro y Huber, 1992). Sin embargo, su importancia no se debe exclusivamente a ello, ya que juegan un papel ecológico fundamental como áreas de crianza de estadios larvales y juveniles (Austin, 1971; Odum y Heald, 1972; D'Croz y Kwiecinski, 1980; Krishnamurthy y Jeyaseelan, 1981; Milwald, 1982; Bell et al., 1984; Blaber, Young y Dunning, 1985; Robertson y Duke, 1987, citados por Szelistowski, 1990) y zonas reproductivas de especies marinas y estuarinas como moluscos, crustáceos y peces (Jeyaseelan y Krishnamurthy, 1980; Araya, 1984; Little, Reay y Grove, 1988; Yañez-Arancibia et al., 1988, citados por Szelistowski, 1990).

La composición del zooplancton de estuarios es variada y puede estar representada por formas meropláncticas y holopláncticas, generalmente neríticas. Como otros estuarios, el zooplancton estuarino es usualmente más abundante, pero menos diverso que el zooplancton nerítico (Riley, 1967; Raymond, 1983). Sin embargo, en los estuarios tipo fiordo, los que se diferencian de la mayoría de estuarios por su mayor profundidad y poca influencia oceánica, es común encontrar un número considerable de plancton oceánico (Kaartvedt y Svendsen, 1995). El meroplancton de las zonas estuarinas es más diverso que el holoplancton, el cual presenta una baja diversidad, pero las pocas especies encontradas tienen una alta densidad (Raymond, 1983), aunque en estuarios de muy baja salinidad puede ocurrir que el meroplancton domine las poblaciones de zooplancton (Raymond, 1983).

El meroplancton está constituido por estadios larvales de invertebrados, tales como: moluscos, equinodermos, crustáceos y poliquetos, que temporalmente forman parte del zooplancton; también se asocian al meroplancton los huevos y larvas de peces (Alvaro Morales, Com. Per.). El holoplancton está constituido por grupos dentro del zooplancton cuyo ciclo de vida ocurre completo dentro de la asociación pláncica (Alvaro Morales, Com. Per.).

Las comunidades zoopláncticas del Golfo Dulce son de gran importancia dentro de la dinámica trófica del área (Wolff et al., 1996). Estas sufren cambios estacionales durante la época seca y la lluviosa, observándose dos picos de abundancia durante la época lluviosa (junio y noviembre), mientras

que la mínima población se observa durante el final de la época seca y principio de la lluviosa (Hartmann, 1995)

El objetivo general de este estudio es comparar la composición y abundancia de larvas de crustáceos (Orden *Decapoda*), en una región interna y externa en un manglar en Golfito, Golfo Dulce, Costa Rica.

El objetivo específico es:

1.- Conocer si existe un gradiente de distribución de larvas de *Decápodos* (estadios larvales mysis y zoeas) en el manglar de Golfito.

Metodología

Área de estudio 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 (aprox. 215 m), ya que debido a su morfología, ocurre un limitado intercambio entre sus masas de aguas y el océano (Hebbeln et al., 1996; Wolff et al., 1996). El estudio se realizó en un manglar situado muy cerca del muelle de Golfito. La longitud de Golfito, de lado a lado, es aproximadamente 3.4 km.

Se establecieron tres estaciones de muestreo: una en la boca del manglar (Estación a) y dos al interior del manglar (Estaciones b y c), ambas separadas aproximadamente por 500 m (Anexo 1). Se realizaron muestreos durante seis días; se agruparon en tres periodos: 19 y 20 de enero, 25 y 26 de enero; y finalmente, 02 y 03 de febrero. Se realizaron arrastres horizontales con una red Hensen, cónica, de 0.49 m de abertura, 4.5 m de largo y 280 μm de poro, por cinco minutos a una velocidad aproximada de un nudo. Los muestreos se realizaron siempre en marea alta.

Cada estación fue posicionada por medio de un GPS (Geographical Position System), con un error de 100-300 m; se midieron en cada estación la temperatura del agua con un termómetro ($^{\circ}\text{C}$) y la penetrancia de luz con el Disco Secchi. En cada estación se tomó una muestra de agua para determinar la salinidad (PSU, unidades particulares de salinidad) con un refractómetro de mano (Salt Refractometer), marca Sper Scientific 300011, 0 a 100 pptw/ATC. Además se hicieron anotaciones cualitativas de otras variables como nubosidad, oleaje y viento.

Las muestras de zooplancton fueron fijadas en una solución formalina-agua de mar al 5%. Posterior al muestreo, se lavaron las muestras con agua y se conservaron en etanol al 70%. En el laboratorio, cada muestra fue fraccionada usando un separador de plancton Folsom (Figura 8). La alícuota a analizar fue determinada de acuerdo a la cantidad de zooplancton observado. Por lo general, las submuestras correspondieron de 1/16 a un 1/128 de la muestra total. Se cuantificaron sólo los estadios larvales mysis y zoea (Orden *Decapoda*). El volumen de agua filtrada se estandarizó a 29 m^3 . La concentración se expresó en número de individuos m^{-3} .

Resultados

Durante el primer día de muestreo (19/01/98), se cuantificaron 128 individuos m^{-3} , de los cuales aproximadamente un 19% estuvo representado por mysis y un 81% correspondió a zoeas (Figura 2), mientras que el segundo día de muestreo (20/01/98), se cuantificaron 121 individuos m^{-3} , de los cuales aproximadamente un 18.2% correspondió a mysis y un 81.7% a zoea (Figura 3).

Durante el tercer día de muestreo (25/01/98) se cuantificaron 385 individuos m^{-3} , de los cuales aproximadamente un 54% estuvo representado por mysis y un 46% correspondió a zoeas (Figura 4), mientras que el cuarto día de muestreo (26/01/98) se cuantificó un total de 228 individuos m^{-3} , de los cuales aproximadamente un 28.1% estuvo representado por mysis y un 71.9% correspondió a zoeas (Figura 5).

Finalmente, el quinto día de muestreo (02/02/98) se cuantificaron 1258 individuos m^{-3} , de los cuales aproximadamente un 5.6% estuvo representado por mysis y un 94.4% correspondió a zoeas

(Figura 6), mientras que durante el sexto día de muestreo (03/02/98) se cuantificaron 288 individuos m^{-3} , de los cuales aproximadamente un 9.4% correspondió a mysis y un 91% a zoeas (Figura 7)

Se realizaron pruebas Chi-cuadrado¹ para determinar si existían diferencias en la abundancia de individuos de ambos estadios larvales (mysis y zoea) en un mismo periodo de muestreo (dos días). Los resultados indicaron que no existen diferencias significativas en la abundancia de individuos en el primer periodo ($X^2_{dc}=4.01$, 1 g.l., $p=0.05$; $X^2_{indm}=0.0164$, 1 g.l., $p=0.898$) y el tercer periodo ($X^2_{dc}=0.21$, 1 g.l., $p=0.6468$; $X^2_{indm}=5.49$, 1 g.l., $p=0.0191$). Si se determinaron diferencias significativas en la abundancia de individuos en el segundo periodo de muestreo ($X^2_{dc}=19.16$, 2 g.l., $p<0.05$); $X^2_{indm}=39.04$, 2 g.l., $p<0.05$).

Se realizaron Pruebas G de Heterogeneidad para determinar si la distribución de mysis y zoeas en las tres estaciones del manglar era homogénea, o si existían diferencias en un mismo periodo de muestreo. Los resultados indicaron que hubo diferencias significativas en la distribución de zoeas en el primer ($X^2_{dc}=49.3$, 2 g.l., $p<0.05$; $X^2_{indm}=39$, 2 g.l., $p<0.05$) y segundo periodo de muestreo ($X^2_{dc}=13.3$, 2 g.l., $p<0.05$; $X^2_{indm}=61.1$, 2 g.l., $p<0.05$), mientras que en el tercer periodo de muestreo ocurre una discrepancia entre los resultados obtenidos con datos crudos ($X^2_{dc}=207.2$, 2 g.l., $p<0.05$) y concentración (individuos m^{-3}) ($X^2_{indm}=3.5$, 2 g.l., $p>0.05$).

En el caso de mysis, se observaron diferencias significativas en la distribución en las tres estaciones de muestreo durante el primer periodo de muestreo ($X^2_{dc}=30.7$, 2 g.l., $p<0.05$; $X^2_{indm}=15.12$, 2 g.l., $p<0.05$) y no hubo suficiente evidencia para determinar diferencias significativas en el tercer periodo de muestreo ($X^2_{dc}=3.5$, 2 g.l., $p=0.174$; $X^2_{indm}=4.65$, 2 g.l., $p=0.978$). En el segundo periodo ocurrió una discrepancia entre los resultados obtenidos para determinar la distribución de mysis entre estaciones de muestreo con datos crudos ($X^2_{dc}=4.2$, 2 g.l., $p=0.123$) y concentración (individuos m^{-3}) ($X^2_{indm}=13.68$, 2 g.l., $p>0.05$).

Se realizaron pruebas Chi-cuadrado para determinar si la distribución y abundancia de individuos de mysis y zoeas, durante cada día de muestreo fue homogénea o si existían diferencias significativas. En el caso de zoeas, los resultados obtenidos en términos de individuos m^{-3} o datos crudos indicaron que durante los seis días de muestreo hubo diferencias significativas en la abundancia y distribución de individuos entre las tres estaciones de muestreo ubicadas en la boca (Est. a) y zona interna del manglar (Estaciones b y c). En el caso de mysis, hubo evidencia de diferencias significativas en la abundancia y distribución de individuos entre las tres estaciones de muestreo ubicadas en la boca y zona interna del manglar durante el segundo (20/01/98), tercero (25/01/98), cuarto (26/01/98) y quinto día de muestreo (02/02/98). Por otro lado, durante el primer día de muestreo (19/01/98), ocurrió una discrepancia entre los resultados obtenidos con datos crudos ($X^2_{dc}=31.09$, 2 g.l., $p<0.05$) y concentración (individuos m^{-3}) ($X^2_{indm}=73$, 2 g.l., $p=0.026$). Finalmente, durante el sexto día de muestreo (03/02/98) no hubo evidencia suficiente ($X^2_{dc}=5.06$, 2 g.l., $p=0.0796$; $X^2_{indm}=0.9$, 2 g.l., $p=0.637$), para determinar diferencias significativas en la abundancia y distribución de mysis entre estaciones.

El cuadro 1 muestra las condiciones ambientales al momento de cada muestreo, en cada estación del manglar. Las Figuras 9 y 10 muestran las fluctuaciones de la temperatura superficial del agua ($^{\circ}C$) y la salinidad (unidades particulares de salinidad).

Se realizaron análisis de Kruskal-Wallis e índices de correlación de Spearman (Cuadro 2) para observar el grado de asociación entre las diferentes variables. Se encontraron tendencias de asociación entre mysis y fecha de muestreo [$H(5, N=18)=10.62$, $p=0.060$], mysis y estación [$H(2, N=18)=1.296$, $p=0.523$], zoea y los dos primeros días de muestreo [$H(1, N=6)=0.827$, $p=0.048$]. Los resultados de los índices de correlación de Spearman indicaron una asociación entre la salinidad y la concentración de zoeas ($r_s(0.05(2), 15)=0.671$), y la fecha de muestreo ($r_s(0.05(2), 15)=0.587$). No se observó una asociación entre la temperatura, la penetrancia de luz (Disco Secchi) y las concentraciones de zoeas y mysis.

¹ Debido a diferentes consideraciones en el uso de la información para realizar el análisis estadístico Chi-cuadrado (evaluar frecuencias), a continuación se mostrarán los resultados obtenidos con datos crudos y en concentraciones de individuos ($ind\ m^{-3}$), cuyos resultados se expresarán como X^2_{dc} y X^2_{indm} , respectivamente.

Discusión

Las discrepancias en el uso de la información para realizar pruebas Chi-cuadrado, se fundamentan en la representatividad y significancia estadística de analizar alícuotas de la muestra original, en este caso a partir de un fraccionador de Folsom y la posibilidad de amplificar la muestra y de esta forma, no obtener resultados estadísticamente comparables. Debido a la sugerencia anterior se utilizaron concentraciones de mysis o zoeas, en términos de individuos m^{-3} y datos crudos, sin amplificar. Las diferencias entre ambos análisis aparecen con fracciones mayores o iguales a 1/64 de la muestra total.

El objetivo general de este estudio fue comparar la composición y abundancia de larvas de crustáceos (Orden *Decapoda*), en una región interna y externa en un manglar en Golfito, en base a que los sistemas estuarinos constituyen realmente el área de maduración de las postlarvas y donde además éstas adquieren hábitos bentónicos (Martínez, 1993).

La distribución y abundancia de las especies estuarinas pueden ser afectadas por factores bióticos y abióticos. Los primeros se relacionan con la depredación, la competencia intra e interespecífica (Lasker, 1981) y las fuentes de alimento. Los segundos, se relacionan con cambios fisicoquímicos tales como temperatura, concentración de O_2 disuelto, salinidad, sedimentos, corrientes, luz, entre otros. Generalmente, la fluctuación del medio fisicoquímico de este ecosistema es causada por el flujo de las mareas, la turbulencia y la descarga de agua dulce, siendo la salinidad el factor más influenciado por las fluctuaciones del medio (Díaz-Zaballa y Gaudy, 1996). En relación a los resultados obtenidos, es posible observar una asociación entre la disminución y el aumento de la concentración de individuos m^{-3} colectados en las estaciones de muestreo y el nivel de salinidad al momento del muestreo (Figuras 3, 4, 5, 6 y 8). Dagg (1995), señala que la disminución en la salinidad causada por el flujo de agua dulce, provoca un considerable decremento en la densidad del zooplancton estuarino, por lo que la persistencia de altas densidades de zooplancton en los estuarios está relacionada con la estabilidad de la masa de agua del sistema, la que ocurre como consecuencia de la pequeña cantidad de descarga de agua dulce hacia el estuario y el restringido intercambio de agua con el océano, situación que ocurre en el Golfo Dulce y Golfito (Hebbeln et al., 1996; Wolff et al., 1996). De igual forma, la variabilidad de la distribución y abundancia de los estadios larvales puede ser una consecuencia directa de los rápidos cambios en el tiempo y en el espacio de las comunidades pláncnicas (Greenblatt, 1982) y la naturaleza misma del zooplancton podría explicar parte de las variaciones, debido a su disposición aparchada.

Estudios realizados por Morales y Murillo (1995) en arrecifes de coral ubicados en Cahuita, señalaron que la abundancia y distribución de individuos m^{-3} están influidos fuertemente por la alta sedimentación y alta resuspensión de sedimentos (Risk et al., 1980; Cortés, 1981; Cortés y Risk, 1985), y aunque en este estudio se observó una tendencia de asociación entre la penetrancia de la luz, medida con el Disco Secchi, y las concentraciones de mysis y zoeas en el manglar estudiado, esta asociación no fue significativa. Las variaciones en las densidades de individuos también están relacionadas con el enriquecimiento de nutrientes causado por la descarga de agua dulce, ya que los nutrientes son una importante fuente de alimento en los estuarios poco profundos y completamente mezclados (Gaughan et al., 1995) y también dado que estimula el crecimiento del fitoplancton (Dagg, 1995).

Para el meroplancton la distribución por densidad larval está relacionada con la distribución de los adultos y la influencia de las corrientes. La densidad de los estadios larvales, como mysis y zoea, decrece con la distancia fuera de la costa, ya que los estadios iniciales se encuentran cerca de ella (Gaughan et al., 1995), situación que podría ser evaluada incorporando una cuarta estación en una zona con mayor influencia oceánica. Con respecto al comportamiento de las larvas, éstas tienden a estar sobre aguas cercanas a la superficie, debido a su fuerte respuesta de fototaxia positiva, la que puede modificarse por la temperatura y la salinidad (Raymont, 1983). Comúnmente, las larvas utilizan también estrategias de migración vertical en respuesta a los cambios de mareas (Dittel et al., 1991), transporte que involucra el movimiento a través de canales de mareas donde el flujo instantáneo está dado por el flujo y reflujo de marea (Smith y Stoner, 1993).

Finalmente, las diferencias altamente significativas encontradas en los niveles de distribución y abundancia, en las tres estaciones muestreadas, por día y período de muestreo, indican la existencia de un gradiente de distribución y abundancia de los estadios larvales mysis y zoea. Además, se observó una mayor concentración de zoeas en las muestras fluctuando entre 46% y 91% de la muestra

analizada. Sería aconsejable realizar un seguimiento incrementando los días de muestreo e incorporando información de la época lluviosa para comparar la dinámica de la abundancia y distribución de los estadios larvales zoea y mysis.

Bibliografía

- Araya, H.A. 1984. Los sciaénidos (corvinas) del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32(2) :179-196.
- Austin, H.M. 1971. A survey of the ichthyofauna of mangroves of western Puerto Rico during December 1967 to August 1968. *Carib. J. Sci.* 2 (1-2) :27-39.
- Barnes y Ruppert. 1996. *Zoología de los invertebrados*. Editorial Interamericana. 6^{ta} Edición. p.1114
- Bell, J.D., Pollard, D.A., Burchmore, J.J., Pease, B.C., Middleton, M.J. 1984. Structure of a fish community in a temperate tidal mangrove creek in Botany Bay, New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 35 : 33-46.
- Blaber, S.J.M., Young, J.W., y Dunning, M.C. 1985. Community structure and zoogeographic affinities of the coastal fishes of the Dampier region of north-western Australia. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 36 : 247-266.
- Cameron, W.M. y Pritchard, D.W. 1963. Estuaries. Ch. 15, pp.306-324, in *The Sea : Ideas and Observations*, M.N. Hill (Ed.), Vol. 2 Wiley-Interscience
- Castro, P. y Huber, M. 1992. *Marine Biology*. Mosby Year Book. St Louis. Printed in United States of America. p.592
- Colinvaux, P. 1991. *Introducción a la Ecología*. Editorial Limusa. México, D. F. p. 679
- Cortés, J. 1981. The coral reef at Cahuita, Costa Rica: a reef under stress. M. Sc. Thesis, Mc Master University, Hamilton, Ontario, Canada.
- Cortés, J., y Risk, M.J. 1985. A reef under siltation stress Cahuita, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 38 :339-356.
- Dagg, M. 1995. Ingestion of phytoplankton by the micro and mesozooplankton communities in a productive subtropical estuary. *Journal of Plankton Research.* 17(4): 845-857.
- D'Cross, L y Kwlecinski, B. 1980. Contribución de los manglares a las pesquerías de la Bahía de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 28(1) : 13-29.
- D'Cross, L., y Martínez, V. 1984. Guía de introducción a la biología marina. Universidad de Panamá. Ciudad Universitaria Octavio Méndez Pereira. p. 430.
- Díaz-Zaballa, J. y Gaudy, R. 1996. Seasonal variations in the zooplankton and in the population structure of *Acartia tonsa* in a very euphotic area : La Habana Bay, Cuba. *Journal of Plankton Research.* 18(7) : 1123-1135.
- Dittel, A., Epifanio, C., Lizano, O. 1991. Flux of larvae in a mangrove Creek in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 33 : 129-140.
- Greenblatt, P.R. 1982. Small -scale horizontal distribution of zooplankton Taxa. *Mar. Biol.* 67 :97-111
- Gaughan, D., Neira, F., Beckeley, L., y Potter, C. 1995. Composition, seasonality and distribution of the ichthyoplankton in the lower swan estuary, South-western Australia. *Australian Journal of Marine and Fresh Water Research.* 41 : 117-135.
- Hartmann, H.J. 1995. *The Golfo Dulce Marine Environment : Review and assesment*. Unpubl. Technical Manuscript, Dep. Of Biology, University of La Rochelle, France. p.60
- Hebbeln, D., Beese, D., y Cortés, J. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44(3) :1-10

- Hossfeld, B. 1996. Distribution and biomass of arrow worms (Chaetognatos) in Golfo de Nicoya and Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44, suppl. 3:157-172
- Jeyaseelan y Krishnamurthy, 1980. Role of mangrove forest of Pichavaram as fish nurseries. *Proc. Indian Natn. Sci. Acad. B.* 46 : 48-53.
- Kaartvedt, M. y Svendsen, H. 1995. Effect of freshwater discharge, intrusions of coastal waters and bathymetry on zooplankton distribution in Norwegian fjord system. *Journal of Plankton Research.* Vol.17.nº 1. p : 493-511
- Krishnamurthy, K y Jeyaseelan, M.J.P. 1981. The early life history of fishes from Pichavaram Mangrove Ecosystem of India. *Rapp. P.-v Cons. Int Explor. Mer* 178 :416-423.
- Lasker, L. 1981. *Marine Fish Larvae :morphology, ecology and realltion to fisheries.* Washington University, Seattle, Washington. p.132
- Little, M.C., Reay, P.J., y Grove, S.J. 1988. Distribution gradients of Ichthyoplankton In an east African mangrove creek. *Est. Coast. Shelf Sci.* 26 :669-677.
- Martínez-Córdova, L.R. 1993. Camaronicultura: bases técnicas y científicas para el cultivo de camarones peneidos. Centro de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Unlversidad de Sonora. A.G.T. Editor, S.A. México. p.233.
- Milwald, N.E. 1982. Mangrove-dependent biota. In : (B.F.Clough, ed.) *Mangrove ecosystems in Australia. Structure, function and management.* Australian Institute of Marine Science, Camberra, pp.121-139.
- Morales, A, y Murillo, M. 1996. Distribution, abundance y composition of coral reef zooplankton, Cahuita National Parks, Limón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44(2) : 619-630
- Odum, W.E. y Heald, E.J. 1972. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bull. Mar. Sci.* 22(3) : 671-738.
- Pickard, G.L., y Emery, W. 1982. *Descriptive physical oceanography. An introduction.* 4th.(SI) Enlarged Edition. Pergamon Press. Canada.p.249
- Raymont, J.E.G. 1983. *Plankton and productivity in the oceans. Vol. II. Zooplankton.* Pergamon, Oxford. p. 824
- Riley, G. A. 1967. The plankton of estuaries. In : Lauff, G.H. (ed.) *Estuaries.* American Association for the Advancement of Science, Washington. P.316-326
- Risk, M.J., Murillo, M. M., y Cortés, J. 1980. Observaciones biológicas preliminares sobre el arrecife coralino en el Parque Nacional de Cahuita, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 28 :361-382
- Robertson, A.I. y Duke, N.C. 1987. Mangroves as nursery sites : comparison of abundance and composition of fish and crustaceans In mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia. *Mar. Biol.* 96 : 193-205.
- Schaffer-Novelli, I., 1983. En : Espinosa, S., A.R. 1992. Evaluación de la estructura y composición del bosque de manglar y lineamientos para su manejo silvícola en la Reserva Forestal de Terraba-Sierpe, Costa Rica. Tesis para optar al grado de Magister Scientiae. CATIE.
- Smith, N., y Stoner, A. 1993. Computer simulation of larval transport through tidal channels: role of vertical migration. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 37: 43-58.
- Szellstowski, W.A. 1990. Importance of mangrove plant litter in fish food webs and as temporary, floating habitat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Tesis para optar al grado de Ph. D. University of Southern California.
- Wolff, M., Hartmann, H.J y Koch, V. 1996. A pilot model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 215-231.

Yañez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A. L., Rojas-Galaviz, J.L., Sánchez-Gil, P., Day, J.W., Jr.
Madden, C.J. 1988. Seasonal biomass and diversity of estuarine fishes coupled with tropical
habitat heterogeneity (southern Gulf of Mexico). *J. Fish Bio.* 33 (Supl. A): 191-200

Figuras 2, 3, 4, 5, 6 y 7 Abundancia de mysis y zoeas (larvas del orden *Decapoda*) en tres estaciones de un manglar: una en la boca del manglar (Estación a) y dos en zonas internas (protegidas) del manglar (Estaciones b y c), durante seis días de muestreo. Golfito, Puntarenas, 1998.

Fig. 2

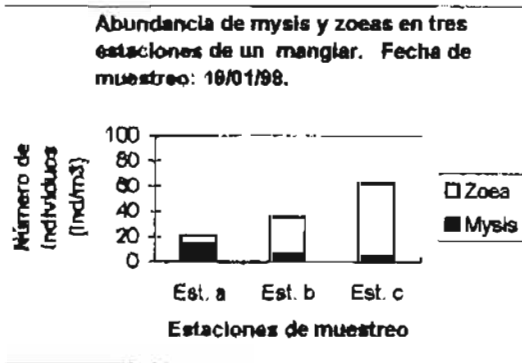


Fig. 3

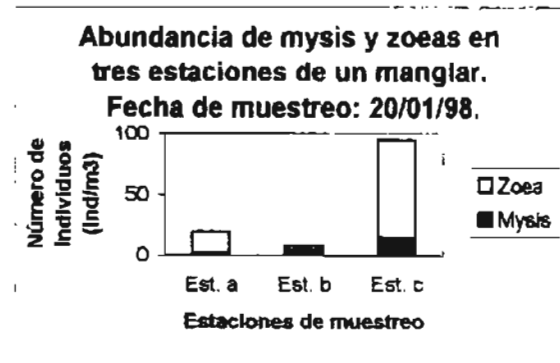


Fig. 4

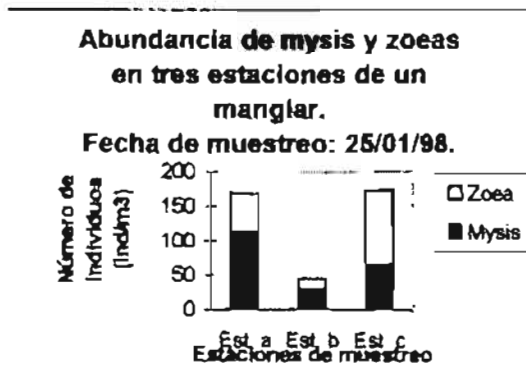
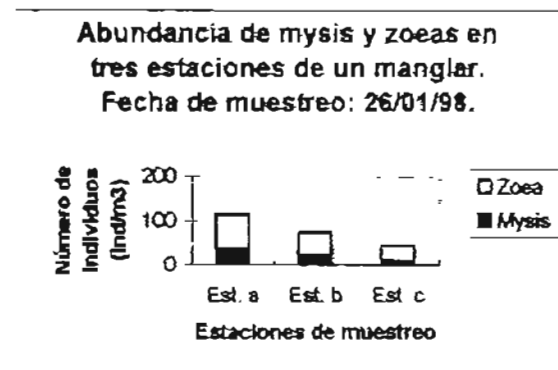


Fig. 5



Cuadro Información ambiental de las estaciones a, b y c, ubicadas en la boca (a) y al interior de un manglar (b y c).
1.- Golfo

Fecha	Estación	Hora	Temperatura (°C)	Salinidad (PSU)	Disco Secchi (m)	Nubosidad	Oleaje	Viento	Dirección del viento
19/01/98	a	7:15	ND*	30	ND*	ND*	ND*	ND*	ND*
	b	ND*	ND*	20	ND*	ND*	ND*	ND*	ND*
	c	ND*	ND*	27	ND*	ND*	ND*	ND*	ND*
20/01/98	a	7:22	31	ND*	ND*	2/8	leve/nulo	Moderado	NE
	b	7:54	30.5	ND*	ND*	2/8	nulo	nulo	
	c	8:20	30.5	ND*	ND*	1/8	nulo	nulo	
25/01/98	a	11:46	31	31.5	2.6	4/8	leve	Moderado	SO
	b	12:15	31	20	1.2	6/8	nulo	nulo	
	c	12:35	31	25.5	1.4	6/8	nulo	leve	SO
26/01/98	a	11:59	31	29	2.4	2/8	moderado	moderado	SO
	b	12:24	34	26.5	1	7/8	nulo	nulo	
	c	12:47	32.5	ND*	2.2	7/8	leve	leve	SO
02/02/98	a	5:55	33.5	35	2.2	3/8	leve	moderado	NE
	b	6:15	29.8	31.5	1.3	1/8	nulo	nulo	
	c	6:30	30.6	35	1.3	1/8	nulo	leve	NE
02/03/98	a	7:19	31	33.5	2.8	1/8	nulo	leve	NE
	b	7:38	30	27	1.7	1/8	nulo	nulo	
	c	7:56	30.5	34	1.5	leve	nulo	leve	NE

ND*: No determinado

Estacione	Latitud	Longitud	Incertidumbre
s			
a	8°38' N	83°10' O	±300 m
b	8°38' N	83°11' O	±300 m
c	8°38' N	83°11' O	±300 m

Cuadro 2.- Índices de correlación de Spearman

	Fecha	Zoea	Mysis	Salinidad
Fecha	1	0.511	NS	0.587
Zoea		1	NS	0.671
Mysis			1	NS
Salinidad				1

NS: No significativo

Figura 9.- Variación de la temperatura (°C) en tres estaciones de muestreo: una en la boca del manglar (Est. a) y dos al interior del manglar (Estaciones b y c), durante cinco fechas de muestreo. Golfito, Puntarenas.

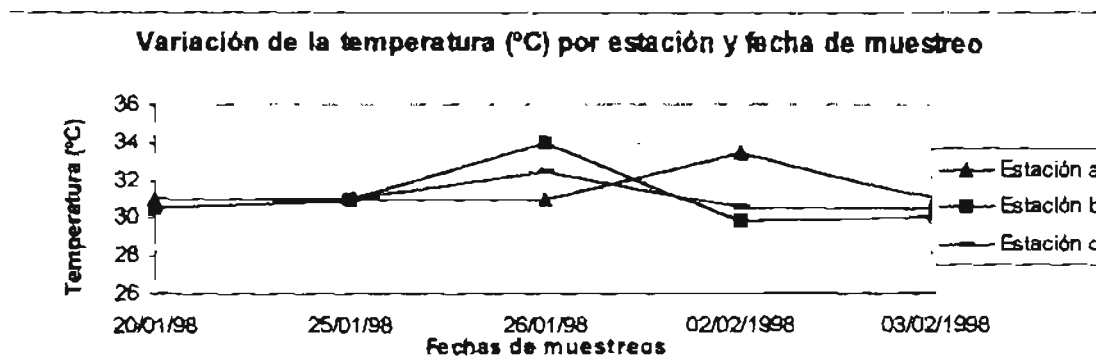
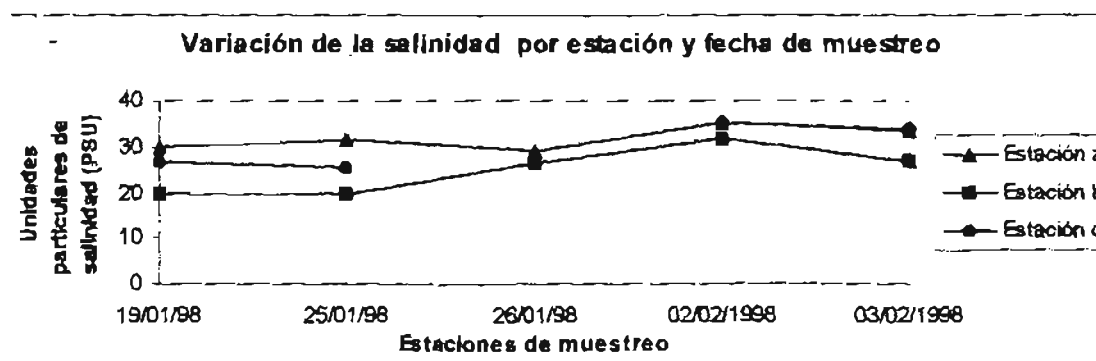


Figura 10.- Variación de la salinidad (unidades particulares de salinidad, PSU), en tres estaciones de muestreo: una en la boca del manglar (Est. a) y dos en la zona interna del manglar (Estaciones b y c), durante cinco fechas de muestreo. Golfito, Puntarenas.



Distribución espacial de *Welfia georgii* para tres sitios con diferente cantidad de luz

Paola María Solera Steller

Las comunidades del bosque lluvioso están determinadas por factores ambientales que condicionan la distribución, la densidad y la riqueza de las especies que los componen (Janzen 1991), tales como cantidad de luz, humedad, componentes minerales del suelo, topografía y el clima (Kahn 1985).

Los continuos procesos de caída de árboles viejos y de regeneración ecológica determinan los patrones de interrelación de luz en un bosque, porque originan los claros que son aprovechados por ciertas plantas para acelerar su tasa de crecimiento (Vandermeer 1975)

Welfia georgii es una palma distribuida en el sub-dosel con una copa mediana y sus plántulas son un componente importante del sotobosque (Vandermeer 1977). Se encuentra ampliamente distribuida desde el nivel del mar hasta los 1500m (Henderson 1995), en los bosques pluviales desde Honduras al Chocó en Colombia y escasamente representada en los bosques prístinos tropicales (Vandermeer 1991). Esta es una especie de crecimiento lento que aparentemente tiende a desarrollarse más efectivamente en sitios con moderada o muy alta intensidad de luz (Vandermeer 1975), aprovechando los claros recién abiertos para aumentar su tasa de crecimiento a través de complejos procesos fisiológicos (Vandermeer 1990). Antes de que especies pioneras o especies de crecimiento rápido cierren el claro. Sin embargo, considerando la estructura dinámica de los bosques pueden ser también consideradas como especies de claros menores de luz porque es capaz de mantenerse en zonas con áreas difusas de luz o a la sombra de árboles adultos, pero manteniendo una tasa baja de crecimiento. (Vandermeer 1991).

Así como esta especie puede ser afectada por la estructura general del bosque, puede ser también un agente que genere cambios importantes en los individuos cercanos al área de su copa (Vandermeer 1990). Los adultos poseen copas densas que pueden disminuir la oportunidad de luz para los individuos del sotobosque que se encuentran en su base, de igual manera la caída de las pesadas y grandes frondas causan daños físicos, afectando las plántulas de otras o incluso la misma especie (Vandermeer 1977).

La distribución espacial de una especie depende en gran medida de los agentes de dispersión de semillas. Las palmas producen pequeños frutos con grandes cantidades de semillas que son por lo general de colores y con pulpa que atrae a los dispersores (Jones 1995). *Welfia georgii* posee además una nuez cubierta de un mesocarpo pulposo y dulce, con un ectocarpo suave que puede ser roto con facilidad (Vandermeer 1977). El fruto cae al suelo por gravedad y queda debajo del árbol progenitor ocurriendo una dispersión a corta distancia, mientras que pájaros y otros animales arborícolas dispersan las semillas a mayor distancia del individuo reproductivo (Jones 1995). Cuando la semilla está en el suelo no es atacada por depredadores a pesar de estar previamente abiertas; sin embargo pueden ser depredadas antes de caer por larvas de algunos coleópteros (Vandermeer 1991).

El presente trabajo tiene como objetivo medir la distribución de las plántulas de *Welfia georgii* Wendl. ex Burret (Palmae) según la distancia al árbol reproductivo más cercano para tres sitios con diferente intensidad de luz, así como medir el efecto de la herbivoría. Además de hacer una correlación entre la distancia y el tamaño de cada individuo para observar tendencias entre la distribución y el éxito de vida de los individuos.

Métodos

El presente trabajo se llevó a cabo en enero de 1998 en la Quebrada La Gamba del Refugio

Nacional de Vida Silvestre Goffto.

Se examinaron tres sitios a lo largo de la quebrada. El primero, a 50m del cauce, presentaba un bosque primario con un sotobosque oscuro, donde predominaba la palma *Asterogine martiana* y plántulas de *Arecaceae*, además de *Araceas* que cubrían los árboles. Este sitio fue clasificado como una zona oscura.

El segundo sitio se localizaba a 200m del primero. Es una zona de poca cobertura en el dosel, con mucha más luz que el primer sitio; anteriormente había sido un cacaotal y ahora se encuentra en regeneración. El último sitio se localizaba a 3 kilómetros de los primeros y era un parche de bosque en un potrero. Este sitio tenía la particularidad de presentar en el área central una ciénega y no poseer una zona marcadamente soleada como si lo presentaba el segundo sitio.

De cada sitio se escogieron 7 individuos reproductivos al azar. A partir de cada individuo se trazaron cuatro transectos en dirección a cada punto cardinal. Los transectos tenían una longitud de 18m y de estos se establecieron 8 parcelas, con un área de un metro, seleccionadas en concordancia con los números pares. Se midió un total de 32m² por individuo adulto reproductivo y un total de 224m² por cada sitio seleccionado.

Se midieron las siguientes variables: la distancia entre las plántulas y el adulto más cercano, el número de plántulas presentes en cada parcela, el tamaño de cada plántula, el número de hojas por plántula y la presencia o ausencia de herbivoría. La herbivoría fue clasificada como: masticadores, hongos, raspadores

Con el fin de medir el efecto del sitio sobre las variables dependientes del número de plántulas, el tamaño y el número de hojas por plántulas, se realizó un análisis de covarianza, usando como factor covariante la distancia al adulto más cercano. Se hizo una prueba χ^2 para medir la distribución de las diferentes categorías de herbivoría en cada sitio. Por último se calculó una correlación de Spearman entre la distancia al adulto y el tamaño de las plántulas.

Resultados

Se contabilizaron un total de 651 plántulas de las cuales 220 plántulas se encontraron en el primer sitio, en el segundo sitio se hallaron 227 y 204 para el tercer sitio. En algunas de las parcelas no se encontraron individuos. La distribución de las plántulas por parcela alrededor del individuo adulto más cercano para los tres sitios no es significativa ($\chi^2=22.54, gl=14, p>0.05$). donde la tendencia es que se encuentren más plántulas en las parcelas cercanas al adulto y disminuya conforme aumenta la distancia. Sin embargo para el sitio 3 se observa un leve aumento en la cantidad de plántulas a una mayor distancia (fig 1).

El análisis de covarianza para el número de plántulas encontradas por parcela no es significativo ($F= 2.3, gl=2, p>0.05$); sin embargo se observa una mayor homogeneidad para el sitio 2, con un error estándar menor y una mayor heterogeneidad para el sitio 3. (fig 2)

El efecto del sitio y la distancia al individuo adulto más cercano sobre el tamaño de las plántulas es significativo para los tres sitios ($F=16.7, gl=2, p<0.05$), donde en el sitio 3 se presenta un promedio, una heterogeneidad mayor para los tamaños de las plántulas, mientras que en el sitio 1 y 2 se presenta una menor variación y un menor tamaño. (fig 3)

El número promedio de hojas por plántula en cada sitio varía significativamente ($F=5.9, gl=2, p<0.05$). El sitio 2 presenta una menor variación con respecto a los otros. (fig 4)

La distribución de la herbivoría presente en *W. georgii* para los tres sitios fue significativa ($g=17.16, gl=6, p<0.05$). Se observa que para el sitio 1 es mayor la presencia de herbivoría y que el sitio 3 es menor. También es evidente que hay una tendencia a que dominen de manera marcada los masticadores sobre las otras categorías de herbivoría para todos los sitios. (fig 5)

Se observó una correlación positiva muy leve entre la distancia al adulto y el tamaño de las plántulas ($r=0.25, N=651, p<0.001$). La tendencia sean más las plántulas de menor y mediano tamaño

se encuentren distribuidos en todas las parcelas y mientras que aquellos plántulas de mayor tamaño se localizan a mayor distancia del individuo adulto reproductivo. (fig 6).

Discusión

A pesar de que se observaron diferencia para cada uno de los sitios en cuanto a la cantidad de luz y la topografía local, la distribución de las plántulas por parcelas alrededor del individuo adulto más cercano se mantiene constante en cada sitio y no existe evidencia de que se presente un efecto de sitio en el número de individuos encontrados. El factor de luz es un limitante de la distribución espacial de una especie como *W. georgii* que es más favorecida por los claros grandes recién abiertos en el bosque, (Vandermeer 1990), siendo evidente en la menor cantidad de individuos presentes en el sitio 1 con respecto al sitio 2. Para el sitio 3 se esperaría una mayor cantidad de individuos, debido a que posee características ambientales que favorecen el crecimiento de esta especie, no sólo por la cantidad de luz sino por estar en un parche pequeño con mucha orilla, cercano a sitios amplios donde no hay especies de crecimiento rápido con que competir (Vandermeer 1975). Sin embargo factores topográficos, como pendientes y las existencia de una ciénega en la parte central del parche limitan la cantidad y la distribución espacial de las plántulas (Kahn 1985). De igual manera la cerca de la quebrada limitaba la distribución de las plántulas para los sitios 1 y 2.

Se presenta un efecto de sitio, según la distancia al adulto reproductivo más cercano, sobre el tamaño de la plántulas. Posiblemente esto se deba a la cantidad de luz presente en cada uno de los sitios. Para el sitio 3 se observan plántulas con mayor tamaño, sobretodo en las parcelas más lejanas del individuo adulto más cercano, lo que se debe a que conforme aumenta la distancia hay mayor cantidad de luz favoreciendo los procesos fisiológicos que aumentan la tasa de crecimiento de la especie (Vandermeer 1977), además de que hay bordes de claros grandes donde no compiten con especies de crecimiento rápido (Vandermeer 1990) o no se ven afectados por árboles con una copa grandes (Vandermeer 1977). Procesos fisiológicos de decrecimiento se suponen para el sitio 1, con menos cantidad luz y las plántulas tienen un tamaño menor.

De igual manera se observa el efecto de sitio sobre el número de hojas por plántula. Esta variante, aunada al tipo de hoja, puede ser un buen indicador para establecer la edad de las plántulas (Vandermeer 1975). De esta manera observamos que en el sitio 3 hay individuos con mayor número de hojas, lo que podría indicar que en tienen mayor éxito de vida. Para los otros sitios la cantidad de hojas es menor, lo que se supondría como plántulas más jóvenes y son pocos a ninguno los individuos con plántulas con un número mayor de hojas. Esta situación se puede justificar por las características de luz y tipo de hábitat propias del sitio 3.

En cuanto a la correlación entre el tamaño de plántula y la distancia al individuo adulto más cercano, se encuentran plántulas con tamaños menores y medianos a distancias más cercanas al adulto y pocos individuos pero de mayor tamaño a distancias mayores. La mayoría de las semillas de palmas son distribuidas por gravedad y quedan bajo el individuo progenitor; así mismo otras son dispersadas por agentes como pájaros y algunos mamíferos arborícolas y se distribuyen a mayor distancia. (Jones 1995). Cerca del individuo adulto, muchas de las plántulas morirán por factores como herbivoría y patógenos (Janzen 1970), desrame de las fondas, competencia por luz o sólo mantendrán un tamaño reducido por la poca cantidad de luz que reciben (Vandermeer 1990), lo que genera que halla muchas plántulas de menor tamaño cerca del individuo adulto. A mayores distancias del adulto son pocas las semillas que se distribuyen pero aumenta su posibilidad de desarrollarse en un hábitat más favorable, como es el caso del sitio 3 donde se localizaron individuos con mayor tamaño.

La herbivoría es un factor que limita el desarrollo de la plántula, debido a que disminuye la eficiencia del proceso de fotosíntesis. El modelo de Janzen y Connell proponen que cerca del adulto reproductivo va a haber un número mayor de plántulas. Estas plántulas tiene más posibilidad de ser atacadas por herbívoros y patógenos, debido a su proximidad con el adulto y a la alta densidad de individuos. (Janzen 1970)

Bibliografía

- Connell, J. H. 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 Dynamics of numbers in populations, Oosterbeek, 1970. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. Pp 298-310
- Henderson, A et al.1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press. New Jersey. pp 352
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the numbers of tree species in tropical forest. Am. Nat. 104:501-528.
- Jones, L.D.1995. Palms. Throughout the world. Smithsonian Institute Press. Washington. pp 66-106.
- Kahn, E.1985. The palm community in a forest of Central Amazonia, Brazil. Biotropica. 17(3): 210-216.
- Kahn, E.1988. Species richness and density of palms in Terra Firme forest de Amazonia. Biotropica 20(4): 266-289.
- Lieberman, M. y D. Lieberman. 1988. Age-size relationships and growth behavior of the palm *Welfia georgii*. Biotropica 20(4): 270-273.
- Vandermeer, J.H.1975. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima* y *Iriatea gigantea* under various conditions in natural rainforest in Costa Rica. Principes 18(4): 148-154.
- Vandermeer, J.H.1977. Notes on dependence in *Welfia georgii* Wendl. ex Burret (Palmae) a lowland rainforest species in Costa Rica. Brenesia 10/11:9-15.
- Vandermeer, J.H. et al.1979. Seed dispersal of a common Costa Rican rain forest palm. Trop. Ecol. 20(1): 17-26.
- Vandermeer, J.H.1990. Crecimiento y supervivencia de plántulas de *Welfia georgii* en un bosque pluvial en la costa caribeña de Costa Rica. Rev. Biol. Trop, 38(1): 7-20.
- Vandermeer, J.H.1991. *Welfia georgii* (Palmae). En Historia Natural de Costa Rica. D. Janzen. San José . EUCR. p: 349-352.

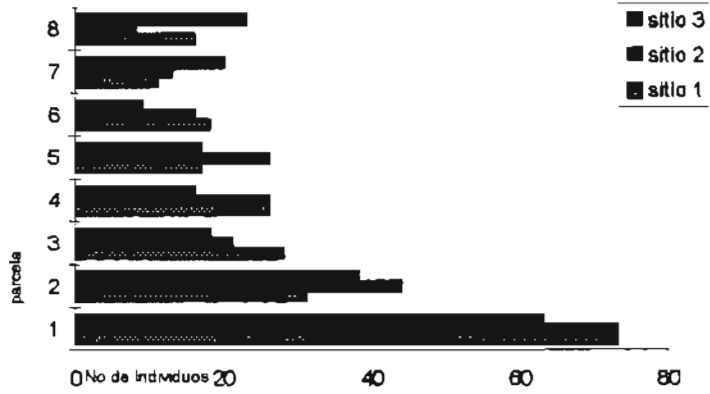


Fig 1 Distribución de individuos de *W. georgii*, por parcela para los tres sitios. Goltito 1998

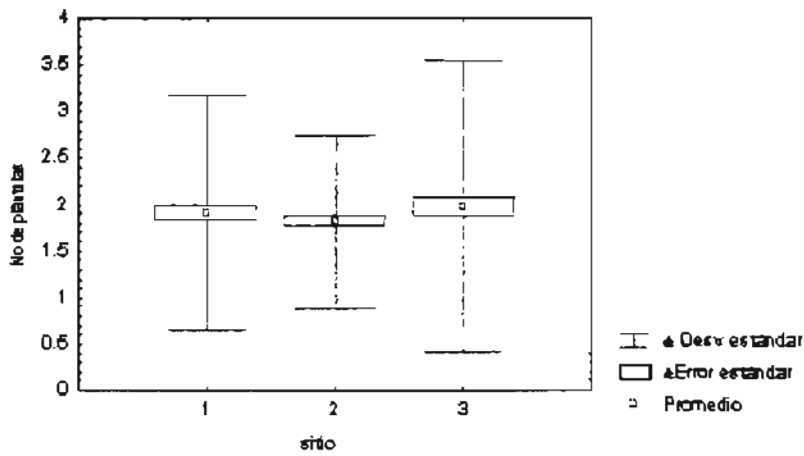


Fig.2 Distribución del promedio y la desviación estándar del efecto del sitio sobre el número de plántulas encontradas en cada sitio. Goltito 1998

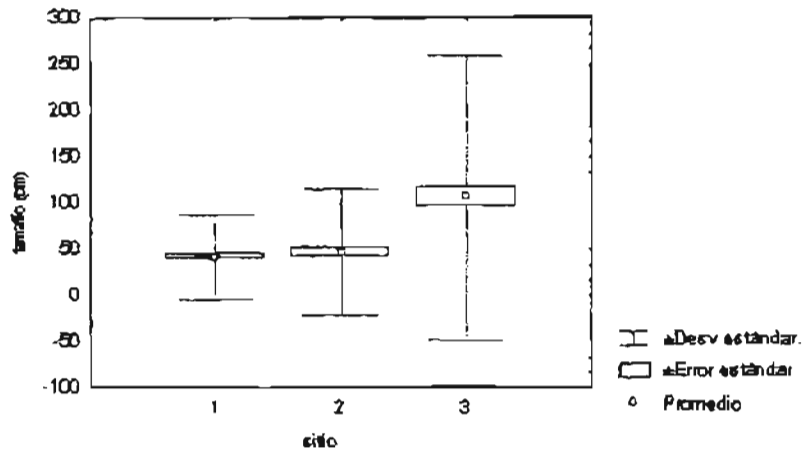


Fig.3 Distribución del promedio y de la desviación estándar para el efecto del sitio sobre el tamaño de las plántulas de *W. georgii* para los tres sitios. Golfofito 1998

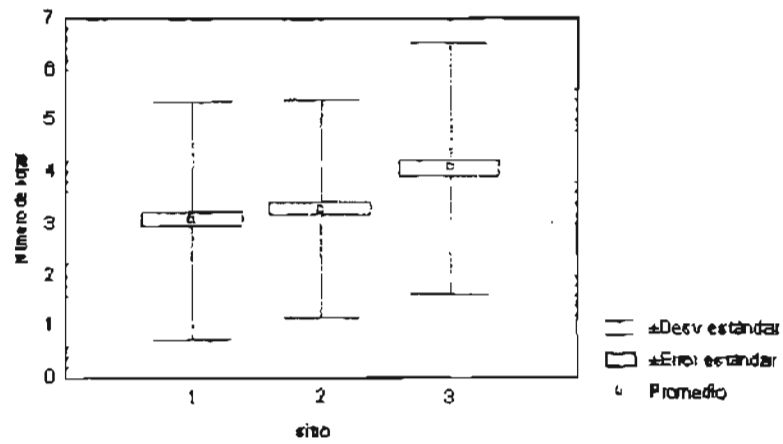


Fig. 4 Distribución del promedio y la desviación estándar del efecto del sitio sobre el número de hojas de *W. georgii* para los tres sitios. Golfofito 1998.

Comparación del éxito de polinización de abejas y colibríes, en una planta ornitofílica, *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae). Zona Sur, Costa Rica.

Eric Fuchs Castillo

La polinización por animales se basa en un mutualismo en el cual los polinizadores reciben alimento de las flores que visitan, sea en forma de polen o néctar, y, la planta asegura su polinización cruzada, mediante la transferencia de polen entre flores (Proctor *et al*, 1996). La zoofilia, o síndrome de polinización por animales, se da principalmente por insectos y en segundo plano por aves y mamíferos. La polinización por vertebrados es más típica en las zonas tropicales, mientras que la entomofilia, o síndrome de polinización por insectos, es mucho más común en zonas templadas (Linhart, 1973; Barret y Helenurm, 1986).

Muchas flores tropicales zoofílicas, presentan un amplio espectro de polinizadores (polyfilia), mientras que otras están especializadas para ser polinizadas por grupos específicos que en algunos casos involucra a una sola especie (oligofilia o monofilia; Endress, 1994). También existen muchos casos en que los polinizadores son menos eficaces, y algunos inclusive se comportan tan solo como ladrones de néctar y polen (Gill *et al*, 1982; Wasser, 1982; Endress, 1994).

La ornitophylia, o polinización por aves, se da en mayor grado en los trópicos, y se especula que evolucionó de flores de zonas templadas, polinizadas por abejas grandes, cuando las aves llegaban al follaje a tomar agua, o a buscar insectos (Endress, 1994; Proctor *et al*, 1996). Las flores polinizadas por aves, especialmente por colibríes, poseen un alto grado de especialización que asegura la fertilización. Las aves ejercen una fuerte presión selectiva sobre los órganos reproductivos de ciertas plantas, que se expresa en adaptaciones florales complejas, las cuales aseguran la fidelidad del polinizador (Janzen, 1971; Gill *et al*, 1982; Campbell, 1991; Endress, 1994).

Heliconia latispatha (Heliconiaceae), como todos los representantes de su género es una planta neotropical que presenta una morfología floral adaptada a la polinización por colibríes. *H. latispatha* es una hierba de tamaño mediano, que ocurre desde México hasta Sudamérica, encontrada en Costa Rica desde los 100 hasta los 600 msnm. Es una planta típica de claros de bosque, que crece comúnmente a lo largo de quebradas, ríos y en lagunas. La especie es polinizada principalmente por colibríes no ermitaños (territoriales), y la dispersión de sus frutos se da por varias aves frugívoras (Stiles, 1975; Stiles, 1979; Berry y Kress, 1991; Proctor *et al*, 1996). También se han reportado muchos insectos visitando las flores de *H. latispatha* en busca de néctar y polen. Aparentemente, abejas del género *Trigona* son comunes en las inflorescencias de *Heliconia*. Estos insectos han sido descritos como ladrones de polen y néctar de *Heliconia* (Stiles, 1975; Stiles, 1979), sin embargo, su función verdadera aún no se ha estudiado a fondo en este sistema.

El objetivo de este trabajo es determinar la frecuencia de visitación de colibríes e insectos a las inflorescencias de *H. latispatha*, con el fin de estudiar la eficiencia de polinización de una planta descrita como estrictamente zoofílica. Además, de determinar la eficacia de las abejas del género *Trigona* para fungir como polinizadores efectivos de *Heliconia latispatha*, mediante experimentos de exclusión de polinizadores.

Métodos.

El trabajo se realizó del 25 de Enero al 4 de Febrero, de 1998, en uno de los afluentes de la Quebrada La Gamba, en la Reserva de Vida Silvestre de Golfito, en la vertiente Pacífica de Costa Rica.

Este sitio presentó una población grande de plantas de *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae), cuyas inflorescencias se encontraban en flor.

Se escogieron un total de 15 plantas, que tenían inflorescencias con un mínimo de tres brácteas abiertas y tres brácteas cerradas. A todas las plantas se les eliminaron todas las flores abiertas previamente y todos los ovarios en proceso de desarrollo. Las plantas fueron asignadas aleatoriamente a tres tratamientos: polinización abierta, polinización por exclusión, y, sin visitación. El primer tratamiento, o tratamiento control, permitió la polinización abierta sin exclusión alguna. El segundo tratamiento consistió en la polinización exclusiva por insectos, en este caso se cubrieron las inflorescencias con cajas de cedazo de 50 x 30 x 15 cm, con un poro de 1.5 cm². Las jaulas se sostenían sobre la inflorescencia con una estaca y estaban cubiertas por debajo, para evitar la intromisión de otros organismos. El tercer tratamiento consistió en cubrir las brácteas de la inflorescencia con bolsas de maflín, para evitar que ningún polinizador alcance los estigmas y deposite polen foráneo.

La visitación por polinizadores se determinó, mediante observación directa, observando las inflorescencias periodos de 30 minutos y se registraba el número y tipo de visitante que llegaba a las flores (Dafni, 1992). Las observaciones se hicieron desde las 6:00 a.m. hasta las 11:00 a.m..

Se colectaron flores de cada bráctea por inflorescencia al final de las observaciones, siempre teniendo el cuidado de dejar un mínimo de 2 flores abiertas, con el propósito de asegurar la visitación de los polinizadores al día siguiente. Con el fin de determinar la cantidad de polen depositada en los estigmas, se seleccionaron al azar tres flores por bráctea, en flores de los tres tratamientos. Los estilos de las flores fueron observadas al microscopio y se contó el número de granos de polen depositados en el estigma.

Resultados.

Varios organismos visitan las flores de *Heliconia latispatha*. Se observaron colibríes de la especie *Chalybura urochrysa* (Trochilidae), abejas del género *Trigona* y *Trigonisca* (Apidae), mariposas de la familia Nymphalidae, moscas y hormigas. Sin embargo, los más representativos son las abejas del género *Trigona* y *C. urochrysa*.

Las abejas del género *Trigona*, visitan de igual manera las inflorescencias de los tratamientos de polinización abierta y por exclusión ($\chi^2 = 3.1$; g.l. = 1; $p = 0.08$. Cuadro 1). Cuando se toma en cuenta únicamente las inflorescencias de polinización abierta, éstas reciben más visitas por parte de las abejas del género *Trigona*, que por parte de *Chalybura urochrysa* ($\chi^2 = 7.27$; g.l. = 1; $p = 0.007$. Cuadro 1).

Un total de 166 flores fueron observadas al microscopio, de las cuales 57 eran de inflorescencias del tratamiento de polinización abierta, 58 pertenecían a inflorescencias del tratamiento por exclusión y 47 a inflorescencias embolsadas. Se determinó que la mayoría de flores no presentan granos de polen (67%). Sin embargo, las flores del tratamiento por exclusión, recibieron una mayor carga de polen en sus estigmas (47%), que las flores del tratamiento por polinización abierta (34%), y, de las que no recibieron visita alguna (20%) ($G^2 = 28.71$; g.l. = 6; $p < 0.0001$. Fig. 1.). Existe una pequeña cantidad de polen, depositada en las flores embolsadas, sin embargo su número fue muy bajo (Fig. 1). Las flores del tratamiento por exclusión tienen más flores con dos o más granos de polen (granos necesarios para fertilización) que las flores del tratamiento por polinización abierta y embolsadas ($\chi^2 = 18.3$; g.l. = 2; $p < 0.001$. Fig. 2)

Discusión.

Las flores de *Heliconia* reciben una gran diversidad de animales, debido a la alta producción de néctar en sus flores, rica en carbohidratos (Stiles, 1975; Gill *et al*, 1982; Endress, 1994). Un buen recurso (cantidad y calidad de néctar), como el que provee *H. latispatha*, incrementa la reincidencia de visita de sus polinizadores, pero también atrae a ladrones del recurso (Webb y Bawa, 1983; Corrales, 1986). Varios autores proponen que las flores de *H. latispatha*, se han adaptado de diferentes maneras, para evitar el robo de néctar por parte de organismos que no las polinizan eficazmente. Algunas de estas adaptaciones incluyen: flores cubiertas por brácteas espatáceas duras, brácteas florales, flores inmersas en agua y una abertura terminal estrecha que debe ser penetrada. Otros autores sugieren que la falta de aroma y la coloración roja típica de flores polinizadas por aves, desvía la atención de los insectos ya que el color rojo no es percibido por muchos insectos (Stiles, 1975; Stiles, 1979; Proctor *et al*, 1996). Estas adaptaciones pueden explicar como la frecuencia de los otros visitantes supone ser baja.

Este estudio demuestra que las abejas del género *Trigona*, son los visitantes más frecuentes de las flores de *Heliconia* (Cuadro 1). Las abejas *Trigona* visitan tanto las flores del tratamiento por exclusión, como las de polinización abierta, lo cual implica que la jaula no afecta el comportamiento de las abejas. *Trigona* es un género de abeja que se alimenta tanto de polen como de néctar, y posee una gran capacidad de reclutamiento de individuos para obtener alimento, dejando guías químicas en la vegetación que lleva a otros conespecíficos hasta el sitio de forrajeo (Barth, 1991). El sitio de estudio representó un buen lugar de forrajeo para las abejas ya que la población de *Heliconia latispatha*, excedía las 50 inflorescencias. Campbell y Motten (1985), encuentran que existe una correlación positiva entre la tasa de visitación de abejas solitarias y la densidad total de flores en áreas de varias especies de plantas. Es importante mencionar que un nido de abejas *Trigona* se encontraba a pocos metros de la población, y quizá esta proximidad al recurso sea la responsable de la gran cantidad de individuos presentes en las flores estudiadas.

En este estudio se demuestra que los colibríes visitan efectivamente las flores de *Heliconia*, sin embargo las abejas son más frecuentes. La especie de colibrí que más se observó visitando las flores de *H. latispatha* fue *Chalybura urochrysis* (Cuadro 1), que es de tipo territorial, lo cual implica que pocos conespecíficos son capaces de visitar las flores de la población en estudio. Linhart (1973), propone que los colibríes territoriales de las heliconias (no ermitaños) son capaces de defender territorios de hasta 150 metros de longitud. Además, se sabe que los colibríes visitan las flores rápidamente, por lo que visitan más flores por unidad de tiempo. Las abejas utilizan más tiempo para visitar una flor (Wasser, 1982). Esto quizá explica que la probabilidad de observar abejas en las flores de *Heliconia* es mucho mayor que la de observar el colibrí, ya que éste debe visitar muchas flores (más de las marcadas para este estudio) y defender su territorio a la vez. Gill *et al* (1982) y Barth (1991), mencionan que el género *Trigona* es bastante agresivo y en flores de *Passiflora vitifolia* se ha observado que las abejas y los colibríes interactúan agresivamente por el recurso. Es posible que al haber tantas abejas, éstas estén afectando la presencia de los colibríes y quizá minimicen la frecuencia de visitación de los mismos.

Se comprueba que las abejas del género *Trigona* son capaces de polinizar las flores de *H. latispatha* (Fig. 1 y Fig. 2). Varios autores mencionan que las abejas sólo son capaces de robar néctar y polen de las flores de *H. latispatha*, reduciendo así la capacidad reproductiva de estas plantas (Stiles, 1975; Stiles, 1979; Gill *et al*, 1982; Wasser, 1982). Sin embargo, varios autores mencionan que *Trigona* es capaz de polinizar efectivamente hasta 16 especies distintas de plantas (Janzen, 1991). Es posible, que la transferencia de polen por parte de las abejas del género *Trigona* sea más eficaz en ausencia de colibríes. En flores libres, las aves y las abejas tienden a interactuar (Gill *et al*, 1982; Barth, 1991), esta interacción es quizá la razón de porque las plantas en polinización abierta tengan menos flores con polen en el estigma. Es importante mencionar, que las flores de *H. latispatha*, poseen tres óvulos (Stiles, 1975), por lo que teóricamente, sólo flores con 3 o más granos de polen en el estigma producirán fruto (Quesada *et al*, 1993). Este estudio determina, que las flores más propensas a desarrollar fruto, son las del tratamiento por exclusión, ya que son estas las que tienen un mayor número de flores con tres o más granos de polen en el estigma (Fig. 2).

En conclusión, se determina que las abejas del género *Trigona*, son los visitantes más frecuentes de las flores de *H. latispatha*, dado principalmente a interacciones interespecíficas y la abundancia relativa de los individuos. Además, se comprueba que las flores del tratamiento por exclusión tienen un mayor número de flores con cargas altas de polen y poseen una mayor probabilidad de desarrollar frutos, por lo que se confirma que las abejas *Trigona* pueden fungir como polinizadores eficaces de *H. latispatha*, en ciertas condiciones específicas.

Los datos presentados aquí sugieren que el término de "síndromes de polinización" puede llevar a nociones falsas. *H. latispatha* ha sido descrita como una especie típicamente polinizada por colibríes, incapaz de ser polinizada por otros organismos. Las abejas del género *Trigona* son capaces de depositar polen en los estigmas de las flores de *Heliconia*. Wasser (1982) sugiere que en las zonas templadas flores de morfología compleja presentan niveles altos de promiscuidad, aún cuando están especializadas a un único tipo de polinizador. Este pareciera ser el caso en *H. latispatha*. Especies descritas como oligofilicas, pueden ser visitadas por varias especies de organismos y en ciertas situaciones ser polinizadas efectivamente. Es posible que la gran cantidad de abejas presentes en este sitio, debido a la cercanía de un nido, aumentara su capacidad de polinización. Sin embargo, en otras situaciones, donde la cantidad de abejas sea menor, éstas podría no ser polinizadores tan eficaces.

Considero que la manera correcta de definir los síndromes de polinización, es a través de patrones de visitación. Algunas plantas tienden a ser visitadas por grupos específicos. No obstante, esto no excluye la posibilidad de ser polinizadas por diferentes grupos en algunas circunstancias. La gran diversidad de interacciones que existen en los trópicos, no permite que seamos estrictos en las definiciones y restricciones que suponemos, sobre las interacciones mutualistas que presentan las plantas y sus polinizadores.

Bibliografía.

- Barrett, S.C. y Helenum, K. 1986. The reproductive biology of boreal forest herbs. I. Breeding systems and pollination. *Canadian Journal of Botany*, 65 : 2036-2046.
- Barth, F. G. 1991. *Insects and flowers. The Biology of a partnership.* Trad. Biedermann-Thorson. Princeton University Press. New Jersey, EEUU. p : 307-312.
- Berry, F. y Kress, W. J. 1991. *Heliconia : An identification guide.* Smithsonian Institution Press. Washington, EEUU. p : 207-209.
- Campbell, D. R. 1991. Effects of floral traits on sequential components of fitness in *Ipomopsis aggregata*. *The American Naturalist*, 137(6) : 713-737.
- Campbell, D. R. y Motten, A. F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology*, 66(2) : 554-563.
- Corrates, L.F. 1986. Patrones espacio-temporales de la floración de especies de *Heliconia*, en Costa Rica : Efectos sobre la dinámica de polen y sobre las estrategias de explotación del néctar por colibríes. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology : A practical approach.* Oxford University Press. New York, EEUU. p : 165-195.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge University Press. New York, EEUU. p : 122-147.

- Gill, F. B.; Mack, A. L. y Ray, R. T. 1982. Competition between hermit hummingbirds Phaethominae and insects for nectar in a Costa Rican Rain Forest. *Ibis*, 124 : 44-49.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171(1) : 203-205.
- Janzen, D. H. (Ed.) 1991. *Historia Natural de Costa Rica*. Trad. Manuel Chavarría. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. p : 822.
- Linhart, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *The American Naturalist*, 107(956) : 511-523.
- Proctor, M., Yeo, P. y Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press. Oregon, EEUU. p : 225-264.
- Quesada, M., Winsor, J. A. y Stephenson, A. G. Effects of pollen competition on progeny performance in a heterozygous cucurbit. *The American Naturalist*, 142(4) : 694-706.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56 : 285-301.
- Stiles, F.G. 1979. Notes on the natural history of *Heliconia* (Musaceae) in Costa Rica. *Brenesia*, 15 : 151-180.
- Waser, N. M. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia*, 55 : 251-257.
- Webb, C. J. Y Bawa, K. S. 1983. Pollen dispersal by Hummingbirds and butterflies : a comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution*, 37(6) : 1258-1270.

Cuadro 1. Frecuencia de visitas por parte de abejas del género *Trigona* (Apidae), *Chalybura urochrysa* (Trochilidae) y otros organismos, a flores de *Heliconia* en dos tratamientos distintos: Tratamiento por exclusión y polinización abierta. Golfito, 1998.

Visitante	Tratamiento por exclusión	Polinización abierta
<i>C. urochrysa</i>	No aplica	66
<i>Trigona</i>	82	117
Otros	21	17

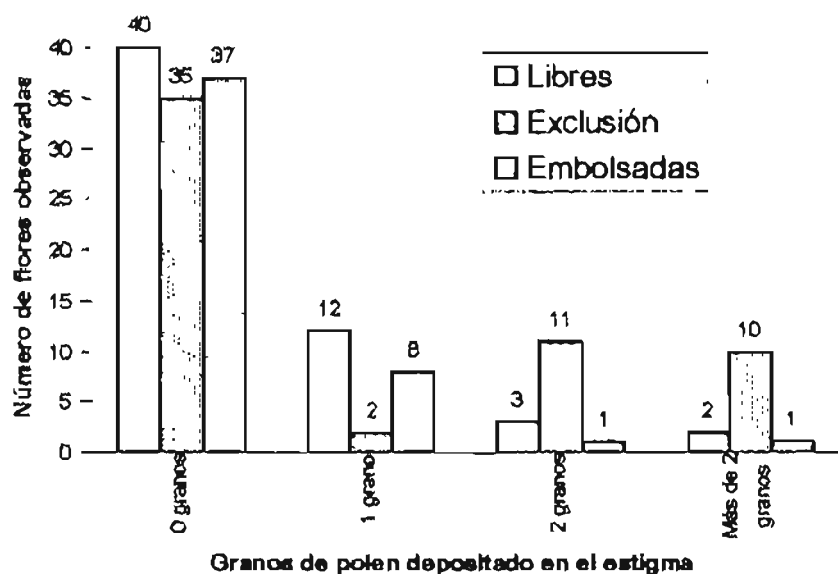


Figura 1. Número de flores de *Heliconia latispata* observadas con cargas de polen en el estigma; en tres tratamientos distintos: Polinización abierta (Libre), Tratamiento de exclusión (Exclusión) e inflorescencias embolsadas (Embolsadas). Golfito, 1998.

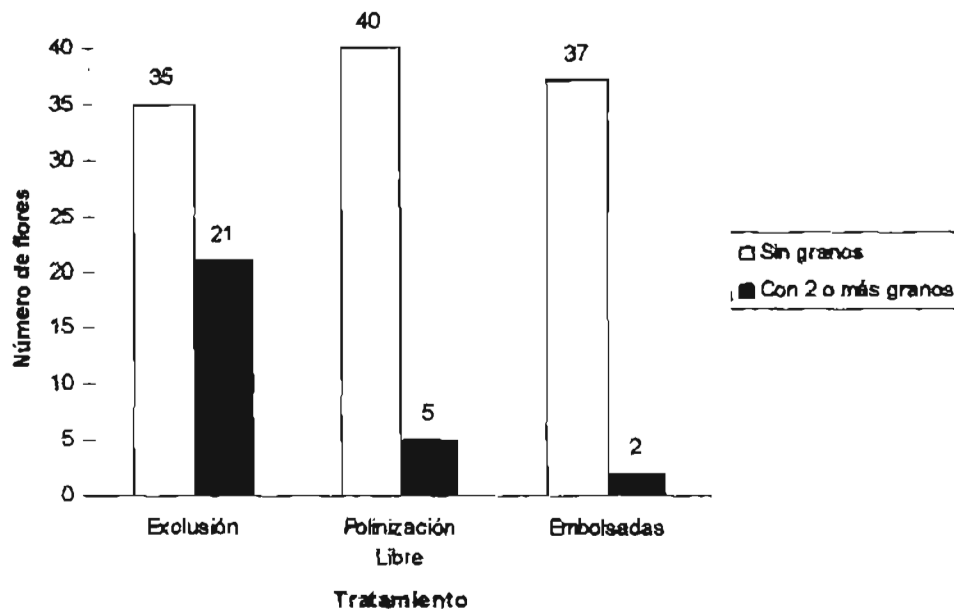


Fig. 2. Número de flores de *Heliconia latispata* observadas con cargas de polen de 2 ó más granos en el estigma ; en tres tratamientos distintos : Polinización Libre, Tratamiento de exclusión e inflorescencias embolsadas. ($\chi^2 = 18.3$; g.l. = 2 ; $p < 0.001$).

Consumo de frutos de *Piper friedrichsthali* (Piperaceae) por parte de aves y murciélagos

Gabriela Chavarría Soley

Las relaciones existentes entre animales consumidores y plantas pueden ser de antagonismo o mutualismo (Fleming y Sosa, 1994). Una relación de antagonismo se da, por ejemplo, cuando los animales actúan como herbívoros o como depredadores de semillas. Cuando los organismos realizan polinización o dispersan semillas, la relación es de mutualismo. La dispersión de semillas provee una variedad de beneficios para las plantas como son escape de enemigos naturales, escape de competidores (como los padres), colonización de nuevos hábitats, aumento en flujo génico y tasas de exogamia más altas (Fleming, 1988).

En general, los mamíferos consumen frutos grandes y de color anaranjado, amarillo, café o verde; mientras que los que comen las aves son usualmente pequeños y de color rojo, negro, blanco, azul, morado o mezclas de colores (Janson, 1983). Los frutos característicos que consumen los murciélagos son de colores pardos, producen olor fuerte, algunas veces su tamaño es grande y están ubicados lejos de las hojas de las plantas (Fleming, 1988).

Las infrutescencias del género *Piper* son de color verde y poseen un olor bastante fuerte, por lo cual encajan dentro de la categoría de frutos consumido por murciélagos. Según la literatura, las aves evitan el consumo de frutos de color verde (Knight y Siegfried, 1983; Gautier-Hion *et al*, 1985); sin embargo, existen reportes de varias especies de aves que incluyen *Piper* en su dieta (Wheelright *et al*, 1984; Palmeirim *et al*, 1988).

En este estudio se cuantificó el consumo de infrutescencias maduras e inmaduras de *Piper friedrichsthali* realizado por aves y murciélagos, con el objetivo de establecer cuál de los dos grupos es el principal consumidor de frutos de esta planta y si están actuando como dispersores o depredadores de semillas. Además, se estudió el efecto de varios factores como altura del fruto, densidad de frutos y altura de la planta sobre el consumo de frutos de *P. friedrichsthali*.

Métodos

El estudio se realizó durante los días 18 al 21, 21 al 25 de enero y 1 al 5 de febrero en la Quebrada Cañaza, localizada en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. A lo largo de la orilla del río se escogieron 15 plantas de *Piper friedrichsthali*, incluyendo ambos lados de la quebrada. En estas 15 plantas se marcaron las infrutescencias maduras o "casi maduras" en la base con tinta indeleble y a cada una se le asignó un número que se escribió en la hoja opuesta a la infrutescencia. (Los frutos maduros son oscuros, engrosados y con semillas negras; los "casi maduros" están empezando a engrosarse y presentan semillas de color café). Además, se determinó la altura del suelo a la que se encontraba cada fruto, su longitud y la altura de las plantas. Los frutos se agruparon en categorías de altura: categoría uno, si se encontraban a una altura menor o igual a un tercio de la altura de la planta; categoría dos, si se encontraba a una altura entre un tercio y dos tercios de la altura de la planta y categoría tres si se encontraba a una altura mayor a dos tercios de la altura total de la planta. Las plantas utilizadas en el estudio variaron entre 0.4 y 3 metros de altura.

Durante los días del estudio se revisó los frutos marcados aproximadamente a las 6:00 am y a las 4:30 pm para determinar cuantos habían desaparecido de las plantas. Además, se anotó cambios en el nivel de madurez del fruto. Se hizo distinción entre cuando los frutos fueron removidos totalmente y cuando se encontró que faltaba solo un pedazo. Todas las mañanas, después del conteo de frutos, se revisó nuevamente las plantas y se marcó los frutos nuevos que maduraron o que estuvieran a punto de madurar. Por último, en los sitios donde se encontraba cada planta se observó la abundancia de frutos en la zona y se estimó la densidad de frutos como alta o baja.

Se realizó un ANDEVA de tres vías para determinar si existen diferencias en el número de frutos comidos de acuerdo con densidad de frutos, altura de la planta y altura del fruto. Para comparar el número de frutos comidos durante el día y la noche, los maduros con los casi maduros y la distribución de maduros respecto a casi maduros durante el día y la noche se utilizaron pruebas de chi cuadrado.

Resultados

En total, en las 15 plantas se marcaron 624 frutos de los cuales 327 fueron comidos. Los frutos comidos tenían en promedio una longitud de 9.5 cm (desv est =5.5 cm) y una altura sobre el suelo de 92 cm (desv est=51cm).

Los datos muestran que se consumen más frutos durante la noche que durante el día ($\chi^2=98.99$, g.l.=1, $p<0.001$; fig. 1); el 85% de los frutos desaparecieron durante la noche y 15% durante el día. Además, existe una clara preferencia por frutos maduros sobre los casi maduros ($\chi^2=101.8$, g.l.=1, $p<0.01$; fig. 2); sin embargo, aún cuando se consumen más frutos maduros, el 14% de los frutos comidos no estaban totalmente maduros.

La razón de frutos maduros a casi maduros que se consume durante el día y la noche es similar ($\chi^2= 1.20$, g.l.=1, $p=0.27$; fig. 3). De los frutos consumidos por pájaros en el día, el 28% estaban casi maduros y de los consumidos por murciélagos un 13% estaban casi maduros.

Del total de frutos comidos, a 9 les faltó sólo un pedazo y 7 presentaron un patrón de frugivoría en el que se comen la pulpa y semillas dejando la vena central de la infrutescencia intacta. El resto de los frutos fueron eliminados por completo, desde la base.

Se encontró que existe un efecto de la densidad, ya que en los sitios con alta densidad de frutos hubo un mayor consumo ($F=13.48$, g.l.=1, $p=0.001$). Por el contrario, no existe un efecto de la altura de la planta ($F=0.02$, g.l.=2; $p=0.99$) ni la altura del fruto ($F=0.53$, g.l.=2, $p=0.53$) sobre el número de frutos consumidos.

Discusión

Los datos obtenidos indican que los factores más importantes en determinar si un fruto de *Piper friedrichsthali* es removido o no son la densidad de frutos en la zona y el grado de madurez de este. En esta especie, un fruto en un sito de alta densidad tiene una mayor probabilidad de ser comido que uno que se encuentre en una zona de baja densidad de frutos; un fruto maduro tiene una mayor probabilidad de ser comido que uno casi maduro. Para esta especie de *Piper* la altura de la planta y del fruto no son factores muy importantes en determinar si el fruto es consumido o no.

Es importante mencionar que probablemente no se puede atribuir el consumo total de frutos únicamente a aves y murciélagos. Durante el estudio se encontraron hormigas comiendo frutos de *P. friedrichsthali*; este fenómeno ha sido observado en otra especie de *Piper* (J. Torres, com. pers).

A partir de los datos obtenidos no queda claro cuál animal es el que se lleva solamente una parte del fruto. Palmeirim, *et al* (1989) mencionan que esto lo hacen los pájaros, mientras que los murciélagos se llevan el fruto completo; sin embargo este tipo de consumo se encontró tanto para la noche como para el día. Se ha propuesto que cuando falta un pedazo es porque el animal probó el fruto y se dió cuenta de que no estaba maduro (O'Donnell, 1989), pero de los 9 frutos que fueron consumidos de esta forma solamente uno no estaba maduro.

Es posible que se esté sobrestimando el número de frutos consumidos por frugívoros ya que algunos de ellos pueden haber caído si estuvieron maduros por varios días y no fueron consumidos. Aunque se revisó el suelo debajo de las plantas en busca de frutos caídos, algunas plantas presentaban ramas sobre el río y si un fruto cayó al agua la corriente lo pudo haber arrastrado.

El consumo de *Piper* es alto en murciélagos filostómidos; es común encontrar miembros de las subfamilias Carolinae, Stenoderminae y algunos filostómidos como *Phyllostomus* que consumen estos frutos al menos durante una parte del año (Heithaus *et al*, 1975; Howell y Burch, 1974; Palmerim *et al*,

1989). La escogencia de alimento en murciélagos filostómidos generalistas no es del todo oportunista. Diferentes géneros de murciélago aparentemente seleccionan ciertos géneros de frutos. Para *Carollia* y *Stumira*, por ejemplo, los frutos de *Piper* son parte de la base de su alimentación (Fleming, 1988). Para las aves, por el contrario, los frutos de *Piper* usualmente constituyen una porción mucho menor en su dieta (Palmeirim *et al.*, 1989).

En un estudio realizado en Monteverde se reportaron tres especies de aves que fueron observadas ocasionalmente consumiendo frutos de *Piper* (Wheelwright *et al.*, 1984), entre ellas *Thraupis episcopus* (Thraupidae). Según Palmeirim y colaboradores (1989), la mayoría de reportes de aves comiendo frutos de *Piper* son para miembros de la familia Thraupidae. Ellos proponen que es posible que estos pájaros tengan mayor habilidad para agarrar los frutos que son relativamente grandes con su pico y arrancar la pulpa. Durante el presente estudio se observó en la Quebrada Cañaza dos individuos de *Thraupis palmarum* consumiendo frutos de *P. friedrichsthali* (P. Cisneros, com. pers.).

Realmente no se encontró evidencia para suponer que exista una competencia fuerte entre aves y murciélagos por frutos de *P. friedrichsthali*. Durante el día existen frutos maduros disponibles que no son aprovechados por las aves, ya que probablemente no forman parte de los componentes principales de su dieta; el consumo de frutos de *Piper* en aves parece ser más esporádico.

En otro estudio realizado con *P. friedrichsthali* se encontró que el 89% de los frutos fueron consumidos durante el día y 39% durante la noche (Palmeirim *et al.*, 1989), lo cual contrasta completamente con los resultados del presente estudio. Ese estudio fue realizado en la estación biológica La Selva; es posible que la diferencia en resultados se deba a que en esa zona haya un mayor número de pájaros frugívoros consumidores de *Piper*. Además, ellos utilizaron únicamente 3 plantas en esa parte de su investigación. Para *P. hispidum* se ha encontrado que 89% de los frutos desaparecen durante la noche y 11% durante el día (O'Donnell, 1989); estos resultados son similares a los obtenidos para *P. friedrichsthali* en la Quebrada Cañaza.

Los datos del presente estudio muestran que aunque las infrutescencias de *P. friedrichsthali* tienen las características propias de frutos consumidos por murciélagos y la mayoría de los frutos desapareció durante la noche, una proporción baja de estos está siendo consumida por aves. Esto lleva a la conclusión de que no se puede ser muy estricto al hablar de cuál es un fruto típico de murciélago y cuál es un fruto típico de pájaro. Se ha propuesto que parece existir poca especialización evolutiva en las interacciones entre plantas adaptadas a zooecoria y los frugívoros dispersores; por lo general una planta no tiene como dispersor a un solo grupo de organismos sino que lo común es encontrar plantas con múltiples dispersores (Wheelwright y Orians en Gautier-Hion *et al.*, 1985).

El olfato juega probablemente un papel importante en la detección de frutos por parte de los murciélagos. Aparentemente, ellos usan el olfato para distinguir entre frutos maduros e inmaduros y probablemente son más sensibles a los olores de sus frutos preferidos (Fleming, 1988). Las aves, por el contrario, se basan mucho en la visión para la localización de frutos (Gautier-Hion *et al.*, 1985) ya que su habilidad olfatoria es limitada (Fenton y Fleming, 1976). Para *P. friedrichsthali*, existe una ligera tendencia a que las aves coman más frutos inmaduros que los murciélagos, aunque no es una diferencia significativa (fig. 3). Es posible que este fenómeno se deba a que los frutos de *Piper* no sufren un cambio de color marcado al madurar y que las aves tienden a tomar más frutos inmaduros que los murciélagos por equivocación.

Se ha reportado que el paso de semillas por el tracto digestivo de los murciélagos puede en algunos casos aumentar el éxito de germinación de las semillas, aunque en otras plantas no tiene ningún efecto. Sin embargo, la pulpa de muchas especies de frutos es atacada por hongos que pueden matar las semillas; por lo tanto, el consumo de frutos por parte de murciélagos y otros

frugívoros beneficia a las plantas al reducir el número de semillas destruidas por hongos (Fleming, 1988). Aunque el desplazamiento que murciélagos como *Carollia* pueden brindar a las semillas no es muy grande, el consumo de estas es tan alto que hay seguridad de que miles de ellas caerán en el bosque y algunas llegarán a germinar (Fleming, 1988). Por estas y otras razones, como su buen sentido del olfato que les permite localizar los frutos con facilidad, los murciélagos son considerados buenos dispersores de *Piper*.

Los estudios anteriores indican que los murciélagos que comen *Piper* consumen únicamente frutos maduros (Fleming, 1988). Sin embargo, en el presente estudio se encontró que una pequeña proporción de los frutos de *P. friedrichsthali* consumidos por murciélagos (y también por pájaros) no estaban completamente maduros. Si algunos frugívoros están comiendo frutos inmaduros, esto implica que no sólo están funcionando como dispersores sino que también son depredadores de frutos. Sería necesario determinar, por medio de estudios de germinación, si las semillas de frutos "casi maduros" tienen la capacidad de germinar. Si las semillas casi maduras no germinan, ese 14% de consumo de frutos inmaduros representa un costo o daño que la planta debe asumir a cambio de los beneficios que obtiene de la dispersión de semillas maduras.

Bibliografía

- Fenton, M.B. y Fleming, T.H. 1976. Ecological Interactions between Bats and Nocturnal Birds. *Biotropica* 8(2):104-110.
- Fleming, T.H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. En: Estrada, A. y Fleming, T.H. (ed). 1986. Frugivores and seed dispersal. Dr W. Junk Publishers. EEUU. Pp:105-118.
- Fleming, T.H. 1988. The Short-tailed Fruit Bat. A Study in Plant Animal Interactions. The University of Chicago Press. EEUU. 365p.
- Fleming, T.H. y Sosa, V.J. 1994. Effects of Nectarivorous and Frugivorous Mammals on Reproductive Success of Plants. *Journal of Mammalogy* 75(4):845-851.
- Gautier-Hion, A.; Duplantier, J.M.; Quris, R.; Feer, F.; Sourd, C.; Decoux, J.P.; Dubost, G.; Emmons, L.; Erard, C.; Hecketsweller, P.; Mounzri, A.; Roussillon, C. y Thiollay, J.M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65:324-337.
- Heithaus, E. R.; Fleming, T.H. y Opler, P.A. 1975. Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest. *Ecology* 56(4):841-854.
- Howell, D.J. y Burch, D. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista Biología Tropical* 21(2):281-294.
- Janson, C.H. 1983. Adaptations of Fruit Morphology to Dispersal Agents in a Neotropical Forest. *Science*. 219:187-189.
- Knight, R.S. y Siegfried, W.R. 1983. Inter-Relationships Between Type, Size, and Colour of Fruits and Dispersal in Southern African Trees. *Oecologia* 56:405-412.
- O'Donnell, S. 1989. A Comparison of Fruit Removal by Bats and Birds from *Piper hispidum* S.W. (Piperaceae), a Tropical Second Growth Shrub. *Brenesia* 31:25-32.
- Palmerim, J.M.; Gorchov, D.L. y Stoleson, S. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? *Oecologia* 79:403-411.
- Wheelwright, N.T.; Haber, W.A.; Murray, K.G. y Gulndon, C. 1984. Tropical Fruit-eating Birds and their Food Plants: A Survey of a Costa Rican Lower Montane Forest. *Biotropica*.

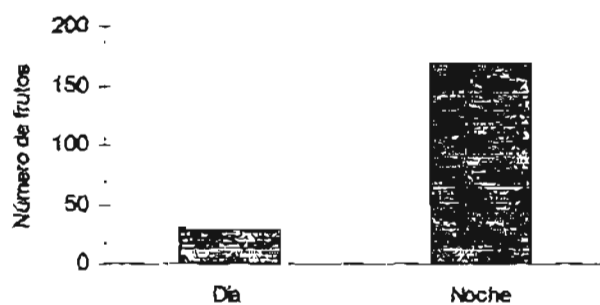


Fig. 1. Total de frutos de *Piper friedrichsthali* removidos por frugívoros durante el día y la noche. Quebrada Cañaza, Golfito, 1998. ($\chi^2=98.99$, g.l.=1, $p<0.001$)

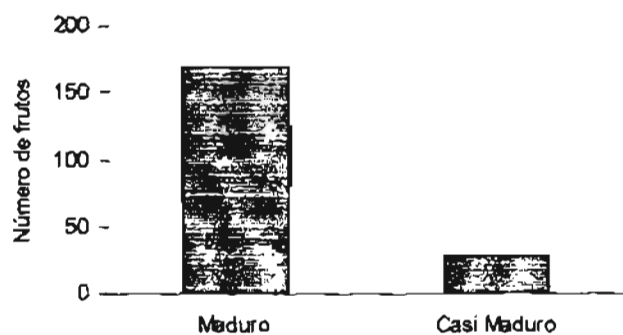


Fig. 2. Total de frutos de *Piper friedrichsthali* de dos niveles de madurez removidos por frugívoros. Quebrada Cañaza, Golfito, 1998. ($\chi^2=101.84$, g.l.=1, $p<0.001$)

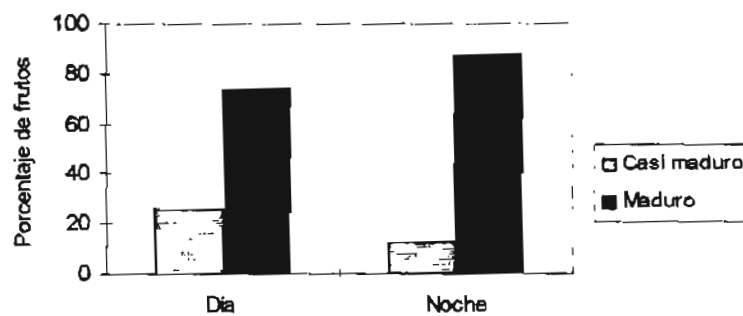


Fig. 3. Porcentaje de frutos maduros y casi maduros de *Piper friedrichsthalii* consumidos durante el día y la noche. Quebrada Cañaza, Golfito, 1998. ($\chi^2=1.2$, g.l.=1, $p=0.27$).

Efecto de la salinidad sobre la composición florística y estructural del manglar La Purruja, Golfito Puntarenas.

Tania Bermúdez Rojas.

Una de las características de los bosques naturales tropicales es su heterogeneidad en su composición florística. Sin embargo una de las excepciones la constituyen el manglar el cual forma un ecosistema dinámico de unas 4 a 6 géneros arbóreos; generalmente formando masas homogéneas y a veces entre mezcladas a lo largo de las costas (Estrada, 1979).

Para un ecosistema de manglares estable, se requiere un hábitat salino, ya que la mayoría de las especies son menos competitivas en habitats no salinos (Chong, 1988). El efecto de la salinidad forma parte de los efectos tóxicos (Espinosa, 1992), ya que existe un rango óptimo de salinidad para que cada especie se desarrolle adecuadamente, ya que sino podría causarle grandes daños, como poco crecimiento, infertilidad y hasta la muerte. Este y otros factores como la duración y frecuencia de las inundaciones, la microtopografía, etc favorece o restringen la distribución de cada especie, su forma de crecimiento y la regeneración natural de esta comunidad (Estrada, 1979).

La salinidad depende del balance entre el agua dulce y salada y este a su vez del clima y del aporte fluvial, por lo que el manglar es un sistema que depende de muchos factores que están íntimamente relacionados entre sí (Martín, 1988).

Este trabajo tiene como objetivo analizar la influencia de la salinidad y otros factores en la composición florística y estructural del manglar La Purruja, Golfito Puntarenas.

Métodos

El estudio se realizó en el manglar La Purruja, Golfito; zona que comprende aproximadamente 70 ha. de manglar, en el mes de Enero y primera semana de febrero (época seca).

Se realizaron seis transectos de 100 metros cada uno, ubicándolos de acuerdo a la posición del mar y de un canal central que lo atraviesa. La disposición de estos transectos fue dividir la zona de trabajo en tres partes. La primera llamada sitio 1 (0 metros) es la parte más alejada del mar y más arriba del canal (colinda con fincas), trasando los transectos 1 y 2 a cada lado del canal. La segunda zona llamada sitio 2, se ubica 300 m. canal abajo, colocando el transecto 3 (que no se midió los 100 m. ya que a los 75 m. apareció un cerro) y 4 a cada lado del canal. La última zona (sitio 3) ubicada a 600 m. del sitio 1, es la más cercana al mar, ubicando en esta los transectos 5 y 6 (fig. 1).

A lo largo de cada transecto se midió la salinidad cada 10 metros en periodos de marea baja con un refractómetro de mano (marca Westover, modelo RHS-10ATC) y se analizaron todos los árboles ubicados a 5 m. de cada lado del punto, su altura, Dap (diámetro a la altura del pecho) y especie.

Se realizó correlaciones entre las salinidades de cada sitios, con su altura y Dap. Se utilizó un análisis de varianza para observar diferencias entre la concentración de sal, sitio, altura y Dap. Por último se estimó un Chi-Cuadrado para observar diferencias de especies entre los sitios.

Resultados

En la figura 2 se observa que *Rhizophora racemosa* tienen el mayor número de individuos en el sitio 2 (300 mtrs) que comprende el transecto 3 y 4, seguido por *Rhizophora mangle* con un mayor

número de individuos en el sitio 3 (600 m.), sin estar casi presente en el sitio 2. *Avicennia germinans* y *Pelliciera rhizophorae* están presentes solo en el sitio 1 y 2 con pocos individuos y ningún representante en el sitio 3. En el sitio 1, específicamente en el transecto 2 podemos notar la presencia del helecho *Achrostichum aureum*.

En la figura 3 se puede observar que la salinidad forma un gradiente conforme nos acercamos al mar. Se utilizó un análisis de varianza para determinar si hay diferencias entre la salinidad del suelo con respecto al sitio siendo significativa ($F=9.95$, $p=0.000196$).

La altura del manglar muestra una diferencia significativa con respecto al sitio ($F=25.95$, $p=0.00$), presentando las alturas más bajas en el sitio 3 (fig. 4). El sitio 2 presenta los Dap más grandes (fig. 5), presentando diferencias significativas con los sitios ($F=6.79$, $p=0.000009$).

Para determinar si existen diferencias de especies respecto a los sitios se usó un chi-cuadrado dando no significativo ($\chi^2=0.052$, $p=0.050$, 1 gl).

Se realizaron correlaciones en donde se puede observar una tendencia, que a medida que aumenta la salinidad disminuye la altura, en los tres sitios respectivamente ($R_1=-0.39$, $0.01 < p < 0.005$; $R_2=-0.253$, $0.05 < p < 0.025$; $R_3=-0.67$, $p < 0.0005$). Con el diámetro (Dap), solo se presenta una correlación con la salinidad en el sitio 1 ($R=0.28$, $0.025 < p < 0.01$), siendo no significativa en el sitio 2 y 3 ($R_2=0.014$; $R_3=-0.011$, $p > 0.25$).

Discusión

Avicennia germinans y *Pelliciera rhizophorae* crece en suelos más consolidados y maduros (Chong, 1988), esto explicaría la poca cantidad de estas dos especies en los transectos, que solo se encuentran en el sitio 1 y algunos en el 2, donde hay una menor entrada del mar; y el sustrato es más compacto y menos fangoso.

Rhizophora racemosa crece junto con *R. mangle*, normalmente atrás de este último, con suelos un poco más consolidados, a diferencia de *R. mangle* que crece principalmente a la orilla de los canales o cerca del mar donde el suelo es más suave e inestable (Jiménez y Soto, 1985), esto explica el gran número de individuos de *R. mangle* en el sitio 3 donde los transectos están paralelos al mar.

Es de esperar la presencia del helecho *Achrostichum aureum* en el sitio 1, ya que según Pizarro y Angulo (1994) las zonas del interior del manglar muchas veces están colonizadas por este helecho.

Debemos hacer notar que los rangos de salinidad varían de 15 a 34 ppm, es un rango amplio de variación el cual demuestra las diferencias entre los sitios, siendo los de más alta salinidad las zonas más cerca del mar. Según Jiménez (1994) las especies encontradas en el área de estudio pueden crecer adecuadamente en este rango, por lo que la influencia de la salinidad lo relacionamos con la posición de los árboles de acuerdo a los sitios (cercanía al mar), ya que la salinidad del sustrato está determinada a su vez por varios factores. Esto explicaría las pocas diferencias de especies en los distintos sitios.

Estos mismos factores podrían influenciar que la altura y Dap entre los sitios difieran, ya que los árboles más cercanos al mar disminuyen su altura, por razones de apoyo al ser suelos más inestables (Espínosa, 1992).

El desarrollo estructural del bosque de manglar presenta una estrecha correlación con la salinidad del sustrato, a medida que la salinidad aumenta, la altura disminuye y viceversa (Mainardi, 1996), además de que los manglares del Pacífico Sur son de tipo ribereño en el que las salinidades disminuyen tierra adentro (Jiménez y Soto, 1985).

La no correlación entre el Dap y la salinidad en cada sitio (exceptuando sitio 1), podría deberse a que los transectos son de 100 m. cada uno, faltando adentrarse más para poder observar diferencias, ya

que hay vegetación completamente ligada al mar, en el que se observan extensiones muy grandes de árboles donde no se varían sus tamaños y composición .

Los manglares son ecosistemas muy importantes desde el punto de vista ecológico, debido a que presenta una de las más altas tasa de productividad primaria bruta del mundo. Sin embargo, su importancia no se debe exclusivamente a ello, por cuanto también juega un papel fundamental al proteger las costas contra la erosión y a los poblados costeros contra la acción del viento y mareas, siendo a la vez un sitio de obtención de recursos para las poblaciones que crecen a su alrededor (Espinosa, 1992), de ahí la importancia de conocer las variaciones florísticas del manglar, que pueden cambiar por la contaminación, erosión etc, y afectar la fauna relacionada con ella.

Bibliografía

- Chong, P. 1988. Propuesta de manejo forestal, planeamiento y utilización integral de los recursos de mangle, Reserva Forestal de Térraba-Sierpe, Costa Rica. Informe Técnico preparado para el Gobierno de Costa Rica. FAO/COS/8652. 190 p.
- Espinosa, A.R. 1992. Evaluación de la estructura y composición del bosque de manglar y lineamiento para su manejo silvícola en la reserva forestal de Térraba- Sierpe, Costa Rica. Tesis . CATIE, Turrialba, C.R. 154 p.
- Estrada, L. 1979. Rendimiento Volumétrico para algunas especies de Mangle. Bogota. Universidad Francisco José de Caldas. 134 p.
- Jiménez, J. A . 1994. Los manglares del Pacífico de Centroamérica. EFUNA. Heredia, C.R. 336p.
- Jiménez, J.A. y Soto, R. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 33: 25-37.
- Mainardi, V. 1996. El Manglar de Térraba-Sierpe en Costa Rica. CATIE, Turrialba. 90p.
- Martín, I. 1988. Programa de cooperación técnica, Manejo integral de un área de Mangar, Costa Rica. Reserva Forestal de Térraba-Sierpe Información básica. Informe preparado para el gobierno de Costa Rica. FAO. 180p.
- Pizarro, B; Angulo, H. 1993. Diagnóstico de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. Universidad Nacional, Heredia, C.R. 67 p

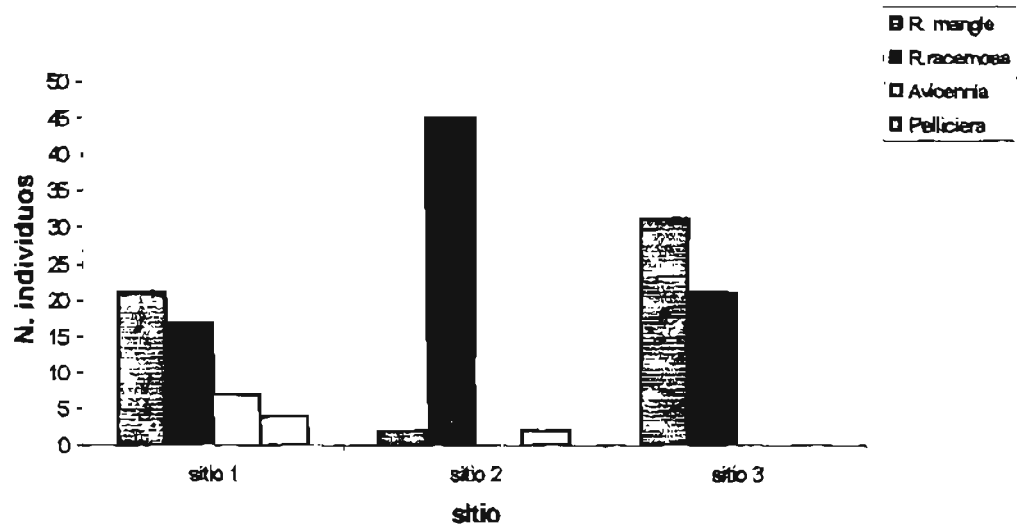


Fig 2. Número de individuos por Especie y sitio

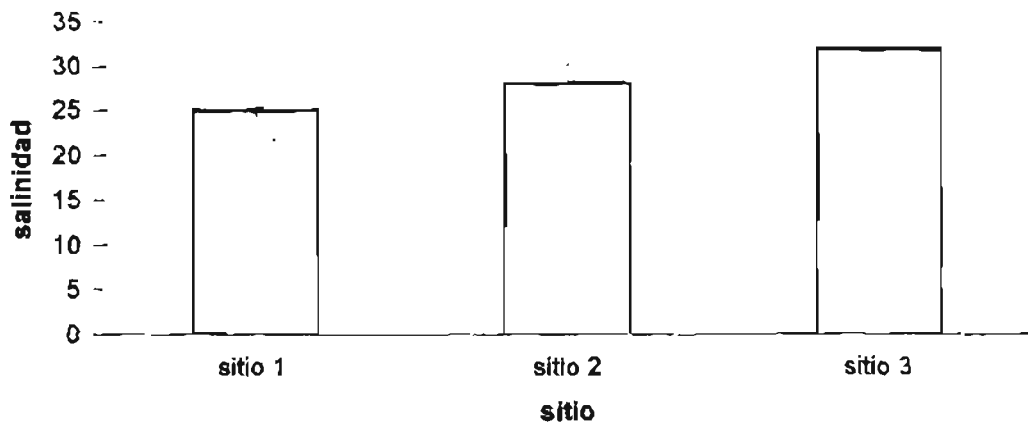


Fig 3. Promedio de la salinidad por sitio

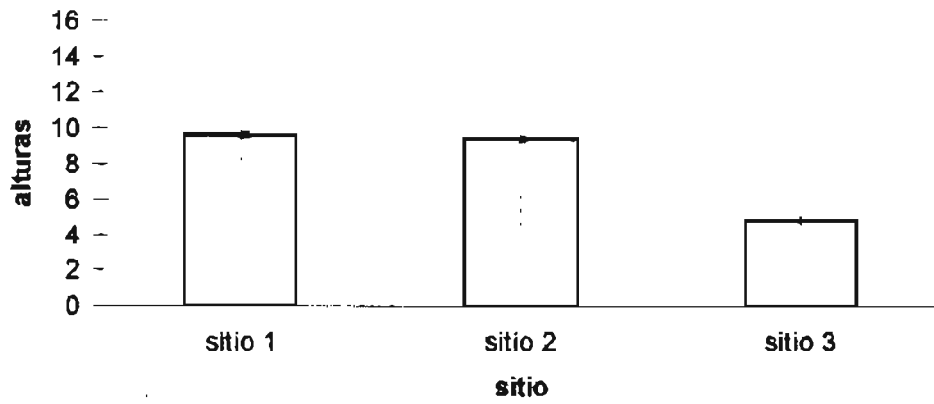


Fig 4. Promedio de altura por sitio

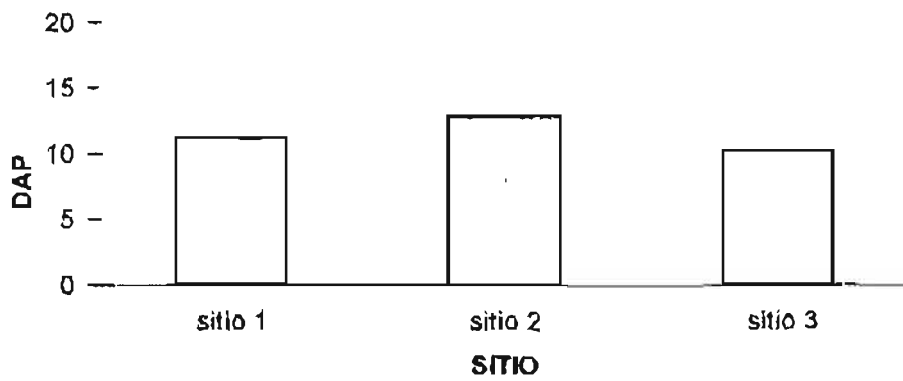


Fig 5. Promedio de diametro a la altura del pecho (DAP) por sitio

Análisis de la dinámica de agregación de mariposas del género *Marpesia* (Lepidoptera: Nymphalidae) asociadas con orina de mamíferos.

John Vargas Fonseca

La agregación de adultos de muchas familias de mariposas, alimentándose en las orillas de charcos, en heces de animal o carroña es un fenómeno frecuentemente observado (Arms, Fenny y Lederhouse, 1974; Payne y King, 1969; De Vries, 1987).

Este tipo de recursos probablemente permite a las mariposas disponer de los nutrientes que no fueron provistos al individuo en la fase larval, o que no están disponibles en el néctar de las plantas que visitan (Arms, Fenny y Lederhouse, 1974); en este sentido la evaporación del agua en las orillas de los charcos hace que el lodo húmedo aumente la concentración de nutrientes que en condiciones de ausencia de humedad serían inconsumibles por las especializadas estructuras bucales de los lepidópteros.

Las sustancias de interés en estas fuentes complementarias de nutrientes no son siempre alimento propiamente dicho. Por ejemplo, algunas itómidas y danaidas visitan plantas que tienen alcaloides pirrolisidínicos, los cuales usan como precursores en la biosíntesis de feromonas sexuales (Pliske, 1975 en Janzen, 1991) así mismo, Arms, Fenny y Lederhouse (1974) informan que individuos de las familias Papilionidae y Pieridae visitan arena humedecida con agua u orina para obtener sales de sodio, la cual utilizan como nutriente.

Aunque las agregaciones de mariposas en estos substratos son un fenómeno ampliamente demostrado e incluso muy utilizado en la descripción de la historia natural de muchos grupos (De Vries, 1987) la utilidad fisiológica y biológica de este comportamiento se encuentra aún en debate.

En Costa Rica, De Vries (1987) informa que los machos de las especies del género *Marpesia* son frecuentemente observadas en grandes grupos en lodo húmedo o a lo largo de los ríos, así mismo algunas de las especies del género visitan frutas podridas o heces frescos de mamífero, sin embargo no se encontraron mayores informes que asociaran estas mariposas con orina de mamífero.

El presente trabajo pretende documentar la relación entre las agregaciones de individuos del género *Marpesia* y arena húmeda con orina de mamífero, así como su dinámica de agregación en términos de especies involucradas, picos de actividad, y preferencia por disoluciones nitrogenadas y/o salinas.

MÉTODOS

El estudio se realizó los días 14, 18, 19, 21 y 28 de enero y del 1 al 4 de febrero de 1998, en las quebradas La Gamba y La Cañaza en el cantón de Golfito, provincia de Puntarenas, Costa Rica.

Los dos primeros días se colocó orina en sitios al sol y a la sombra cerca de la orilla de la quebrada y lejos de la misma, y se observó si se formaban agregaciones de mariposas.

Durante 4 días se realizó captura y marcaje (utilizando una red de golpe y red circular para mariposas, (fig. 1) de individuos que llegaron a sitios en los que se había colocado orina humana. Para cada individuo se anotó la especie, sexo y edad (se estimó según el grado de deterioro de las alas).

Se colocó en un playón de la Quebrada Cañaza durante 2 días consecutivos 4 trampas cilíndricas para mariposas, en cada una de las trampas se colocó 4 disoluciones en el siguiente orden: 1) Agua de mar; 2) Disolución de NaCl (5mol/L), 3) Orina humana y 4) Disolución de urea (7 mol /L). Cada trampa separada aproximadamente 2.5 m, las cuatro fueron colocadas en la franja de arena húmeda presente inmediatamente después de la orilla de la quebrada.

Las trampas fueron colocadas de las 0800 a las 1200 hrs, cada 30 minutos se marcaban los individuos capturados, anotando los mismos datos de la primera etapa de captura. Además se midió la temperatura del ambiente y el suelo en cada uno de los tratamientos, así como un quinto punto alejado de la orilla que no presentara arena húmeda ni escorrentía.

El procedimiento anterior se repitió en la quebrada La Gamba con la excepción de que no se colocaron las trampas, sino que se anotaba el número de individuos presentes en cada tratamiento, por periodos de 30 minutos, por otro lado las disoluciones de NaCl y urea en este día fueron preparadas en un tercio de la cantidad de orines que se utilizó en La Cañaza.

En ambos casos los tratamientos eran colocados el día anterior de las observaciones ya que, experiencias en días anteriores señalaban que el primer día, las disoluciones no eran muy atractivas para las mariposas, para el caso de La Cañaza las disoluciones se colocaron a las 0800 del día anterior a las observaciones y para la "Gamba" aproximadamente a las 1200 hrs del día anterior, la diferencia en la hora de colocación de los tratamientos se debió a problemas de traslado al sitio y no por un motivo justificable.

RESULTADOS

Las observaciones indican que las agregaciones se forman en sitios completamente al sol, en la orilla de la quebrada donde se observa arena húmeda o con algún grado de escorrentía, sitios completamente a la sombra o alejados de la orilla de la quebrada con arena seca no despertaron el menor interés en las mariposas.

Se recolectaron un total de ocho especies diferentes en 91 individuos capturados, la curva de número de especies según esfuerzo de recolecta muestra cómo desde la captura número 57, la curva tiende a estabilizarse (fig. 2) por lo que es probable que se hayan recolectado todas las especies que visitan el sistema. Todos los individuos capturados fueron machos.

Seis especies del género *Marpesia* fueron capturadas, *M. chiron*, *M. berania*, *M. merops*, *M. petreus* y *M. iole*, este género predominó en cuanto a individuos presentes en las disoluciones suministradas durante el estudio ($X^2=78.35395$, $gl=1$, $p<0.00001$), también de esta misma familia pero de la subfamilia heliconiinae se recolectaron individuos de la especie *Dryas iulia*. Además fueron capturados individuos de las familias Uranidae *Urania fulgens*, y algunos individuos de la familia Pieridae, ocupando los primeros el segundo lugar en cuanto a número de individuos vistos a través del estudio ($n=59$, fig. 3)

No se encuentran diferencias significativas entre las quebradas Gamba y Cañaza en cuanto a la proporción de individuos observados del género *Marpesia* (fig. 4; $X^2=8.824433$, $gl=4$, $p<0.06567$), sin embargo el número total de individuos observados en ambos sitios difieren significativamente entre sí (fig. 5; $X^2=5.25$, $gl=1$, $p<0.0255$). Por otro lado, el número de individuos de *U. fulgens* observados en La Gamba y La Cañaza sí difieren significativamente entre sí (fig. 7; $X^2=23.17021$, $gl=1$, $p<0.000001$), siendo mucho más abundantes en la Quebrada La Gamba

El número de individuos presentes en cada uno de los diferentes tratamientos en las dos quebradas, presentó diferencias significativas (Cañaza: $X^2=311.0635$, $gl=3$, $p<0.000001$; Gamba: $X^2=311021$, $gl=1$, $p<0.000001$). (fig. 5), es importante resaltar que para ambos casos las frecuencias más altas que se observaron corresponden a la trampa en la que se colocó orina.

Resulta interesante que el número total de individuos capturados en las trampas que eran orina pura (caso de La Cañaza) o una mezcla de orina y sal o urea (caso de La Gamba), no difieren significativamente entre sí ($X^2=1.185185$, $gl=2$, $p<0.552898$).

Todas las especies observadas durante el estudio estuvieron presentes en ambos sitios, con la excepción de *M. iole*, que no fue recolectada en La Gamba; en estos términos la mayoría de individuos del género *Marpesia* se observaron en la trampa en la que se utilizó solamente orina, (Fig. 6 y Fig. 7), siendo las más frecuentes *M. chiron* y *M. berania*, por otro lado debe resaltarse la marcada diferencia existente entre el número de individuos de *U. fulgens* observados entre La Cañaza ($n=7$) y La Gamba ($n=40$) ($X^2=23.17021$,

gl=1, $p < 0.00001$) así como el hecho de que en La Gamba los individuos de *U. fulgens* prefirieron los tratamientos en los que la orina fue reforzada con sal y urea (fig. 7).

En cuanto a la actividad a través de la mañana se puede observar que en la Gamba existen dos picos de actividad, uno para *U. fulgens* alrededor de las 0830 hrs y otro para el resto de las especies entre las 0930 hrs y las 1000 hrs (Fig, 8 y 9.).

Finalmente se encuentran marcadas diferencias entre el número de individuos jóvenes vs los viejos ($\chi^2=23.17021$, gl=1, $p < 0.00001$) en cuanto al total de individuos capturados durante el estudio (Fig 10)

DISCUSION

La especialización de las estructuras bucales de los lepidopteros limitan a éstos organismos a dietas completamente líquidas, (De Vries en Janzen 1991) por más rico que sea un lugar en términos de nutrientes críticos para las mariposas, éstas no podrán explotar ni la más ínfima cantidad, pues requieren de un mínimo de humedad para poder acceder al recurso, este hecho explica porque los sitios completamente secos no son atractivos para los insectos, ya que la fuerte evaporación reduce el recurso de interés a sus formas cristalinas. Por otro lado lugares con exceso de humedad implican para el animal un esfuerzo de filtración para obtener muy poco recurso.

Un dato muy interesante lo constituye el hecho de que *U. fulgens* fuera más frecuente en La Gamba, ya que es probablemente indicativo de que la vegetación y condiciones boscosas de ese sitio están en mucho mejor condición que la Cañaza, un factor que pudo haber sido determinante en este aumento, no sólo de colipatos sino de individuos en general entre La Cañaza y La Gamba, fue la eliminación de las trampas circulares las que probablemente eran percibidas por las mariposas, además la metodología de marcaje cada 30 minutos no permitió que la densidad de individuos en los tratamientos aumentara, por lo que en la Cañaza realmente no se lograron agregaciones muy numerosas, esto podría sugerir que existe un componente visual de agregación en estas especies. Otro aspecto interesante de los colipatos estudiados es que, difieran en el período de actividad de los adultos respecto a las otra especies de la agregación, el significado biológico de esta partición temporal del sistema no pareciera ser muy claro, menos si se considera que son especies que se han visto asociadas en migraciones (De Vries, 1987).

Las pruebas sobre preferencia de disolución ponen en evidencia que fuentes temporales y ricas en altas concentraciones de sales y nitrógeno son más apetecidas que aquellas en las que estos componentes estaban por separado, en estos términos, la visita a estos lugares puede deberse a que las mariposas obtienen precursores de feromonas sexuales y/o buscan sales para lograr un adecuado funcionamiento de sus sistemas nerviosos. La presencia de especies como *M. berania* podrían indicar que efectivamente las precursores de feromonas son la clave del asunto, pues se conoce de agregaciones nocturnas de machos de esta especie (Benson y Emmel, 1972). Los resultados que indican que existe un predominio de individuos machos refuerzan esta hipótesis, sin embargo debe considerarse que el criterio para la determinación de la edad probablemente no está seleccionando una muestra representativa de los individuos realmente jóvenes y viejos de la población, sin embargo como la utilización de feromonas en el grupo es algo muy común y ampliamente estudiado, no nos debería extrañar, que un nuevo grupo de ninfálidos este asociado con la utilización de esta estrategia para atraer hembras.

El hecho de que las especies más comunes en este estudio *M. chiron* y *U. fulgens* estén asociadas con grandes migraciones (DeVries, 1978), refuerza la hipótesis que el recurso este siendo explotado, al menos por estas especies para mejorar la alta capacidad de vuelo y mantener la rapidez característica de las mariposas de ambientes riparios y en especial la de estos géneros que es ya conocida por muchos autores (DeVries, 1985; Lewis, 1987). Los requerimientos de las bombas biológicas sodio y potasio dependientes, en organismos de actividad física muy acelerada son muy amplias (Hainsworth, 1981) y requieren de una constante búsqueda de fuentes de este recurso, en estos términos las poco frecuentes apariciones de orina de mamífero en playones o bebederos representan una fuente que no se puede dejar de explotar ya que genera gran cantidad de recurso sin el esfuerzo que normalmente ocuparía el organismo para conseguir lo mismo.

No sería extraño la existencia de selección sobre aquellos individuos con mutaciones que les permitieran localizar estas escasas y efímeras fuentes, así como aquellos que lograran mejorar sus tácticas de reclutamiento. Sin embargo la evidencia en este trabajo no parece inclinarse por ninguna de las dos hipótesis, es opinión del autor que probablemente se está ante una mezcla de ambas propuestas, los machos de estas especies no sólo están obteniendo precursores de feromonas sino además cantidades considerables de sal que utilizan para su rápido vuelo y los largos desplazamientos que realizan durante las migraciones.

BIBLIOGRAFIA

Arms, K; Feeny, P y Lederhouse, R. C. 1974. *Sodium: Stimulus for Puddling Behavior by tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus**. Science, 185:372-374

Benson, W. W. y Emmel, T. C. 1972. *Demography of gregariously roosting populations of the nymphaline butterfly *Marpesia berania* in Costa Rica*. Ecology 54: 326-335.

DeVries, P. J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history*. Princeton university press. New Jersey. U.S.A. 328pp

DeVries, P. J. *An annotated list of the butterflies of parque nacional corcovado during the dry season*. Brenesia 14-15: 47-56.

Hainsworth, F. R. 1981 *Animal physiology Ed. Addison-Wesley publishing company California. U.S.A. 668pp*

Payne, J. A. 1969. *Lepidoptera associated with pig carrion*. Jour Lepid Soc 23(3): 191-195.

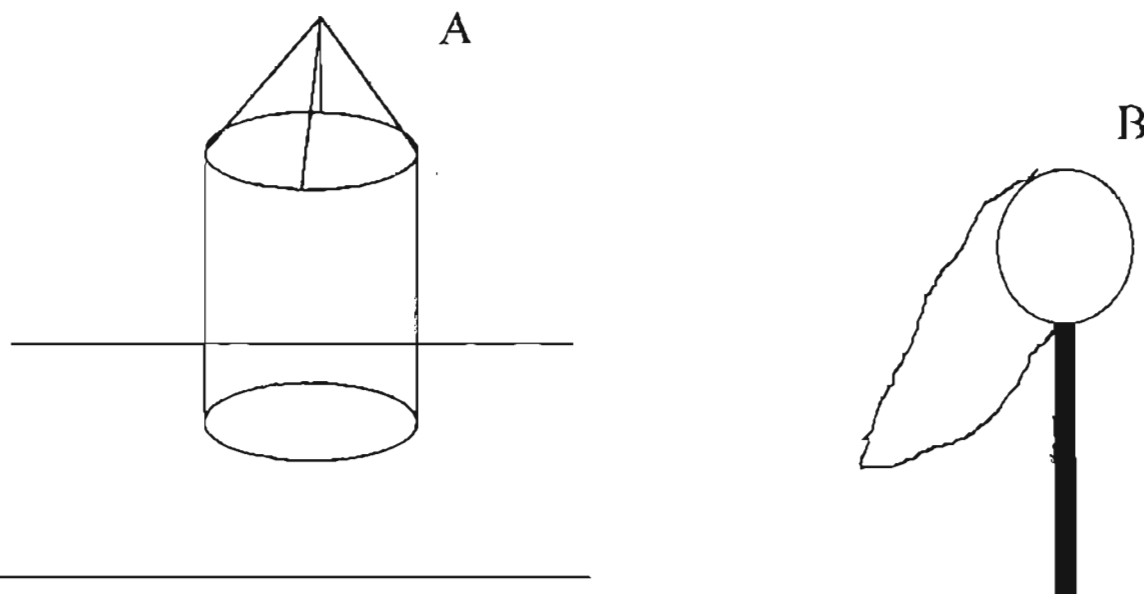


Figura 1. A)Red circular para mariposas B)Red de golpe

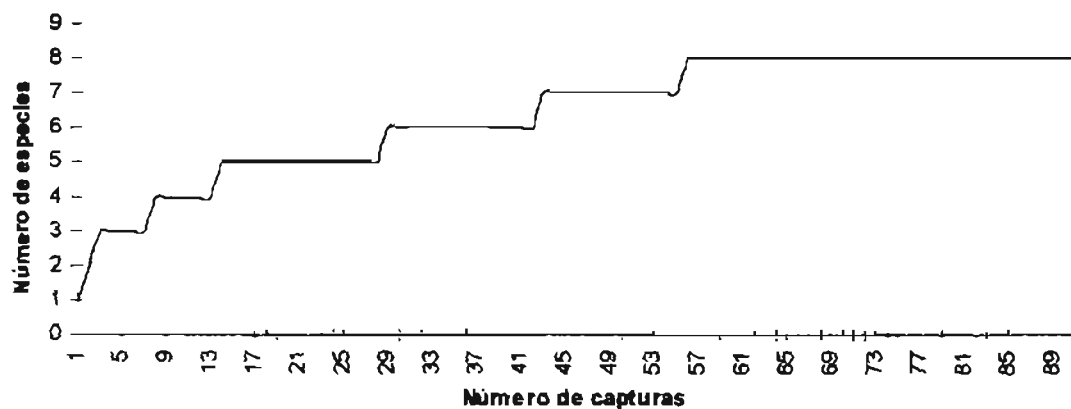


Figura 2. Número de especies nuevas según esfuerzo de captura.

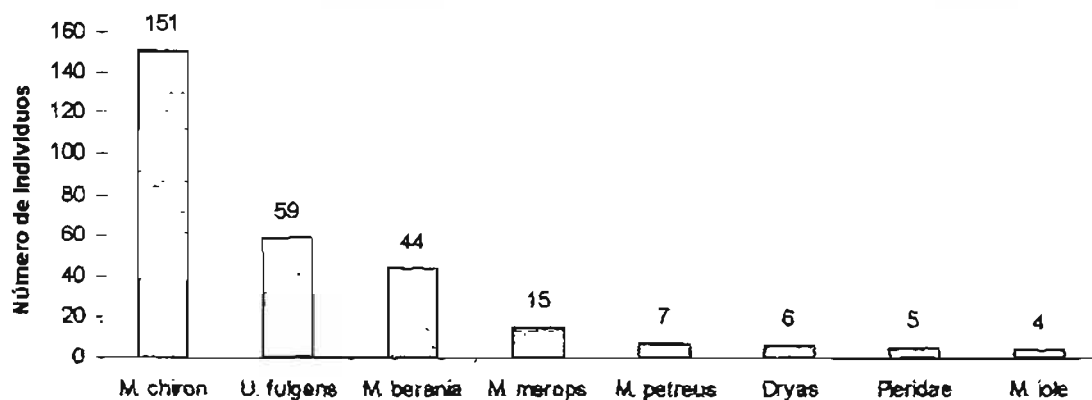


Figura 3. Número total de individuos capturados y observados durante el estudio

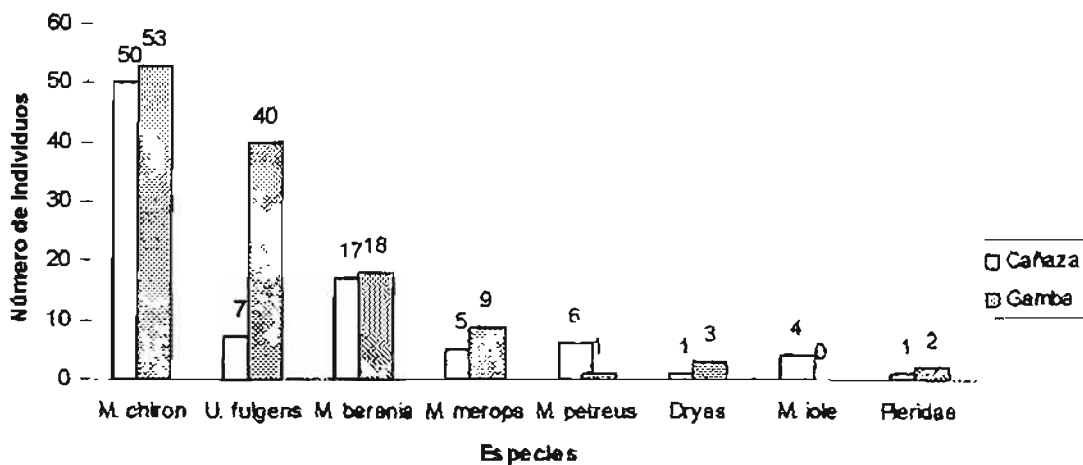


Figura 4. Número de individuos por especie y por sitio

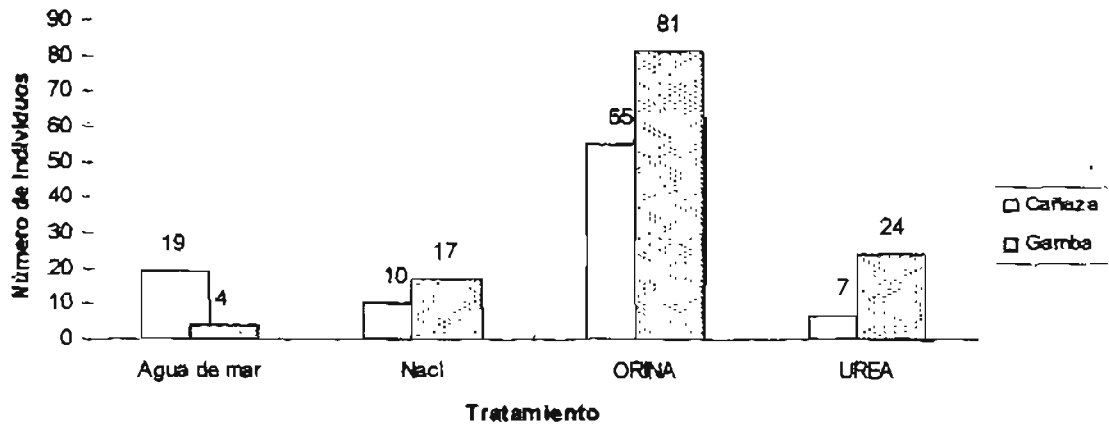


Figura 5. Número total de individuos por tratamiento para cada sitio

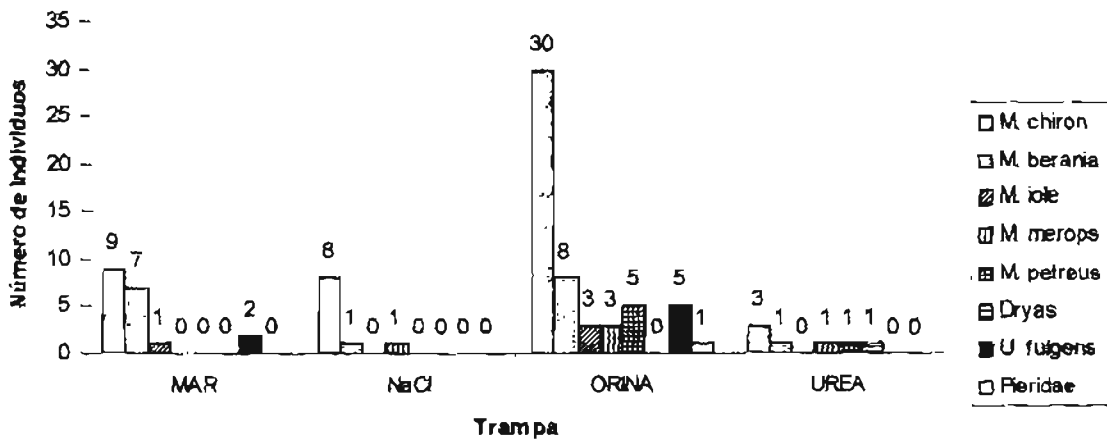


Figura 6. Número de individuos por especie por tratamiento para la Cafiaza

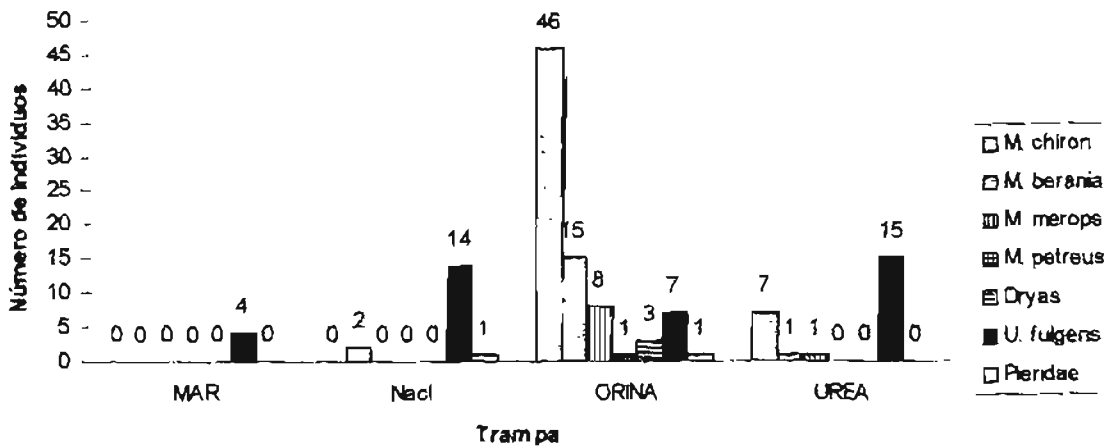


Figura 7. Número de individuos por especie por tratamiento para la Gamba

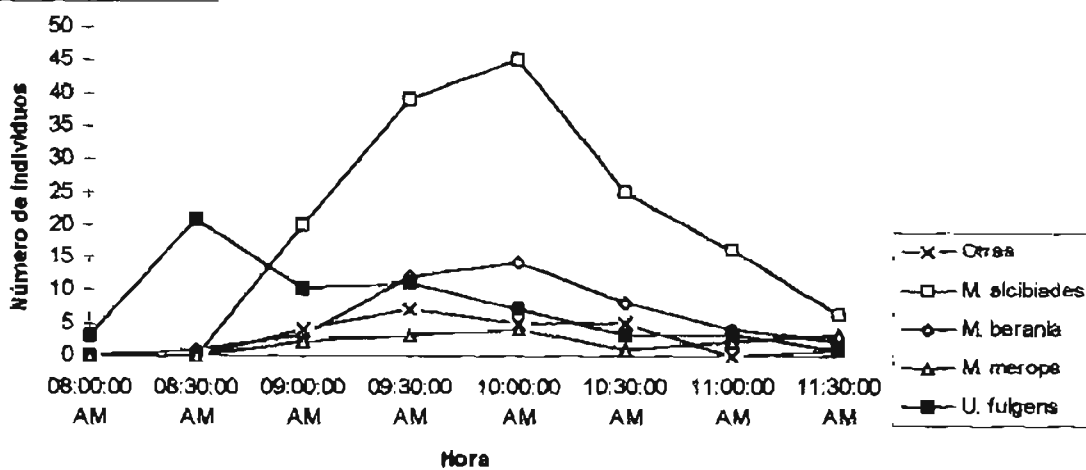


Figura 8. Actividad promedio de las especies más frecuentes a lo largo del día en todos los días de experimentación

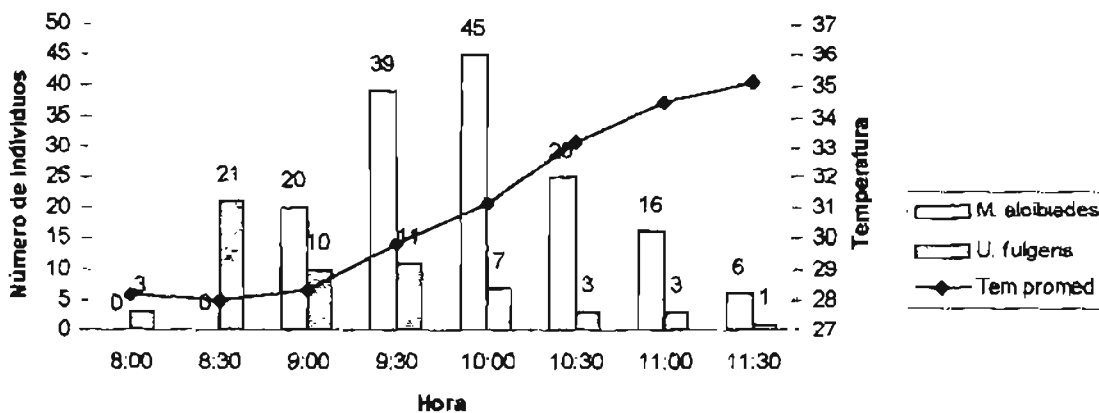


Figura 9. Variación en la actividad de *M. alcibiades* y *U. fulgens* según hora y temperatura

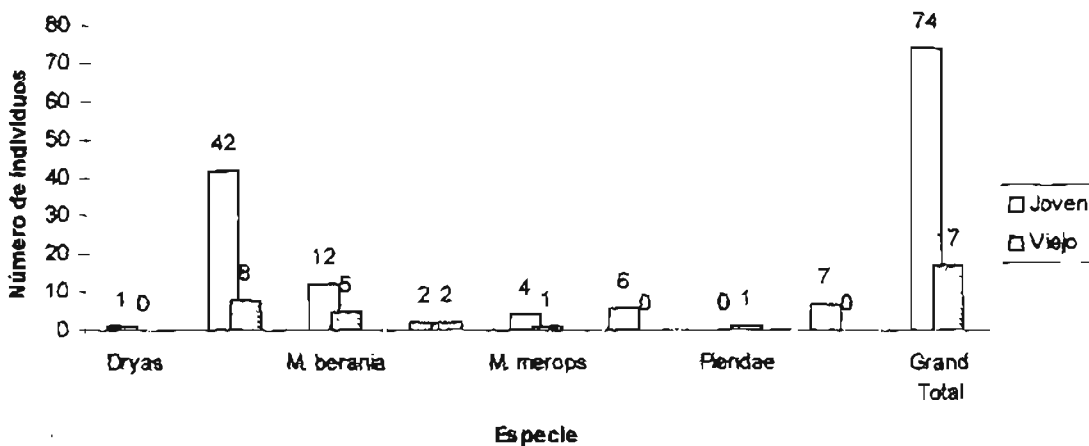


Figura 10. Proporción de individuos Jóvenes y Viejos por especie

Efecto de la salinidad en la distribución de macro invertebrados sésiles y caracoles asociados a las raíces de *Rhizophora spp* .

Patricia Azofeifa Arias

Los manglares se consideran como comunidades biológicas normalmente asociadas a los esteros de algunos ríos que desembocan al mar y que toleran cambios de salinidad, regulados por el ámbito de la marea y el flujo de agua dulce proveniente del continente. Estos cambios han influido a su vez en la distribución de los animales y plantas (Corrales, 1981).

Entre los animales que contribuyen en mayor medida a la biomasa en los manglares se encuentran los moluscos (Chong, 1988) . Se destacan dentro de éstos los gastrópodos *Littoraria varia* y *Littoraria zebra*, conocidos vulgarmente como caracol tachuela y caracol zebra por su superficie y el rayado que presentan.

Las raíces de los manglares constituyen un hábitat marino importante y poco común. Las esponjas, ostiones, cirripedios y otros organismos sésiles colonizan las raíces del mangle. Entre los moradores de las raíces, quizás el más interesante es el isópodo labrador de madera *Sphaeroma peruvianus* , que se encuentra principalmente en las raíces fúlcneas y aéreas de *Rhizophora spp*, haciendo que parezcan un queso suizo (Simberloff, 1991).

Este isópodo junto con el cirripedio *Balanus sp*, son considerados organismos beneficiosos al atribuírseles el causar la ramificación de las raíces (Cintrón, 1990).

Sin embargo, el isópodo es causante de un lento crecimiento en las raíces (Jiménez, 1994). Lo anterior podría deberse al constante taladrear dentro de las raíces, provocando una disminución en los nutrientes de las mismas y en consecuencia una tasa de crecimiento mucho más lenta.

El objetivo de este trabajo es determinar la distribución de los macro invertebrados sésiles y caracoles asociados a las raíces de *Rhizophora spp* y además, comprobar si dicha distribución está influenciada por las concentraciones de sal presentes en el sitio de estudio.

METODOS

El estudio se realizó durante los meses de enero y febrero en el manglar La Purruja en Golfito , Puntarenas. Este manglar tiene un área de 70 hectáreas. Se trabajó con el género *Rhizophora spp* (Rhizophorae) por las características anatómicas de sus raíces, idóneas para la fauna de organismos asociada a ellas. Se trazaron seis transectos teniendo como punto de referencia el canal central del mangle (Anexo.1). La orientación de los transectos se basó en la ubicación del mar, en las fincas y cerros aledaños al mangle.

A un lado del canal central se ubicaron los transectos 1, 3 y 5 de 100m., 75m. y 80m. de longitud cada uno y separados cada 300m. Del otro lado del canal, se colocaron los respectivos transectos pares : 2, 4 y 6, de 40m., 100m, y 100m. de longitud por llegar al límite de la distribución de *Rhizophora spp*.

Los transectos 1 y 2 se ubicaron en la zona más interna del mangle (0m.) que colindaba con fincas. Los transectos 3 y 4 se ubicaron en la zona media del mangle (300m.). Los transectos 5 y 6 se ubicaron en la zona más externa (600m.). En cada transecto se marcó un máximo de

cinco puntos de estudio, cada uno separado por 20m. De esta forma, se obtuvo un máximo de cinco puntos en los transectos de 100m. (1, 4 y 6) y un mínimo de dos puntos en el transecto 2.

Cada punto se dividió en cuatro cuadrantes de acuerdo a los puntos cardinales y en cada uno de ellos se tomó el árbol más cercano (a no más de 3m. del punto). En cada uno de los árboles se colectaron todos los moluscos hallados en forma manual hasta la altura máxima marcada por la marea, y fueron depositados en bolsas plásticas para su identificación posterior, según la metodología seguida por Casting (1979). Utilizando un serrucho se cortaron tres raíces al azar en cada árbol que presentaran macro invertebrados sésiles asociados a ellas. Las raíces se colocaron en bolsas plásticas para su análisis posterior, siguiendo la metodología de Perry (1988).

Se utilizó una *andeva* para comparar la densidad de especies por zonas. Con correlaciones de rangos de Spearman, se determinó si la salinidad afecta el número de individuos por zona. Con un análisis de variancia de una vía se determinó las diferencias de salinidad por zona. Para determinar la diversidad de especies por zona y su equitatividad, se calculó índices de Shannon en base exponencial y de equidad. Para determinar la similitud entre las zonas, se calculó un índice de similitud de Morisita.

RESULTADOS

Existe diferencia significativa entre las concentraciones de sal y las tres distintas zonas dentro del sitio de estudio (0m., 300m. y 600m.) ($F = 0.653, p = 0.00$). A 0m. la salinidad es menor que a 600m. (Fig. 2).

Existe relación entre la concentración de sal y la densidad de individuos en las anémonas ($r = -0.409, p = 0.047$) (Fig. 3) y en las esponjas ($r = 0.653, p < 0.001$) (Fig. 11). Al aumentar la salinidad aumenta el número de esponjas, mientras que el de anémonas disminuye. En el resto de las especies: *Littoraria zebra* ($r = 0.175, p = 0.413$) (Fig. 4); *Littoraria varia* ($r = 0.258, p = 0.224$) (Fig. 5); *Cerithidae pulchra* ($r = 0.301, p = 0.153$) (Fig. 6); *Sphaeroma peruvianus* ($r = -0.216, p = 0.310$) (Fig. 7); *Hexaplex brassica* ($r = 0.010, p = 0.963$) (Fig. 8); *Balanus sp* ($r = 0.061, p = 0.777$) (Fig. 9) y los ostiones ($r = -0.34, p = 0.104$) (Fig. 10), las diferencias no son significativas.

Hay diferencia significativa entre la densidad de individuos por raíz (Cuadro 1) entre Las zonas, en las siguientes especies: *Littoraria varia* ($F = 5.30, p = 0.014$) el mayor número de individuos se encuentra en la zona media del manglar (300m); *Littoraria zebra* ($F = 10.35, p = 0.001$) la mayor concentración de individuos se presenta a los 600m.; anémonas ($F = 3.95, p = 0.035$) su mayor número aparece a los 300m. y en las esponjas ($F = 200.20, p < 0.001$) que están presentes sólo a los 600m. En las otras especies, la diferencia no es significativa aunque existe una tendencia en su distribución por alguna de las tres zonas. *Cerithidae pulchra* ($F = 2.25, p = 0.130$), su mayor densidad es a los 0m., está ausente a los 600m.; *Hexaplex brassica* ($F = 0.91, p = 0.420$), está en mayor número a los 600m.; *Sphaeroma peruvianus* ($F = 2.49, p = 0.109$), ausente a los 600m., su mayor densidad es a los 300m.; *Balanus sp* ($F = 2.08, p = 0.150$), en mayor número a los 300m. y los ostiones ($F = 0.006, p = 0.812$) con densidades muy similares, siendo la mayor de éstas a los 600m.

En las zonas 1 y 2 se encontró la mayor diversidad (Cuadro 2), mientras que la menor correspondió para 600m. La diversidad máxima posible que puede encontrarse en un sitio se obtuvo en la zona de 600m., mientras que en la de orn. se obtuvo la menor.

La mayor similitud se encontró en las zonas 0m. y 300m. (Cuadro 3), mientras que las más diferentes fueron 300m. y 600m.

DISCUSION

Ecology, 69 (4).pp. 1064-1075.

Renaud- Mornant, J. 1971. Macrobenthos and meiobenthos from the closed lagoon of a polynesian atoll. Maturel Vavao (Tuamotu).Biotropica. Vol. 3 # 2. pp. 38-55.

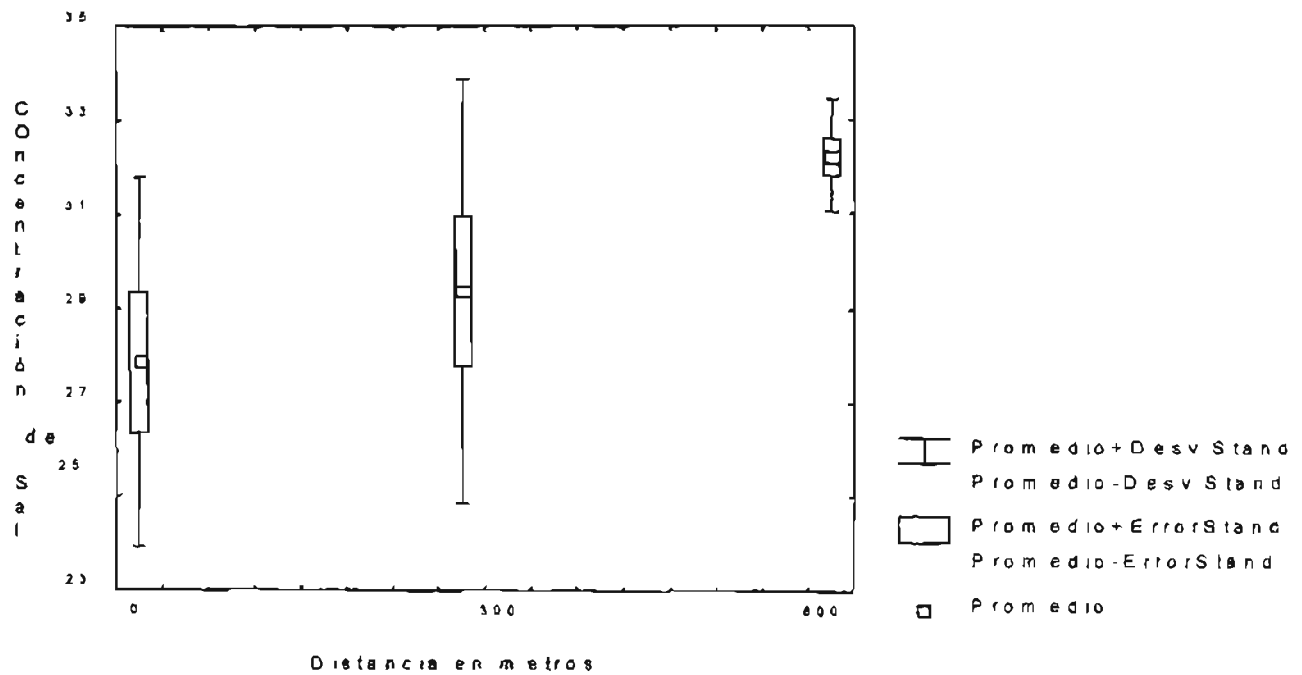


Fig. 2 Concentración de sal por transecto en el manglar La Purruja

Cuadro 1. Promedio \pm desviación estandar de la densidad de individuos por raíz. Manglar La Purruja

Transecto	0 m.	300m.	600m.
n	7	8	9
Especies	$x \pm s$	$x \pm s$	$x \pm s$
<i>Cerithidae pulchra</i>	0.15 ± 0.24	0.05 ± 0.12	----
<i>Littoraria varia</i>	0.63 ± 0.59	2.93 ± 2.28	1.44 ± 0.67
<i>Littoraria zebra</i>	0.71 ± 0.42	2.25 ± 0.96	3.48 ± 6.59
<i>Hexaplex brassica</i>	1.50 ± 1.54	2.34 ± 1.65	2.90 ± 2.67
<i>Sphaeroma peruvianus</i>	1.33 ± 0.93	1.60 ± 2.58	----
Anémonas	3.94 ± 7.38	43.26 ± 55.96	2.70 ± 6.00
<i>Balanus</i> sp	1.36 ± 1.49	9.57 ± 12.45	3.60 ± 6.19
Ostiones	0.12 ± 0.44	0.12 ± 0.35	0.17 ± 0.35
Esponjas	----	----	0.91 ± 0.19

Cuadro 2. Diversidad y equitatividad de especies por transecto. Manglar La Purruja.

Zona	H'	J'
0m.	2.0794	0.7975
300m.	2.0794	0.4915
600m.	1.9459	0.8958

Cuadro 3. Índice de similitud de Morisita

Zona	1	2	3
0m.	8	0.8667	0.7223
300m.	8	8	0.5070
600m.	6	6	7

Fig. 3 Relación entre la densidad de anémonas y la concentración de sal.

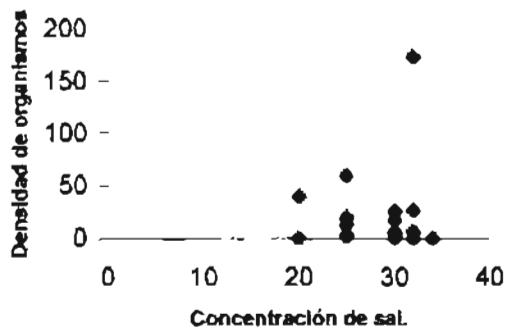


Fig. 4 Relación entre la densidad de Littoraria zebra y la concentración de sal.

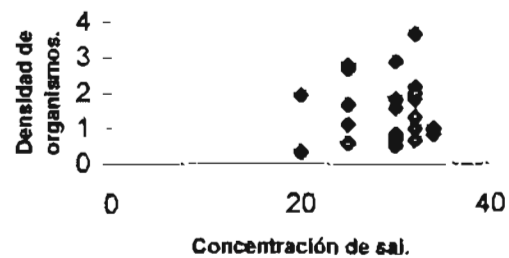


Fig. 5 Relación entre la densidad de *Littoraria varia* y la concentración de sal.

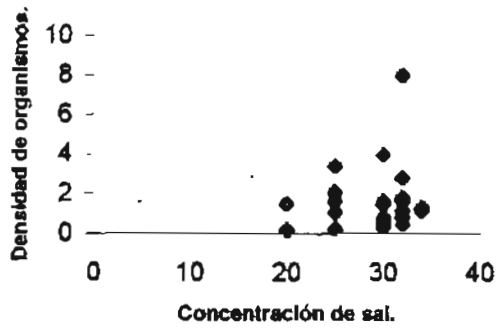


Fig. 6 Relación entre la densidad de *Cerithidae pulchra* y la concentración de sal.

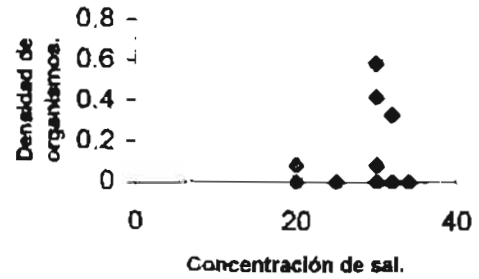


Fig. 7 Relación entre la densidad de *Sphaeroma peruvianus* y la concentración de sal.

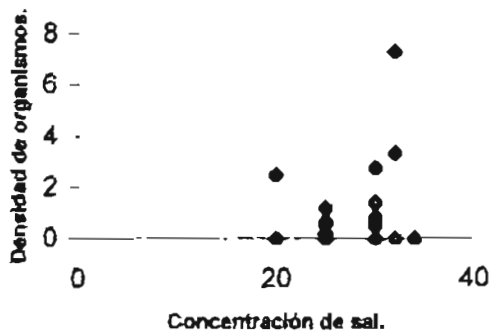


Fig. 8 Relación entre la densidad de *Hexaplex brassica* y la concentración de sal.

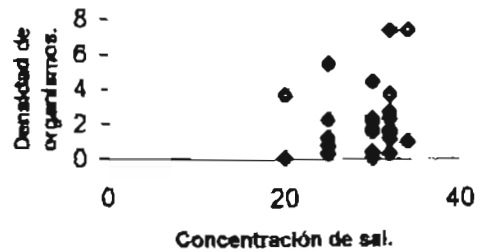


Fig. 9 Relación entre la densidad de Balanus sp y la concentración de sal.

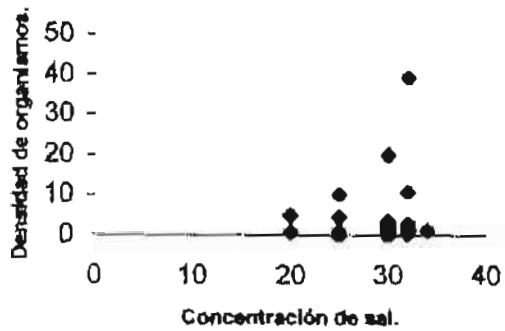


Fig. 10 Relación entre la densidad de ostiones y la concentración de sal.

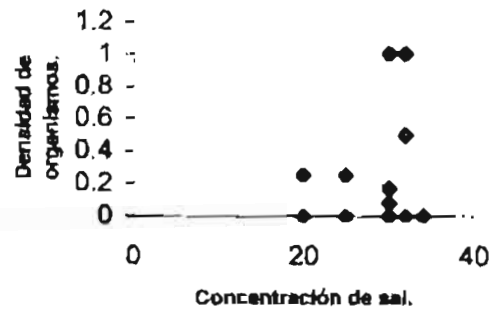
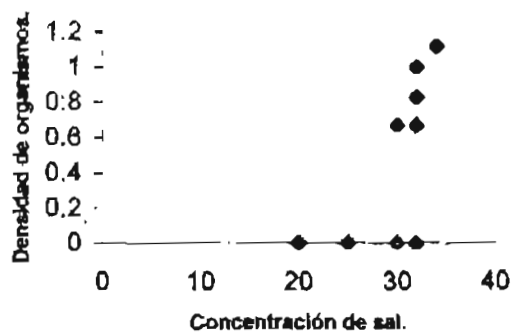


Fig. 11 Relación entre la densidad de esponjas y la concentración de sal.



Memoria de la calidad de presa en *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae)

Erwin Gamboa Segura

Las arañas están entre los grupos más diversos en la Tierra. Entre estos taxa, las arañas son excepcionales por su completa dependencia de la predación como estrategia trófica (Coddington y Levi, 1995). En *Argiope argentata* la captura de la presa consiste de una serie de estados funcionales como son (1) localización, (2) inmovilización y preparación para el transporte, (3) transporte y (4) orientación de la presa antes de ser devorada (Robinson, 1969). La localización consiste en la detección del sitio en que se encuentra la presa en la tela y depende de los receptores de vibración de la araña, mientras que la inmovilización de la presa se da por medio de mordiscos y/o envolvimiento con seda (Robinson, 1969). Las arañas se alimentan generalmente en el centro de la tela desde donde pueden detectar con mayor eficiencia lo que ocurre a su alrededor, por lo que necesitan transportar la presa desde el sitio de captura hasta este centro de actividad. Aunque las arañas pueden detectar una presa en la tela desde el sitio de captura, parecen ser incapaces de encontrarla sin regresar al centro (Robinson, 1969). Una vez que la presa está en el centro es manipulada y orientada antes de ser comida, lo cual le permite a la araña adoptar una posición adecuada para comer así como encontrar en la presa un sitio para insertar sus partes bucales (Robinson, 1969).

Se ha creído convencionalmente que las arañas son básicamente organismos automáticos de ocho patas cuyo comportamiento está regido en su mayoría por instinto (Jackson, 1995). No es tan apreciado que animales pertenecientes a grupos menos relacionados con los humanos también puedan poseer habilidades mentales inesperadas (Rodríguez, 1997). Un ejemplo de tales habilidades es la memoria, lo cual podría deducirse a partir de los distintos patrones de comportamiento observados en arañas durante la búsqueda de una presa.

En este trabajo se analizan las diferencias en el comportamiento de *Argiope argentata* al robar de su tela presas de distinto valor alimenticio para dicho predador. El objetivo de este estudio es comprobar que *A. argentata* tiene memoria no sólo de la presencia de una presa en su tela, sino también de la calidad de dicha presa.

Métodos

Los datos se colectaron entre los días 9 de enero y 6 de febrero de 1998 en una zona abierta rodeada de bosque, a unos 300 m.s.n.m. en Golfito, Puntarenas. Se estudió un total de 51 individuos. La mayoría de los especímenes de *A. argentata* (Araneae, Araneidae) se encontraron en una pequeña plantación (35 plantas aproximadamente) de piña (Bromeliaceae) y unos pocos en helechos y arbustos de la vegetación circundante.

Como presa se utilizaron grillos vivos a los que se les midió la longitud desde el extremo anterior de la cabeza hasta el extremo posterior del abdomen, para clasificarlos en dos tamaños: presa grande (3.00 ± 0.19 cm) y presa pequeña (0.82 ± 0.13 cm). A cada araña se le aplicaron dos tratamientos; uno con presa grande y otro con presa pequeña.

Las telas estaban construidas en forma casi vertical respecto al suelo y la araña en su estado pasivo se encontraba quieta colocada con la parte frontal hacia abajo y las patas agrupadas en pares formando una "X" en el centro de la tela. La presa se colocaba entonces en la parte inferior de la tela, en frente de la araña pero no muy cerca de ella. El robo de la presa se hacía cuando se encontraba suficientemente envuelta por la tela que secretaba la araña a su alrededor. La araña era espantada tocándola en la parte dorsal con las mismas pinzas con que era retirada la presa de la tela. Para remover

la presa envuelta se usaron, además de las pinzas, tijeras finas para cortar los hilos que la unían a la tela.

Cuando la araña se espanta se aleja de la presa y permanece inmóvil en otro sitio de la tela. Se midió el tiempo que demoró la araña en iniciar la búsqueda de la presa robada desde el momento en que fue espantada hasta el momento en que realizó algún movimiento de búsqueda (hacer jalones a la tela o caminar y palpar). El final del tiempo de demora marcaba el inicio del tiempo de búsqueda, el cual se extendía hasta el momento en que la araña adoptaba su forma en "X" de la manera ya descrita. Durante este tiempo se contó el número de jalones que la araña aplicaba a la tela con sus patas delanteras así como el grado aproximado de giro que ella daba respecto al punto central de la tela (0° - 360°). Para evitar posibles sesgos en el tiempo de búsqueda, se alternó el tipo de presa usado como primer tratamiento, de manera que en la mitad de los casos se usó la presa grande como primer tratamiento y la pequeña como segundo y viceversa en la otra mitad de los casos.

Adicionalmente se contó el número de kleptoparásitos en cada una de las telas para tratar de determinar su posible influencia en el tiempo de demora y búsqueda. Los kleptoparásitos son ladrones de alimento, que en este caso son pequeñas arañas que viven en la tela de *A. argentata* y que se alimentan de las presas que ella captura.

Se realizó una prueba de chi-cuadrado para determinar si el número de arañas que buscaron dependía del tamaño de la presa. Se aplicó la prueba de Mann-Whitney para comparar el tiempo de demora, tiempo de búsqueda, grados de giro y número de jalones entre los dos tratamientos, así como para tratar de determinar si existe algún efecto considerable sobre el tiempo de demora y búsqueda. Para determinar si existe relación entre el tiempo de demora con el número de kleptoparásitos presentes en la tela, se usó el coeficiente de correlación de Spearman.

Resultados

Al tratar cada una de las 51 arañas con la presa pequeña se encontró que un total de 9 individuos no regresaron a buscar el alimento, mientras que con presa grande no regresaron 5 arañas (Fig.1). Esta diferencia entre ambos tratamientos no es estadísticamente significativa ($\chi^2 = 1.32$; $p = 0.25$; $gl = 1$).

La prueba de Mann-Whitney indicó que no existen diferencias significativas entre los dos tratamientos en cuanto al tiempo que tarda para empezar la búsqueda de la presa ($U = 679.5$; $p = 0.24$; Fig.2). Por otro lado, según la misma prueba, sí hay diferencias significativas en el tiempo de búsqueda ($U = 423$; $p = 0.000006$; Fig. 3), en los grados de giro ($U = 652$; $p = 0.0029$) y en el número de jalones ($U = 382$; $p = 0.000$), de manera que *A. argentata* busca durante más tiempo y con mayor intensidad las presas grandes.

El tiempo de búsqueda no varía entre el uso de la presa grande como primer tratamiento y el uso de ésta como segundo tratamiento ($U = 267.0$; $p = 0.694$). Lo mismo ocurre con la presa pequeña ($U = 261.0$; $p = 0.226$).

El coeficiente de correlación de Spearman indica que, con presa grande, el tiempo de demora no está afectado por el número de kleptoparásitos en la tela ($R = -0.05$; $p = 0.73$; $n = 46$). La misma prueba dio un resultado similar con la presa pequeña ($R = -0.10$; $p = 0.54$; $n = 42$).

Discusión

Poco se ha explorado acerca de los patrones de comportamiento de las arañas en los cuales tales predadores estén haciendo uso de memoria. En este estudio se ha tratado de brindar evidencia de que existen diferencias en el comportamiento de búsqueda de presas en *Argiope argentata* y a la vez establecer que dichas diferencias se deben al uso de memoria.

La captura de una presa de gran tamaño tiene un amplio valor reproductivo para la araña, ya que una mayor cantidad de alimento se traduce en un mayor número de huevos. Por este motivo puede ser una ventaja para la araña invertir más tiempo y energía en tratar de recuperar presas grandes que presas pequeñas.

El hecho de que algunas arañas no busquen la presa robada parece no depender del tamaño de dicha presa. Un problema metodológico que se presentó fue la dificultad de homogeneizar el susto requerido para que la araña se alejara de la presa capturada. Por lo tanto, es posible que en los casos donde no se dio búsqueda la araña haya sido más estimulada a huir y sentirse más amenazada. Este factor de heterogeneidad del estímulo puede haber influido también en el tiempo de demora por la misma razón, lo cual explicaría el hecho de por qué no hay diferencias en el tiempo de demora entre ambos tratamientos.

Es de gran importancia para este estudio descartar la posibilidad de que lo que aparenta ser un comportamiento de búsqueda, sea más bien un comportamiento de defensa. Jackson (1992), encontró que *Argiope appensa* muestra distintos comportamientos cuando es perturbada como son brincar, ir y venir alrededor del centro, bajando de la tela y jalando. Se ha sugerido que el jalar puede ser un medio por el cual *A. appensa* identifica y localiza su propia presa, pero el brincar, ir y venir así como bajar de la tela parece funcionar principalmente como defensa ante un predador (Jackson, 1992).

En el caso de *A. argentata* se observó que, al ser perturbada sin haber colocado ninguna presa en la tela, se levantaba sobre sus patas, balanceaba su tela constantemente, corría a alguna esquina o bajaba de la tela. Incluso en dos ocasiones aparentemente utilizó su excremento como defensa lanzando el fluido a través de la tela en dirección al sitio de procedencia de la molestia. Por lo tanto, se descarta que el comportamiento considerado en este estudio como comportamiento de búsqueda sea una respuesta defensiva.

El kleptoparasitismo al parecer no tiene efecto alguno en el tiempo de demora. Podría predecirse que un mayor número de ladrones de presa en la tela sea un factor que motive a *Argiope argentata* a demorar menos tiempo en iniciar la búsqueda de la presa, lo que eventualmente le daría mayor probabilidad de encontrarla antes que los kleptoparásitos. A pesar de ello, los datos obtenidos no muestran relación alguna entre tiempo de demora y número de kleptoparásitos, lo cual podría justificarse con el hecho de que no es claro cómo la araña sería consciente de la cantidad de ladrones en su tela. *Argiope argentata* y, en general muchas arañas, tienen una visión escasa y tal vez una de las formas en las que podría detectar la presencia de estos invasores es por memoria de robos anteriores, lo cual puede ser materia de un estudio aparte.

Los datos expuestos en este estudio muestran que *Argiope argentata* tiene memoria de la presencia y calidad en tamaño de la presa que ha caído en su tela. Como predadores generalistas, las arañas son abundantes en todos los ecosistemas terrestres. Esto está siendo aprovechado por el hombre en varios campos. Por ejemplo, el control de poblaciones de insectos por medio de arañas en agricultura y epidemiología está recibiendo más atención como manejo integrado de plagas reemplazando el uso de pesticidas químicos y además, las neurotoxinas de las arañas son muy usadas en investigaciones neurobiológicas y podrían tener potencial como insecticidas (Coddington y Levi, 1991). Es importante, por lo tanto, tratar de entender mejor aquellos aspectos que están posiblemente más relacionados con la memoria e inteligencia de las arañas que con su instinto, puesto que esto llevaría a una mayor comprensión de los patrones que rigen su comportamiento.

Bibliografía

- Coddington, D.L. y Levi, H.W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). Annu. Rev. Ecol. Syst. 22: 565-592.
- Jackson, R.R. 1992. Predator-prey interactions between web-invading jumping spiders and *Argiope appensa* (Araneae. Araneidae), a tropical orb-weaving spider. J. Zool. Lond. 228: 509-520.
- Jackson, R.R. 1995. What is that Spider Thinking? Science. February: 6-8.
- Robinson, M.H. 1969. Predatory Behavior of *Argiope argentata* (Fabricius). Am. Zoologist, 9: 181-173.
- Rodríguez, R.L. 1997. Memory of Stolen Prey in Spiders. En prensa.

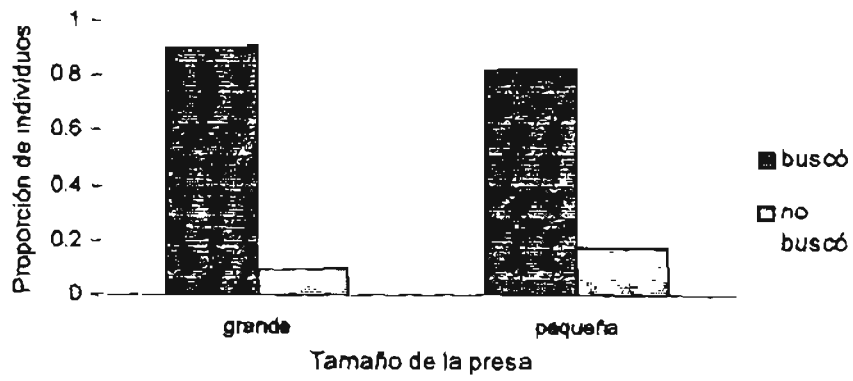


Fig.1 Proporción de individuos que buscaron o no buscaron las presas, según el tamaño de la presa

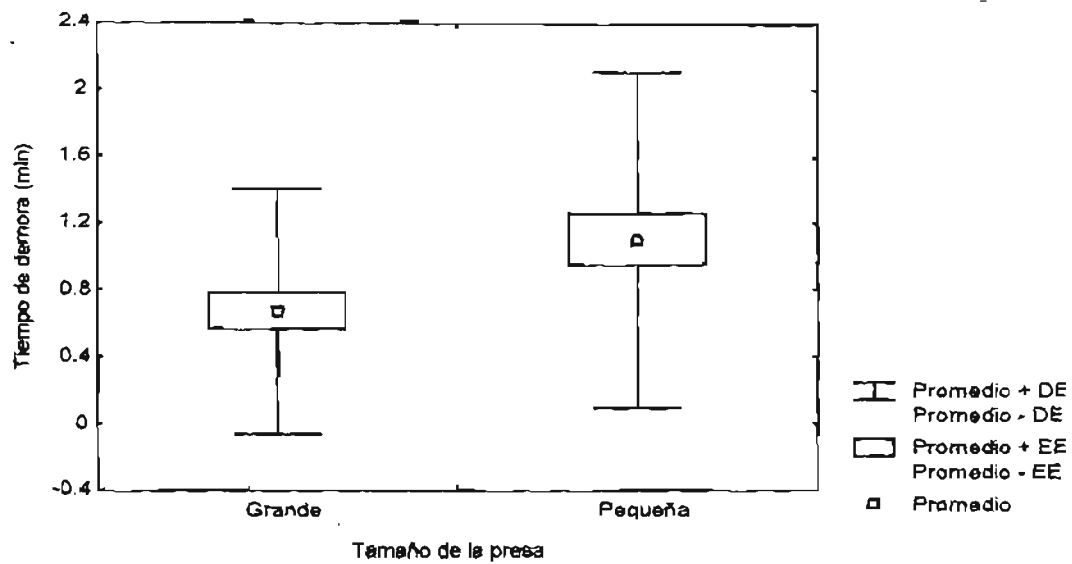


Fig.2 Tiempo de demora según el tamaño de la presa

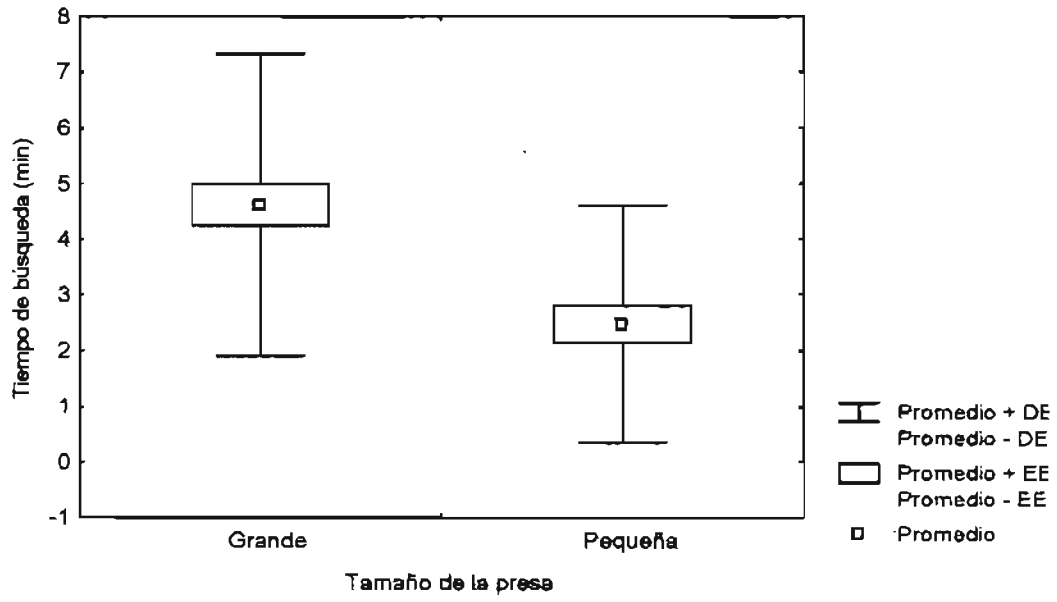


Fig.3 Tiempo de búsqueda según el tamaño de la presa

Homígas del género *Azteca* (Formicidae:Dolichoderinae) en el manglar

Carmen Flores Badilla

Las homígas del género *Azteca* (Formicidae:Dolichoderinae) parecen, en gran parte, estar restringidas a aquellas especies de árboles que tienen nudos o tallos frescos huecos o troncos donde pueden cuidar las poblaciones de varias homópteros (Pseudococcidae). Estos homópteros les proporcionan a las homígas azúcares, varias vitaminas y aminoácidos (Longino y Hanson, 1995).

En Costa Rica, las *Azteca* que anidan en los tallos y troncos, por lo general, se asocian a los árboles de *Pithecellobium saman*, *Triplaris americana*, *Coccoloba caracasana*, *Terminalia lucida*, *Cordia alliodora*, y varias especies de *Cecropia* (Carroll, 1991).

En 1977, Collins et al, publican un trabajo realizado en el manglar Rincón (Corcovado, Costa Rica) sobre la historia natural de *Pelliciera rhizophorae* (Pellicieraceae), en éste concluyen que el manglar las *Azteca* viven facultativamente asociadas a las diferentes especies de árboles, pero especialmente en *P. rhizophorae*.

Con el objetivo de comparar estas conclusiones, se trabajó con las homígas *Azteca* sp en una porción del manglar la Purruja (Golfito), analizando la frecuencia de la homígas *Azteca* en las diferentes especies de árboles de mangle y su patrón de distribución en estos.

Métodos

El estudio se realizó durante las últimas semanas de enero y la primera de febrero de 1997, en el Manglar la Purruja, Golfito, Puntarenas, de una extensión aproximada de 70 Ha. Se trabajó en seis parcelas de 100 metros de largo y 10 de ancho, las cuales se trazaron perpendicularmente a el canal principal del manglar (este se tomo como punto central); a 800mts de la desembocadura del canal al mar se trasaron las parcelas 1 y 2, a 300 mts del mar se trasaron las parcelas 3 y 4, y a 50 mts de la desembocadura se trasaron las parcelas 5 y 6 (Anexo. 1).

Cada parcela se dividió en diez cuadrículas de 10 metros de largo y diez de ancho, numerando las cuadrículas de 1 a 10, en forma ascendente desde el canal hacia el interior del manglar. En cada cuadrícula se contó, el número de árboles, la especie de árbol y la presencia o ausencia de homígas y termitas y sus respectivos nidos.

Para localizar los nidos de homíga se observó en los árboles la presencia ramas y troncos secos y/o huecos, y unos crecimientos irregulares en las raíces, ramas, y principalmente troncos (como tumores) provocados posiblemente por Polichaeta.

Para acomodar los datos, se separó la información de los nidos de homígas en dos categorías: Ramas y troncos secos y/o huecos se agruparon en "Rama seca" y crecimientos irregulares en raíces, ramas y troncos se denominó "nudo".

El análisis de los datos se hizo con un coeficiente de dispersión y chi cuadrados.

Resultados

En el espacio trabajado se encontraron cuatro especies de árboles de mangle: *Pelliciera rhizophorae*, *Avicennia germinans*, *Rhizophora mangle* y *Rhizophora racemosa*, analizándose un total de 267 individuos, de los cuales la mayoría (58%) corresponden a *R. racemosa* (Tabla 1). Las diferencias en el número de individuos de cada especie de árbol fueron significativas ($\chi^2=54$, $gl=26$, $p<0.05$).

Las hormigas se distribuyeron siguiendo una distribución agregada, ($l=2$, $\chi^2=54$, $gl=26$, $p<0.05$), encontrándose un mayor número de registros (65%) en *R. racemosa*, las diferencias entre la presencia de hormigas en las diferentes especies de árboles fueron significativas ($\chi^2=35.8$, $gl=3$, $p<0.05$) (Fig 2).

La presencia de hormigas no fue igual en todos los transectos ($\chi^2=23.31$, $gl=26$, $p<0.05$), encontrándose un número mayor en los árboles del transecto cuatro y un número menor en los árboles del transecto 2, (Fig. 3). En todos los transectos la presencia de hormigas es mayor en los sitios más cercanos al canal (Fig. 4).

Hay diferencia significativa en la cantidad de nidos de hormiga por especie de árbol ($\chi^2=14.80$, $gl=3$, $p<0.05$). Se contaron 70 nidos de hormiga, la mayoría (76%) se encontraron en *R. racemosa*. La diferencia respecto a la presencia de nidos en "ramas" y "nudos" fue significativa ($\chi^2=48.8$, $gl=1$, $p<0.05$). la mayoría de los nidos (74%) correspondían a las estructuras llamadas "nudos".

Sólo en 14 árboles se encontró caminos y/o nidos de termita, 13 de estos árboles también tenían hormigas. En algunos árboles también se encontraron hormigas del género *Camponotus* (Formicidae: Formicinae)

Discusión

Contrario al trabajo de Collins et al, 1977; las hormigas *Azteca* en el manglar la Purruja, prefieren vivir y anidar en *R. racemosa*.

Existen dos posibles respuestas a esta diferencia, primero: No se trabajó con la misma especie de hormiga en ambos sitios, sin embargo, J. Jimenez en 1994 menciona los resultados de Collins et al, 1977; generalizando la preferencia de *P. rhizophorae* a el género *Azteca*; segundo: La ubicación de las hormigas está afectada por la composición florística del manglar; en la Purruja sólo se encontraron 8 individuos de *P. rhizophorae* en 60000 m² muestreados, y se encontraron 154 de *R. racemosa*, mientras que Collins et al, 1977 reportaron hasta 42 árboles de *P. rhizophorae* en una de sus áreas de trabajo.

La asociación hormiga-planta sugiere una aparente adaptación especial de la planta, de la hormiga o de ambos (Carroll, 1991). Las hormigas se benefician resibiendo alimento y/o un sitio donde anidar y la planta la planta recibe protección; y en algunos casos sólo la hormiga obtiene beneficios de la asociación (Longino y Hanson, 1995)

Entonces, para considerar una preferencia de las hormigas por alguna especie de árbol en el manglar, debemos suponer que esta especie de árbol está suministrando continuamente ventajas para asegurar un nido y/o alimento.

Sitio para construir nido:

Es posible que las hormigas aprovechen previos danos en los árboles (como los causados por termitas) para construir sus nidos. (Collins et al, 1977), y esto justifique que en la Pumuja, en de los sitios donde hubo presencia de termitas también se encontraron hormigas.

Sin embargo es muy probable que las estructuras llamadas "nudos" sean los que esta influyendo grandemente en la distribución de las *Azteca* en el manglar estudiado. Estos "nudos" poseen una estructura dura y compacta (debido al tipo de corteza del árbol), dentro de la cual anidan las hormigas, además se observo en el campo que las hormigas estan utilizando "nudos" ubicados sobre el nivel del agua en marea alta, y así posiblemente evitan el peor enemigo de un hormiguero en un manglar, La inundacion!

Fue *R. racemosa* el árbol más común y fue en esta especie donde se encontraron más "nudos", los cuales estaban agrupados en uno o varios árboles cercanos, y más comunmente en las parcelas cercanas al canal, y de igual forma la distribución de las hormigas fue agregada, encontrandose principalmente en *R. racemosa* forrajeando y/o anidando, y principalmente en las parcelas cerca del canal, además las *Azteca* poseen colonias muy grandes (Longino y Hanson, 1995), entonces, la agrupación de "nudos" les permite albergar a toda una gran colonia.

Alimento:

Si consideramos el recurso alimento, los árboles de *P.rhizophorae* tiene nectarios extraflorales que constituyen un buen recurso alimenticio del que las *Azteca* podrían estar beneficiandose (Jimenez, 1994) y por lo tanto preferan anidar en estos; sin embargo las *Azteca* son famosas cultivadoras de escamas, cuida a las escamas por sus secreciones azucaradas, y así aseguran una fracción de sus necesidades calóricas (Carroll, 1991). En el campo se observó frecuentemente a las hormigas visitando escamas, y en algunas ocasiones se observaron larvas de Rionidae (Lepidoptera) de las que las hormigas pueden obtener azúcares (DeVries, 1997).

En resumen, considero que *Azteca* no tiene una distribución preferencial en las especies de árboles en el manglar; en realidad pueden aprovechar los azúcares de las flores o nectarios de algunas especies de árbol, pero no dependen de este recurso, es el factor seguridad del nido el más importante; entonces aprovechan el árbol que le ofrece mejores condiciones para asegurarlo, posiblemente en el manglar donde trabajaron Collins et al, *P.rhizophorae* ofrecía esa seguridad, y en el manglar la Pumuja es *R. racemosa* quien le ofrece "nudos" seguros para los nidos.

Otra observación interesante y un tanto ajena a la discusión anterior, es que las especies de *Azteca* en el neotrópico contribuyen a la distribución en mosaico de las colonias al impedir agresivamente que muchas otras especies construyan sus nidos cerca de sus nidos (Carroll, 1991), sin embargo, en el campo se observo en repetidas ocasiones, la presencia de hormigas del género *Camponotus*, caminando por los mismos senderos de las *Azteca* viajando sin ningun problema entre ellas

Bibliografía

Carroll, C.R. 1991. Aztecas. En: Janzen (Ed). Historia Natural de Costa Rica. Universidad de Costa Rica

Collins, J.P.; C. Berkelhamer y M.Mester. 1977. Notes on thje natural history of the mangrove *Pelliciera rhizophorae* TR. y PL., (Theaceae). Brenesia , 10/11:17–29.

DeVries, J. 1997. The Butterflies of Costa Rica, And Their Natural History, Volume II: Rionidae. Princeton University Press. Chichester, West Sussex.288pp.

Jimenez, J. 1994. Los manglares del Pacifico de Centroamerica, Heredia, Costa Rica, E.F.U.N.A. 352 pp.

Longino, J. y P. Hanson, 1995.The Ants. En: Hanson, P(Ed.) y I. Gaul (Ed.) The Hymenopera of Costa Rica. Oxford University press.863pp.

Cuadro 1 Especies de árboles de mangle y número de hormigas Azteca y/o Comejen presentes.

Especie de árbol	Número de árboles.	Arboles con hormigas Azteca	Nidos de hormiga Azteca	Arboles con temita
<i>Avicennia germinans</i>	14 (5%)	2(2%)	0	0
<i>Rhizophora mangle</i>	91(34%)	34(31%)	15(21%)	0
<i>Rhizophora racemosa</i>	154(58%)	70(85%)	53(76%)	14
<i>Pelliciera rhizophorae</i>	8(3%)	2(2%)	2(3%)	0
Total	267	108	70	14

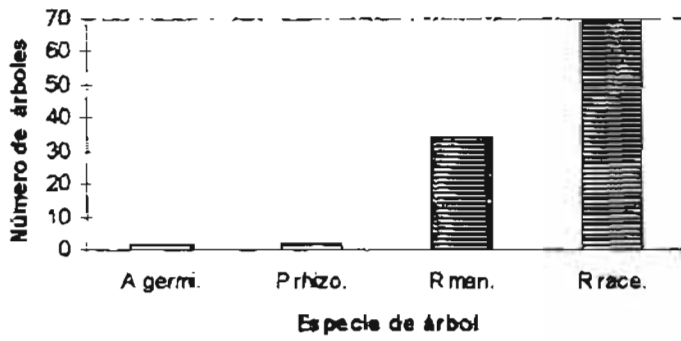


Fig. 2 Presencia de las hormigas Azteca en las diferentes especies de mangle

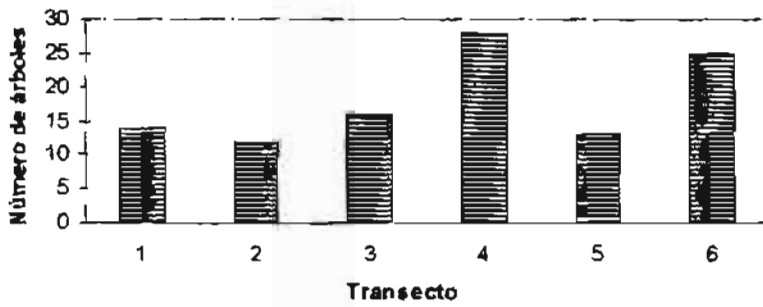


Fig.3 Presencia de Azteca en el total de árboles por transecto

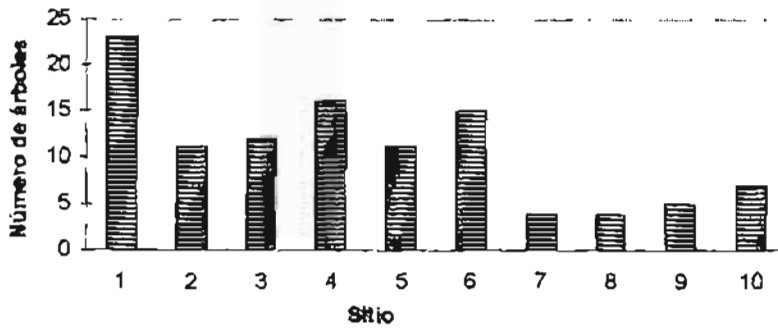


Fig.4 Presencia de Azteca en el total de árboles por sitio

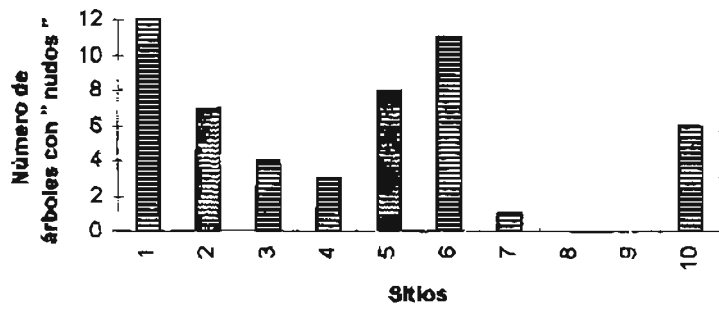


Fig.5 Presencia de " Nudos" en los árboles en cada sitio

Fidelidad de percha de *Smilisca sordida*; (Anura, Hylidae)
en la Quebrada Cañaza, Golfito.

Roberto Brenes Fernández

Para todos los organismos, la selección sexual es algo determinante en la vida, y uno de los aspectos más importantes es la elección de la pareja. En las ranas, muchas veces el macho atrae a la hembra por medio del canto. Esto conlleva a varios problemas, entre ellos está el encontrar un sitio en el que ese canto se proyecte bien, y así las hembras sean atraídas más fácilmente (Duellman y Trueb, 1988). Estos sitios son importantes por lo que muchas veces los machos luchan para defenderlos, algunas especies demarcan territorios y el macho debe defenderlos de los posibles invasores. en el caso de *Dendrobates granuliferus* los territorios se mantienen por muchos días, pero estos deben ser defendidos cada mañana contra otros machos (Limónick, 1980), en cambio en otras especies como en algunos *Centrolenidos*, las perchas son defendidas al inicio de la estación reproductiva y estas se mantienen por mucho tiempo o inclusive toda la estación reproductiva, observándose luchas territoriales casi solo al inicio de dicha estación (Duellman y Savitzky, 1976). Los territorios pueden ser para canto o para copula, y en cada caso estos deben presentar características que puedan ser atractivas para la hembra, sea una mejor proyección del canto o lugares adecuados para la copula o la puesta de los huevos.

En algunas especies el territorio cumple ambas características, en el caso de *Hyalinobatrachium valerioides* el macho se mantiene cantando en la hoja en la que tiene las masas de huevos, según Hayes (S.A.) el número de masas que mantenga, puede afectar la decisión de la hembra, haciéndolo más atractivo el tener muchas masas. En el caso de *Smilisca sordida* los territorios son de canto y la ovoposición puede darse lejos de éstos (Chaves com. pers), en esta especie la hembra moviliza a el macho hasta un sitio adecuado para poner los huevos, el cual la mayoría de las veces es una orilla del río con corriente moderada (Duellman, 1970).

La mantención de un territorio, si bien puede hacer al macho más atractivo para las hembras, presenta también algunos inconvenientes, por ejemplo el gasto energético de mantenerlo, y el peligro de la depredación, pues el estar en un mismo sitio por largo tiempo podría convertirlo en una presa fácil, en el caso de los anuros que se reproducen en las orillas de los ríos las serpientes, como *Bothrops asper*, son un peligro constante, además que el permanecer cantando puede también convertirlo en víctima de murciélagos como *Trachops cirrhosus* (Chavez, 1995).

Smilisca sordida es una especie arborícola típica de bosques, por lo que durante el día, se encuentra en el revés de las hojas de los árboles y al caer la noche, baje al río para su reproducción, el movilizarse al río puede significar un desplazamiento importante, por lo que el volver a el mismo sitio cada día representaría además de los peligros mencionados, un cierto uso de memoria.

El objetivo de este trabajo es tratar de medir la fidelidad de estas ranas a su percha a través del tiempo, cuanto es el desplazamiento promedio que presentan y que perchas prefieren, tratando de relacionar todo esto con la calidad de percha, entendiendo calidad de percha como las características físicas del lugar, además se mostrará las diferencias de abundancia entre sexos y sus variaciones en tamaño.

Métodos

Se trabajó en La Quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas, durante diez días entre el 18 de Enero y el 3 de Febrero de 1998.

Se marcó 400 m en la Quebrada, colocando marcas cada 10 metros. Para cada uno de estos transectos se tomaron las características físicas del lugar; corriente del agua (mansa, intermedia y corrientes rápidas), la vegetación y la cobertura boscosa; (mucho, poco, nada).

Cada noche se caminó una vez la distancia marcada, capturando todos los individuos que se encontraban en ésta; se marcaba la percha utilizando pintura en spray, además se tomó la corriente del agua, la vegetación cerca de la percha, la distancia a la orilla más cercana, la altura con respecto al agua y la ubicación en el transecto. En el caso de los individuos capturados, se marcaban cortándole los dedos, también eran medidos al milímetro más cercano con un Vernier, y se anotaba el lugar donde se encontraban dentro del transecto, cuando un macho era capturado por primera vez se marcaba la percha en la cual estaba, y cuando era recapturado, se tomaba no solo la distancia a la cual se encontraba de esta percha, sino que también la distancia de el lugar donde había sido capturado la vez anterior. Se registraban también las hembras presentes en los transecto, y los amplexos.

En cada caminata se anotaba también las serpientes (*Bothrops asper*) que se encontraban, con la idea de relacionarla luego con la depredación. Los últimos tres días de trabajo no se pudieron realizar los 400 m de transecto debido a que por la sequía, el río se reducía aproximadamente 30 m diarios por lo que el último transecto fue de aproximadamente 300 m.

Para el análisis de los datos se realizaron pruebas de X^2 para medir la abundancia de sexos y las diferencias de número de individuos por transecto. Para medir las diferencias en la preferencia de percha entre sexos se utilizó una prueba G de heterogeneidad, en las diferencias en el desplazamiento de los individuos y las diferencias de tamaño entre sexos se utilizaron pruebas t de student y para medir las diferencias en el número de visitas entre las diferentes perchas, se utilizaron pruebas G.

Resultados

Diferencias entre sexos de *Smilisca sordida*. Las hembras ($X = 59.18$, $n = 14$, $S = 12.30$) presentan mayores tamaños que los machos ($X = 41.46$, $n = 167$, $S = 1.86$) ($t = -23.98$, 226 g.l., $P < 0.01$) (Figura 1), quienes además fueron más abundantes que estas ($X^2 = 29.68$, 12 g.l., $P < 0.05$). Con respecto a los lugares preferidos por las hembras y los machos la diferencia no es muy alta, sin embargo se observan diferencias significativas ($G = 666.5$, 4 g.l., $p < 0.001$) donde los machos, parecen preferir estar más sobre el suelo en y en la orilla del río (Fig. 2 y 3), mientras que las hembras prefirieron estar casi en igual relación en las orillas y los playones pero también a la orilla del río.

Movimiento de los individuos. El desplazamiento de los machos en cada uno de los días de colecta con respecto a el lugar donde se encontraba el primer día ("Percha") ($X = 17.46$, $n = 167$) fue menor que la distancia de el lugar donde fue colectado la vez anterior ($X = 20.14$, $n = 170$), ($t = 15.86$, $n = 169$, g.l. = 168, $p < 0.001$), lo que muestra que los individuos se están moviendo en diferentes direcciones, pero cerca de un sitio, como dando vueltas alrededor de un punto.

Para averiguar si el desplazamiento estaba relacionado con el tamaño del individuo se dividió la población de machos en dos categorías, grandes y pequeños, usando como criterio la moda del tamaño ($M = 41.3$, $n = 219$) (Fig. 4), los de tamaño menor se catalogaron como pequeños y el resto se trató como grande. La distancia a la que fueron capturados los individuos pequeños con respecto al primer día ($X = 16.45$, $n = 75$, $S = 29.34$) fue menor que para los grandes ($X = 20.17$, $n = 95$, $S = 29.34$), sin embargo estas diferencias no son significativas ($t = 0.84$, 169 g.l., $P > 0.05$). Lo mismo ocurre con la distancia a la observación anterior donde los pequeños ($X = 19.54$, $n = 75$, $S = 35.0$) también fue menor que los grandes ($X = 22.50$, $n = 95$, $S = 55.5$) pero al igual que la anterior tampoco presento diferencias ($t = 0.98$, 148 g.l., $P > 0.05$).

Fidelidad de percha. Para demostrar la fidelidad se analizó la diferencia entre las capturas y las recapturas en los transectos marcados y aunque se observaron algunas diferencias (Fig. 5) estas no fueron significativas ($G = 135.33$, 182 g.l., $P > 0.05$).

Se separaron los transectos más visitados, en los cuales habían más de 10 visitas reportadas (Fig. 6), pero estos tampoco presentaron diferencias entre la captura y recaptura ($G = 56.91$, 81 g.l., P

> 0.05), y al comparar los transectos con muchos individuos con los de pocos, a pesar de que la diferencia en el número es grande tampoco se presentaron diferencias ($\chi^2 = 1.73$, 1 g.l., $P > 0.05$).

Discusión

En la mayoría de especies de los anuros, las hembras presentan tamaños mayores que los machos, lo que les facilita el movilizarse con el macho en su espalda durante el amplexo, esto mismo ocurre con *Smilisca sordida* donde según Duellman (1970) los machos miden un promedio de 45 mm y las hembras 64 mm, lo que aunque con algunas diferencias concuerda con los resultados obtenidos (Fig. 1).

Hay una clara mayoría en el número de machos encontrados, sin embargo esta diferencia puede estar bastante sesgada pues los machos cantan durante la noche y se exponen para llamar la atención de las hembras, lo que los hace fáciles de encontrar, mientras que las hembras solo descienden al río para copular (Duellman, 1970), pasando la mayor parte del tiempo escondidas, por lo que son difíciles de encontrar.

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, pero al comparar las diferencias entre sexos se observaron algunas diferencias. A nivel de sustrato se ve una clara preferencia en ambos sexos por el suelo, sin embargo en este sustrato se encontró un mayor porcentaje de hembras que de machos (Fig. 2), lo cual podría deberse a la alta actividad reproductiva de la época, pues las hembras están movilizándose hacia los sitios donde se encuentran los machos, muchos de los cuales se encuentran sobre piedras, lo que es de esperarse pues las piedras presentan un buen lugar para proyectar el canto, sin embargo este porcentaje fue mucho menor que el de machos encontrados en el suelo, pero esto podría deberse a que la colecta no se restringió a los individuos cantando, sino que se colectó todos los individuos encontrados, y muchos de estos podrían haberse estado movilizándose, sea a sus perchas o hacia otros lugares.

Al analizar los lugares donde se encontraron los individuos de ambos sexos (Fig. 3), se observa que los machos son encontrados con mucha más frecuencia en la orilla del río, mientras que las hembras presentan porcentajes importantes, tanto en la orilla como en los playones, esto también debido tal vez a que las hembras bajan del bosque y solo llegan al río para aparearse, y para llegar a este deben atravesar los playones, donde es probable que se queden algún tiempo evitando depredadores como culebras ó murciélagos, acercándose al río solo cuando identifiquen un canto que las atraiga.

S. sordida, presenta varias características que indican que esta especie, puede tener un sistema reproductivo en forma de lek (Emlen, 1976), además los resultados obtenidos por Chaves (1995), muestran otras evidencias de esto, como lo es entre otras, una población agregada.

Los datos obtenidos en este trabajo, muestran que los machos marcados presentan más movimiento desde el lugar donde fueron capturados el día anterior, que de el lugar donde se colectaron la primera vez, lo que puede explicarse como el movimiento de los individuos alrededor de un punto determinado, el cual podría ser a su vez, uno de estos lugares de agrupación descritos por Chaves (1995).

En las formaciones de lek, los machos grandes ocupan las mejores posiciones, por lo que presentan poco movimiento, mientras tanto los machos pequeños ocupan posiciones satélites, las cuales cambian constantemente por lo que se mueven más (Beehler y Foster 1988), sin embargo al analizar el movimiento de los individuos dividiéndolos por tamaños, no se encontró que existieran diferencias entre estos, de hecho los machos grandes presentan un poco más de movimiento que los pequeños, y sin importar el tamaño algunos individuos presentan mucho desplazamiento mientras que otros poco o nada (Fig. 4).

Para determinar la preferencia de percha y la fidelidad a esta se midieron las diferencias entre la captura y la recaptura de los individuos, entendiendo fidelidad cuando un individuo regresaba en

repetidas ocasiones a la percha, en algunos transectos se observa que hay muchas capturas y pocas recapturas (Fig. 5), siendo estos al parecer sitios de paso, donde los machos no permanecen mucho tiempo, mientras que en otros sitios, donde por el contrario se observaron muchas recapturas y pocas capturas, son sitios a los que los individuos están regresando noche tras noche, sin embargo las diferencias entre estos sitios no fueron significativas.

Para simplificar el análisis, se separaron los 11 transectos que presentaron mas de 10 individuos, y al igual que el análisis anterior se compararon los transectos a los que los individuos eran fieles contra los sitios que al parecer eran de paso (Fig. 6), pero estas diferencias tampoco fueron significativas.

Los machos de *S. sordida*, prefiere vivir en lugares con piedras, corrientes bajas y poca vegetación (Duellman, 1970), sin embargo viendo las características físicas de los sitios con mayor numero de individuos (Cuadro 1), se ve que los machos de *S. sordida* prefieren los lugares en los que hay playones y corriente rápida, lo que por lo menos en el caso del agua suena lógico, pues en la Quebrada Cañaza existe una gran cantidad de serpientes, como *Leptodeira septentrionalis* y *Bothrops asper* las cuales representan una importante amenaza para estas ranas, sin embargo en este caso, la corriente podría detener en algún punto el avance de estas culebras, las cuales se desplazan poco durante la noche y de hecho en el caso de *Bothrops asper*, permanecen en un mismo sitio toda la noche (Chaves, 1995), por lo que un sitio con mucha corriente, representaría un lugar seguro durante algún tiempo.

El hecho de que estas serpientes presenten poco desplazamiento facilita el tener una idea de donde se concentra la actividad de estas, y en este caso los sitios que presentaron mayor numero de serpientes fueron los sitios donde se encontraron mas ranas (Cuadro 2), pero también fueron los sitios que presentaron mayor numero de hembras (Cuadro 3), por lo cual son sitios muy atractivos.

En conclusión este trabajo consto de tres puntos importantes, en el caso de las diferencias entre sexos se encontraron diferencias de tamaño, abundancia, sitio y de sustrato de permanencia, lo que corrobora lo reportado anteriormente en la literatura.

Para el desplazamiento, se encontró que los machos se están moviendo alrededor de un punto, lo que sumado a lo dicho por Chaves (1995) de la agrupación de esta especie, podría apoyar la idea de Emlen (1978) de la formación de leks en *S. sordida*, pues significaría que los machos se están moviendo alrededor de los sitios de canto, donde se encuentran la mayor cantidad de hembras (Cuadro 3) y que además no presentan lugares óptimos para la ovoposición (Cuadro 1), lo que según Emlen y Oring (1977) es otro requisito para los lugares donde se realizan los leks. Sin embargo las pruebas recopiladas en este trabajo no dan la suficiente información para probar que *S. sordida* tenga este tipo de apareamiento, pero si dan un punto de apoyo para futuras investigaciones al respecto.

En la fidelidad de la percha, claramente se observan sitios a los cuales las ranas están llegando en repetidas ocasiones y otros que solo sirven de paso y aunque los resultados no presenten diferencias significativas, creo que si existe una cierta fidelidad hacia algunos sitios, sea dentro de una de estas agrupaciones o fuera de estas.

Bibliografía

- Beehler, B.M y Foster, M.S. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *The American naturalist*, 131(2): 203-219
- Chaves, G. A. 1995. Patrones de canto y distribución de *Smilisca sordida* (Anura, Hyliidae). En: Bolaños, F. y Briceño, D (Ed). Curso de Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. Costa Rica 138 - 142 pp.

Duellman, W. E. 1970. The Hybrid Frogs of Middle America. Vol I y II. Museum of Natural History, University of Kansas, USA 753 pp.

Duellman, W. E. y Trueb, L. 1986. Biology of Amphibians. The John Hopkins University Press, USA 670 pp.

Duellman y Savitzky 1976. Aggressive behavior in Centrolenid Frog, with comments on territoriality in anurans. *Herpetologica* 32 (4) : 401 - 404.

Emlen, S. T. 1978. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavior, Ecology and Sociobiology* 1: 283-313.

Emlen, S. T y Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.

Hayes, M (Sin Año) Tesis de Maestría en comportamiento sexual de *Hyalinobatrachium fleishmanni*

Limerick, S. 1980. Courtship behavior and oviposition of the Poison-Arrow Frog *Dendrobates pumilio* *Herpetologica* 36 (1) : 69-71.

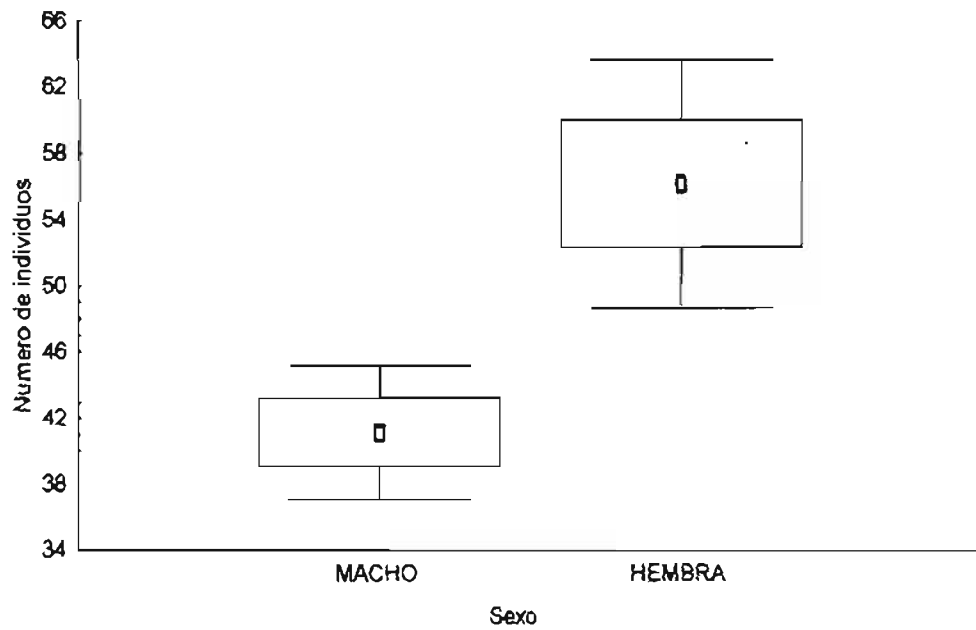


Figura 1. Promedio, error, maximo y minimo de longitud cabeza-ano en cm, para 167 machos y 14 hembras de *Smilisca sordida*, en la Quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas.

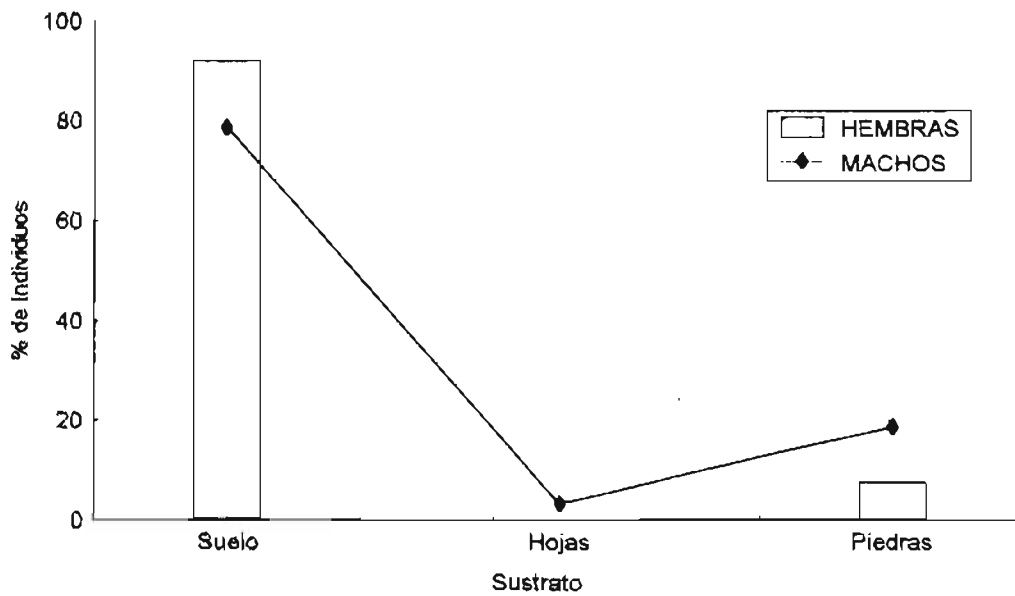


Figura 2. Preferencias de sustrato para ambos sexos de *Smilisca sordida* en la Quebrada cañaza, Golfito

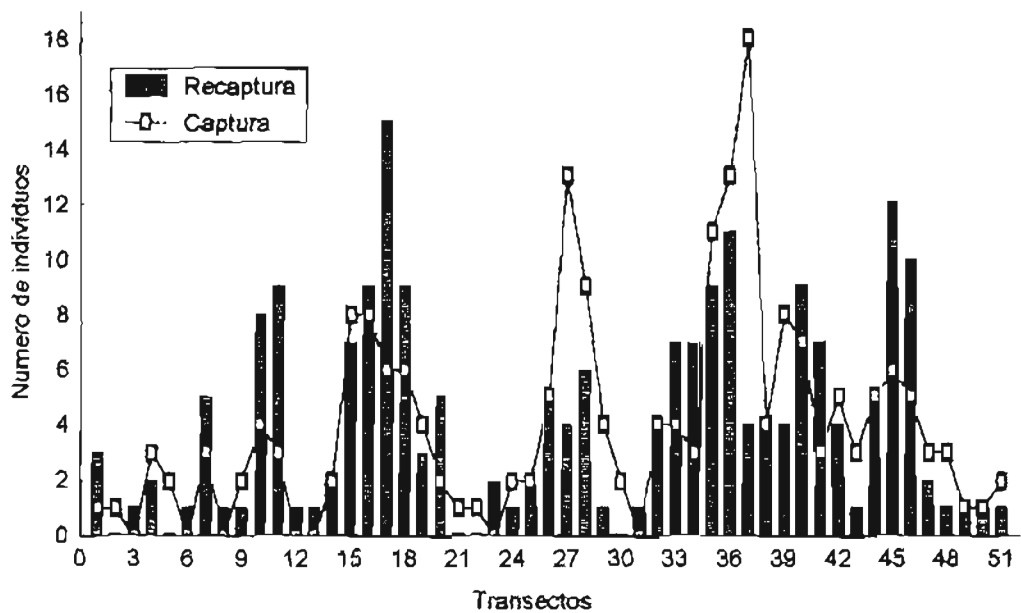


Figura 5. Numero de individuos de *Smilisca sordida* para cada uno de los transectos marcados, tanto en la colecta como en la recolecta de estos, en la Quebrada Cañaza, Goffito

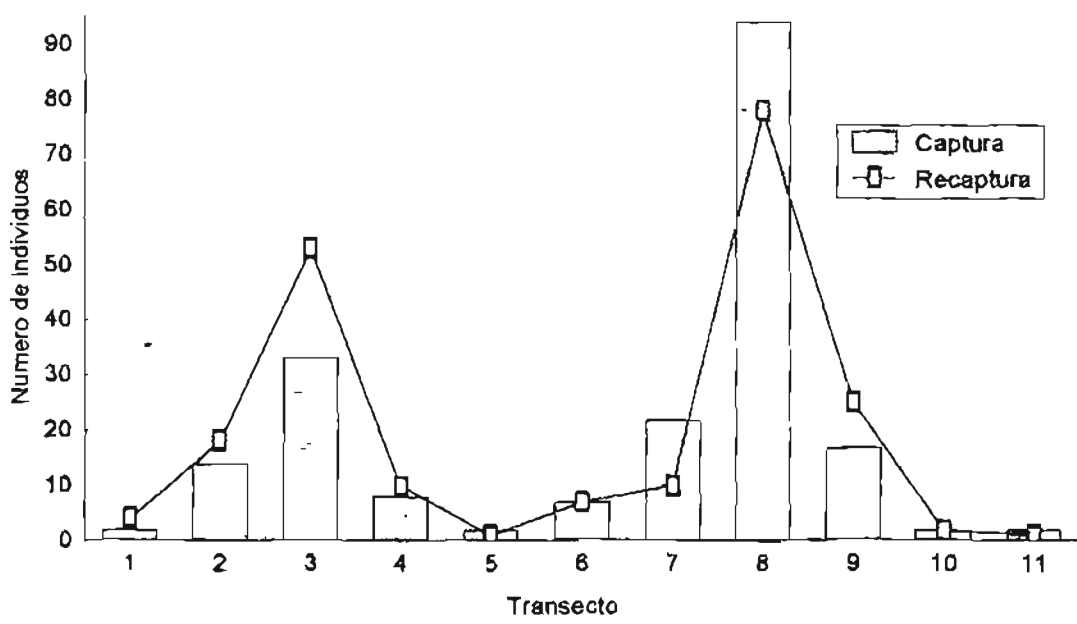


Figura 6. Capturas y recapturas en los transectos con mas individuos colectados (mas de 10), de *Smilisca sordida* en la Quebrada Cañaza, Goffito

Cuadro 1. Características físicas de los 11 transectos con mayor número de individuos colectados en la Quebrada Cañaza, Golfito

Transecto	Lugar
1	Laguna, Playon, sin corriente vegetación en la orilla
2	Playon, con corriente rápida vegetación a un lado paredón al otro
3	Playones a ambos lados del río, corriente rápida vegetación en la orilla
4	Dos brazos de río con playon en el centro, corriente rápida, lugar muy cubierto por vegetación
5	Playon, río tranquilo no muy ancho
6	Río tranquilo ancho y sin playon
7	Playon a un lado, río tranquilo
8	Dos brazos de río con playon en el centro, corriente rápida, lugar con muchas piedras claro
9	Playon, río con corriente rápida
10	Laguna, playon
11	Playon a un lado, río con corriente rápida

Cuadro 2. Serpientes (*Bothrops asper*) encontradas en los transectos marcados en la Quebrada Cañaza, Golfito

Transecto	Numero de individuos
2	2
3	1
8	10
Total	13

Cuadro 3. Hembras de *Smilisca sordida* encontradas en los transectos marcados o fuera de estos, en la Quebrada Cañaza, Gofito

Transecto	Numero de individuos
3	2
8	4
9	5
Fuera de los Transectos	3
Total	14

Efecto de la ingestión por murciélagos filóstomidos sobre la viabilidad de semillas.

Guillermo Thiele Mora

Las plantas desarrollan diferentes estrategias para lograr dispersar sus semillas, la dispersión de frutos puede ser biótica o abiótica, entre las bióticas tenemos la quireptocoria (murciélagos). El mamífero interactúa con plantas en dos maneras, como antagonista o como mutualista. La relación es antagonista cuando posee un posible efecto negativo en el fitness de las plantas, cuando actúa como herbívoro y depredador de semillas. Son mutualistas de plantas cuando tienen un potencial efecto positivo en el fitness de las plantas; como polinizadores y dispersores de semillas (Fleming & Sosa, 1994). Las plantas brindan a los agentes dispersores (e.g. pájaros, murciélagos) un pago por tal servicio, el cual en muchos casos es alimento, el cual beneficia al dispersor dando un ejemplo muy claro de mutualismo (Flores, 1994).

Carollia perspicillata y otros filóstomidos frugívoros están envueltos en un sistema de explotación mutualista con las plantas de las que se alimentan, a las cuales proveen de movilidad para sus propágulos (semillas); mientras logran ganancias de energía y nutrientes de esas plantas (Fleming, 1988). El grueso de la dieta de *Carollia* viene de frutas con pequeñas semillas, las cuales residen en su intestino por 30 minutos o menos. Lo que haga *Carollia* con las semillas durante ese tiempo podría determinar el impacto sobre la población de esas plantas (Fleming, 1988). Posibles daños pueden incluir la destrucción directa por masticación o por tratamiento con ácidos en el intestino, o el asesinato indirecto por excreción de semillas en sitios inapropiados donde están sujetos a una fuerte destrucción por predadores de semillas o por una severa competencia intra o interespecífica o donde ella no pueda germinar inmediatamente. Posibles ventajas de la dispersión por *Carollia* incluyen, el incremento de la germinación de las semillas y la probabilidad del establecimiento de las semillas por el tratamiento intestinal y la deposición en sitios aptos para la germinación (Fleming, 1988).

Los objetivos de la presente investigación son: determinar el porcentaje de daño físico provocado por diferentes especies de murciélagos frugívoros; determinar la proporción de semillas maduras/inmaduras y la morfoespecie que ingieren varias especies de murciélagos; determinar que semillas sufren más daño físico, las maduras o inmaduras; y por morfoespecie, determinar el daño o beneficio durante la digestión determinando por medio de germinación.

Métodos

La presente investigación se realizó en la zona protectora de Golfito, cuyos bosques son del tipo tropical húmedo, en dos diferentes quebradas: la Cañaza y la Gamba. Se trabajó con los siguientes especies de murciélagos *C. perspicillata*, *C. brevicauda*, *C. castanea*, *Artibeus watsoni* y *A. phaeotis*, de la familia Phyllostomidae

Se capturaron murciélagos filóstomidos con redes de niebla de 9,12 y 15 m para un total de 3000m², las cuales se colocaron en diferentes posiciones siempre atravesando la corriente de la quebrada. Se trabajó un total de 5 noches por sitio, de 6 a 10 pm, para un total de 24000 m²*hr.

Inmediatamente después de capturado el murciélago se guardó en una bolsa de tela y puesto en un tendedero. Luego de 1 hora de espera se sacó y se procedió a revisar la bolsa para ver si contenía heces, que eran guardadas en viales de vidrio y se identificó la especie del murciélago.

En el laboratorio para cada muestreo se procedió a separar las semillas por: especie del murciélago; morfoespecie de la semilla, tomando en cuenta el tamaño y la forma; por edad (madura o inmadura) utilizando el color; y por la presencia o ausencia de daño. Para la separación se le agregó a

los viales 3 ml de agua, luego se sacudían vigorosamente y el contenido era vaciado en una caja de Petri dividida en dos. Bajo la caja de Petri se colocó una hoja de papel con 7 cuadros de 1 cm² distribuidos aleatoriamente, los cuales eran utilizados para contar un número de semillas representativo del total de la muestra.

Para cada especie de murciélago y cada morfoespecie de semilla se pusieron las semillas a germinar en 2 cajas de Petri divididas en dos. En una caja se puso las semillas maduras; de un lado las dañadas y del otro lado las no dañadas, en la otra caja se puso las semillas inmaduras; con igual disposición que las maduras. En el fondo se les colocó un papel filtro y sobre él se acomodaron aleatoriamente, como fungicida diariamente se les dió Vitavax al 0.35 %.

Para determinar el efecto de la ingestión por murciélagos, se tomaron frutos directamente de la plantas, de los cuales se extrajeron semillas (grupo control) y se pusieron a germinar de igual manera que las del grupo experimental (recolectadas de las heces).

Las pruebas estadísticas realizadas son: una G para probar si las diferentes especies de filóstomidos tienen preferencias sobre la madurez de la semilla (fruto) que ingieren; otra G para determinar si las diferentes especies de frugívoros ejercen efectos físicos diferentes sobre las semillas; un Chi-cuadrado para determinar si existen diferencias entre la edad y el daño de las semillas; otra G para denotar las diferencias en la selección de semillas por las diferentes individuos de las diferentes especies de quirópteros; para la germinación se realizó una G para probar si el daño ejercido por diferentes especies de murciélagos afecta la germinación, un Chi-cuadrado para ver si el proceso digestivo del murciélagos afecta la germinación de las semillas respecto a un grupo control, otro Chi para determinar diferencias entre la germinación de las semillas por edad, otra G para determinar diferencias en la germinación de semillas por especie de murciélago y una última G para determinar diferencias entre las morfoespecies de semillas que germinaron y las especies de filóstomidos.

Resultados

Se encontraron diferencias significativas entre la edad de las semillas ingeridas por murciélagos (figura 1), ($G_t = 11.19956$, g.l. = 5, $p = 8.1 E - 7$) denotando que hay claras preferencias por la ingesta de frutos con semillas maduras. Se encontró un comportamiento homogéneo para las diferentes especies de murciélagos ($G_h = 6.148025$, g.l. = 4, $p = 0.188363$), la proporción de semillas maduras e inmaduras encontrada concuerda con la esperada ($G_p = 5.051538$, g.l. = 1, $p = 3.9 E - 8$) que era de 67% para las maduras y 32% para las inmaduras.

Se encontraron diferencias significativas entre la cantidad de semillas que presentan daño y las que no por murciélago (figura 2), ($G_t = 37.38577$, g.l. = 5, $p = 5.01 E - 7$) indicando que la mayoría de las semillas no son dañadas. Los individuos presentan una distribución heterogénea ($G_h = 37.26926$, g.l. = 4, $p = 1.59 E - 7$), la proporción de semillas dañadas y no dañadas encontrada no difiere de la esperada ($G_p = 0.11651$, g.l. = 1, $p = 0.732851$) que era de 99% para las no dañadas y 1% para las dañadas.

Se encontraron diferencias significativas entre el daño sufrido, según la edad de la semilla (figura 3). ($\chi^2 = 107.0527$, g.l. = 1, $p = 4.33 E - 25$), indicando que las semillas inmaduras sufren daño en mayor cantidad que las maduras.

Se encontraron diferencias significativas entre las semillas seleccionadas por individuo de las diferentes especies de quirópteros (figura 4), ($G_t = 46.3915875$, g.l. = 15, $p = 7.30319 E - 4$). Los individuos presentan una distribución heterogénea ($G_h = 13.8677662$, g.l. = 12, $p = 3.092 E - 1$), las proporciones de semillas consumidas encontradas no difieren de las esperadas ($G_p = 32.44382125$, g.l. = 3, $p = 4.219 E - 7$) que son de 15% para el Piper I, 49% para el Piper II, 1% para el Piper IV y de 35% para la Morfoespecie A.

Se encontraron diferencias significativas en cuanto a germinación por daño ($Gt = 30.196984$, g.l. = 5, $p = 8.10213 E - 7$) de las semillas dañadas ninguna germinó (figura 5). Los individuos presentan una distribución homogénea, para ninguna especie de filóstomido se dio la germinación de una semilla dañada ($Gh = 0$, g.l. = 4, $p = 1$). La proporción encontrada difiere de la esperada ($Gp = 30.19698498$, g.l. = 1, $p = 3.90317$), de las semillas no dañadas un 47% germinó, contra el esperado de 90%.

Se encontraron diferencias significativas entre la germinación del grupo control y el experimental (figura 6) ($\chi^2 = 137.723928$, g.l. = 1, $p = 8.3746 E - 32$) con 46% de germinación de las muestras de murciélagos y 62% de germinación de las semillas de las plantas (grupo control).

Se encontraron diferencias muy significativas entre la cantidad de semillas germinaron por su edad relativa ($\chi^2 = 432.291064$, g.l. = 1, $p = 5.155 E - 96$), ninguna de las semillas inmaduras germinó (figura 7).

Se encontraron diferencias significativas entre la germinación de semillas por especie de murciélago ($Gt = 148.0046$, g.l. = 5, $p = 3.549 E - 30$) mostrando que *C. perspicillata* posee una tasa de germinación mayor al 50 % (figura 8). Los individuos presentan una distribución heterogénea ($Gh = 60.7234$, g.l. = 4, $p = 2.04394 E - 12$) hay diferencias entre las tasas de germinación de por especie de murciélago. La proporción encontrada no difiere estadísticamente de la esperada ($Gp = 87.28125$, g.l. = 1, $p = 9.41 E - 21$) que es de 44 % para la germinación y de 56% para la no germinación.

Se encontraron diferencias significativas entre la germinación de las morfoespecies de plantas y el efecto ejercido por las especies de murciélagos, ($Gt = 130.5514$, g.l. = 10, $p = 5.01 E - 20$) mostrando que las diferentes morfoespecies de *Piper* presentan altas tasas de germinación (figura 9). Los individuos presentan una distribución heterogénea, hay diferencias entre la germinación por especie de murciélago ($Gh = 130.292649$, g.l. = 9, $p = 1.032 E - 23$), la proporción encontrada no difiere estadísticamente de la esperada para las tasas de germinación de las diferentes morfoespecies de semillas ($Gp = 0.258788$, g.l. = 1, $p = 6.109 E - 1$) que son de 36% para *Piper I*, 48% para *Piper II*, 6% para *Piper IV* y 10% para la *Morfoespecie A*.

Discusión

Claramente se muestra un efecto grande de la escogencia del murciélago por semillas maduras, esta escogencia es indirecta debido a que los murciélagos lo que buscan es alimento y la calidad del fruto es lo que los lleva a escoger uno determinado, *C. perspicillata* usa el olfato para escoger entre frutos maduros e inmaduros (Wolff en Fleming, 1988). Los murciélagos se alimentan de frutos maduros (Fleming, 1988) que son los que poseen semillas aptas para ser dispersadas. Los resultados indican que hay preferencia por las semillas maduras, pero existe un porcentaje importante de semillas inmaduras consumidas, lo que puede deberse a una posible escasez de frutos maduros para ser consumidos, lo que obliga a los murciélagos a ingerir los frutos de la edad que encuentren, otra posibilidad es que diferentes especies de murciélagos no tengan la misma capacidad de discernimiento entre la edad relativa de los frutos.

Hay clara diferencias entre la cantidad de semillas con daño y las que no tienen daño y además el efecto de ejercen las diferentes especies de murciélagos es diferente. Foman *et al* (1979) y Smith & Starret (1979) indican que diferentes subfamilias de filóstomidos difieren grandemente en su morfología craneal, tracto digestivo y alar, esas diferencias presumiblemente reflejan diferentes adaptaciones para la cosecha eficiente de la comida, ello podría afectar diferencialmente la integridad de los frutos consumidos. Los resultados indican que el daño por masticación prácticamente no afecta las semillas.

Hay diferencias entre el daño ejercido y la edad de las semillas, la mayoría de las semillas eran maduras y de las dañadas la mayoría eran inmaduras, lo que indican que la dureza de las semillas va en aumento conforme su maduración (Flores, 1994), haciéndolas resistentes a la masticación, todo lo

contrario ocurre con las semillas inmaduras que poseen una textura más suave y sufren daños en mayor proporción.

Cada individuo de cada especie ejerce diferente selección de semillas lo cual queda muy claramente estipulado por la $p = 7.30 E - 4$. De las 12 morfoespecies recolectadas, 7 son de Piperáceas las cuales poseen semillas muy pequeñas, es posible que sean murciélagos filóstomidos los principales agentes dispersores de las especies de *Piper* en todo el Neotrópico. Entre estos murciélagos, los miembros del género *Carollia* (e.g. *C. perspicillata*) son 'piperófilos', a menudo dependiendo de los frutos de *Piper* para la mayor parte de su dieta (Fleming en Janzen, 1991), lo cual indica que diferentes especies de murciélagos realizan una escogencia de los frutos que consumen. La capacidad de acarreamiento y de colecta de frutos está relacionada con las demás medidas corporales del individuo, tenemos que la longitud del antebrazo es fácilmente medible en murciélagos vivos y está altamente correlacionada con la longitud de la dentadura maxilar en la mayoría de las especies de filóstomidos (Fleming, 1991) y con el tamaño del fruto que consumen (Heithaus *et al.*, 1975; Bonaccorso en Fleming 1991), por lo que especies de antebrazo mayor tienen mayor capacidad de ingerir frutos más grandes, lo cual indica que para el caso de *Artibeus*, son los campeones consumidores de higos (Morrison en Janzen, 1991) frutos de mayor tamaño que las infrutescencias de *Piper*,

Las semillas dañadas no germinaron del todo por lo que notamos que el daño físico ejercido por el murciélago imposibilita a las semillas para que germinen, para las diferentes especies de murciélagos encontramos que todos se comportan igual ($G_h = 0$, $p = 1$, $g.l. = 4$), el daño físico provocado en las semillas rompe la cubierta exterior que protege al embrión de posibles daños (Flores, 1994), si es rota probablemente los jugos gástricos de los murciélagos afecten la viabilidad del embrión al ser alcanzado por los fuertes ácidos digestivos.

Las semillas colectadas de las plantas (control) presentan una mayor germinación que las de las heces de murciélagos (experimentales). Debemos de tomar en cuenta que dentro de las experimentales se encuentran tanto semillas maduras como inmaduras de las cuales ninguna germinó, en cambio en el control solo tenemos semillas maduras, que si tienen probabilidad de germinar.

De las semillas inmaduras ninguna germinó, el desarrollo de las semillas implica un proceso ordenado de varias etapas, en las primeras depende de la planta y de su suministro de alimento para formar la cubierta seminal, el perisperma, el endosperma y el embrión, antes y durante la dispersión, la semilla presenta una drástica reducción metabólica, acompañada por la desecación de la semilla, antes de la germinación, el metabolismo de la semilla debe permanecer inactivo (Flores, 1994). Cuando este proceso se ve truncado la viabilidad de la semilla se ve comprometida y muy probablemente no germine, que es lo que ocurrió en este caso.

Las diferentes especies de murciélagos ejercen diferentes efectos sobre la germinación de las semillas, el paso por el tracto digestivo altera el porcentaje o la velocidad de la germinación (Vásquez-Yanes y Orozco Segovía; Howe en Allesio *et al.*, 1989), puede matar larvas de predadores de semillas (Lamprey *et al.* en Allesio *et al.*, 1989) o cambiar los mecanismos de control fisiológicos de la dormancia (Garwood en Allesio *et al.*, 1989). Las especies de murciélagos tienden a variar ampliamente en cuanto a la eficiencia como dispersores de semillas (Fleming & Sosa, 1994), la forma de alimentación de *A. jamaicensis* es parecida a los *Artibeus* de menor tamaño, toma el fruto entre sus brazos y muerde pedazos pequeños de la cáscara y después de chupar el jugo escupe el resto en forma de perdigones, se traga muchas de las semillas las que aparentemente pasan intactas en las heces (Morrison en Janzen, 1991). *C. perspicillata* toma al vuelo las infrutescencias de *Piper* luego en el lugar de percha consume la pulpa y las semillas al estilo de elotes tiernos (Fleming en Janzen, 1991). Las diferencias en cuanto a tamaño de antebrazo, mandíbula, estómago e intestino y los hábitos alimenticios hacen que los murciélagos ejerzan diferentes efectos sobre la viabilidad de las semillas ingeridas.

La dormancia de las semillas depende de factores ambientales y fisiológicos, cada especie de planta ocupa condiciones específicas para poder germinar. El tipo de hábitat de la planta determina que condiciones son las propicias para que las semillas germinen, entre estas condiciones tenemos que determinar si son plantas pioneras (Piperáceas) o son de bosques primarios (Moráceas) (Baskin &

Baskin en Allesio *et al.*, 1989), por lo tanto especies de diferentes familias presentan diferentes tasas de germinación bajo las mismas condiciones de germinación, provocando que varias morfoespecies no puedan germinar bajo las mismas condiciones que las demás.

Bibliografía

Allesio, M.L., Thomas, V.P. & Simpson, R.L. 1989. Ecology of Soil Seed Banks. Academy Press Inc. New York. 462 p.

Findley, J.S. 1993. Bats: a community perspective. Cambridge University Press. Cambridge 166p.

Fleming, T.H. 1988. The Short tailed Fruit Bat A Study In Plant-Animal Interactions. The University of Chicago Press. Chicago. 365 p.

Fleming, T.H. 1991 en Historia Natural de Costa Rica Janzen, D.H. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José. 822 p.

Fleming, T.H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). Journal of Mammalogy. 72(3): 493-501.

Fleming, T.H. & Sosa, V.J. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive succes of plants. Journal of Mammalogy. 75(4): 845-851.

Flores, E.V. 1994. La Planta: Estructura y Función. Segunda Ed. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago. 501 p.

Heithaus, E.R. Fleming, T.H. & Opler, P.A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology. 56: 841-854.

Kunz, T.H. 1988. Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Smithsonian Institution Press. London. 533 p.

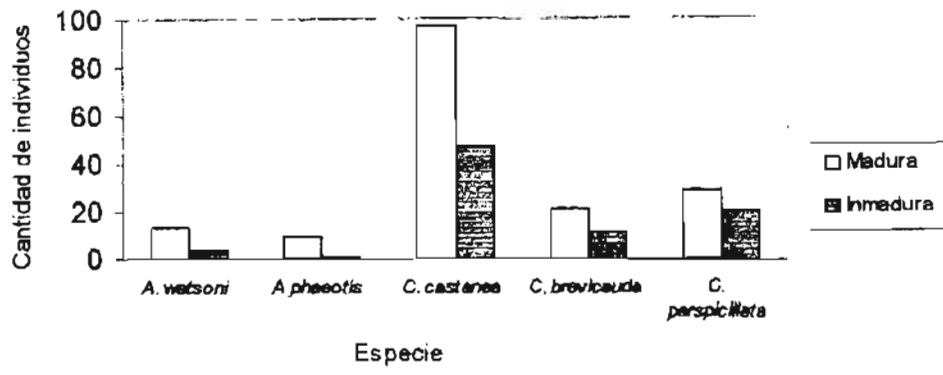


Fig. 1 Preferencia por edad de las semillas por especie de murciélago

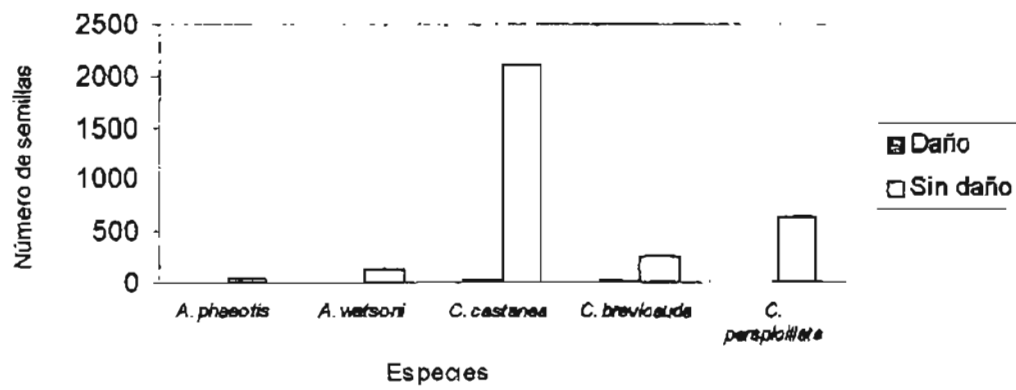


Fig. 2 Cantidad de semillas ingeridas por especie de murciélago según el daño.

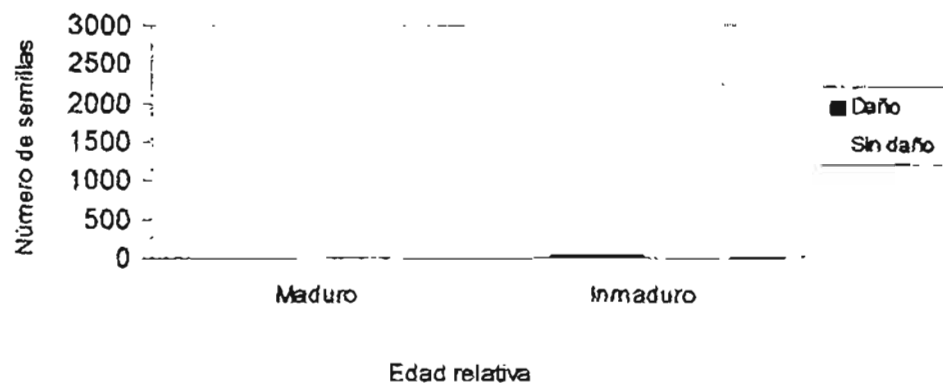


Fig. 3 Proporción de semillas con daño y edad

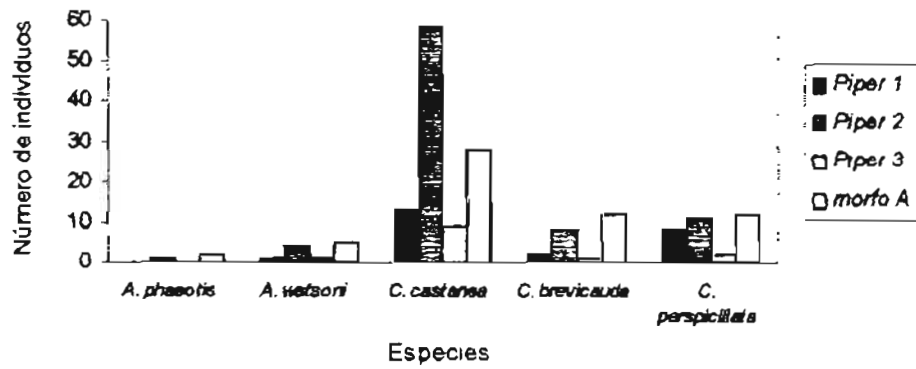


Fig. 4 Morfoespecies de semillas colectadas por especie de murciélago

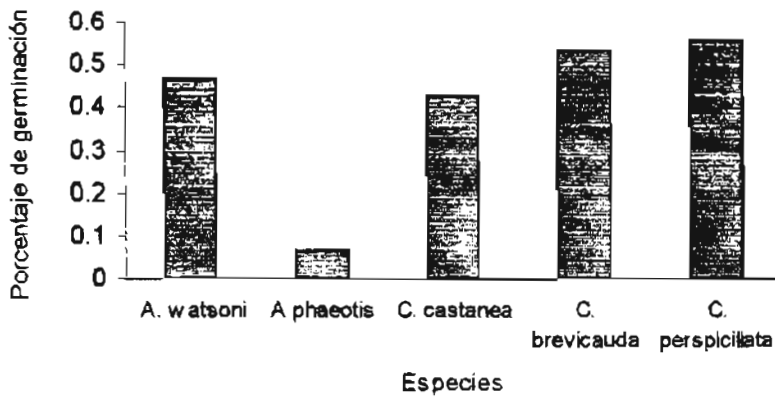


Fig. 5 Porcentaje de germinación según el daño por especie de murciélago

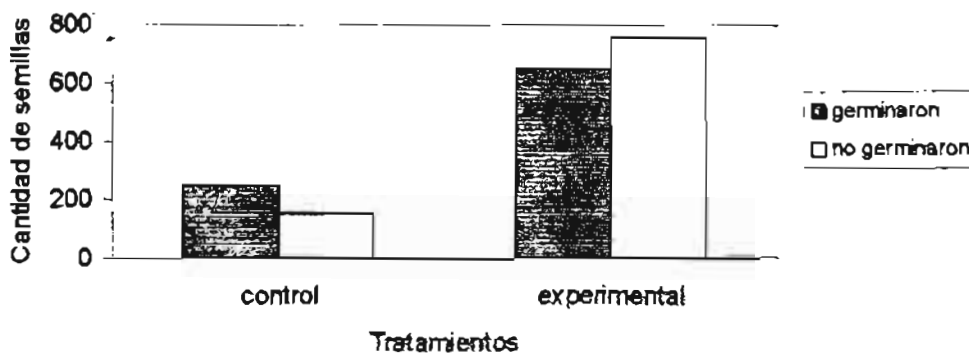


Fig 6. Variación de la germinación entre el grupo control y el experimental

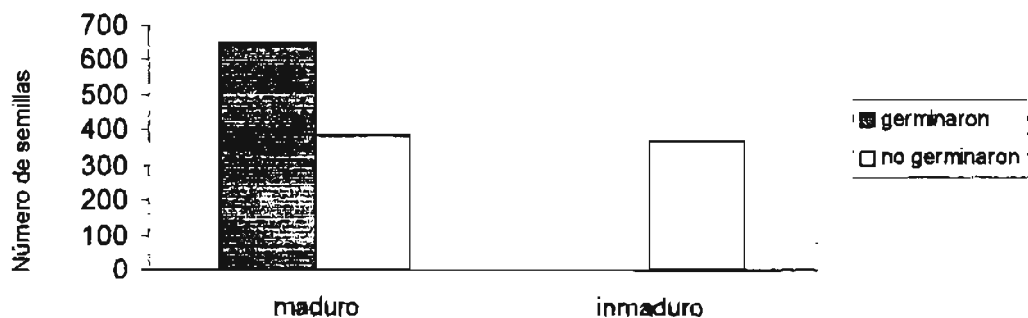


Fig. 7 Efecto de la edad de las semillas sobre la germinación

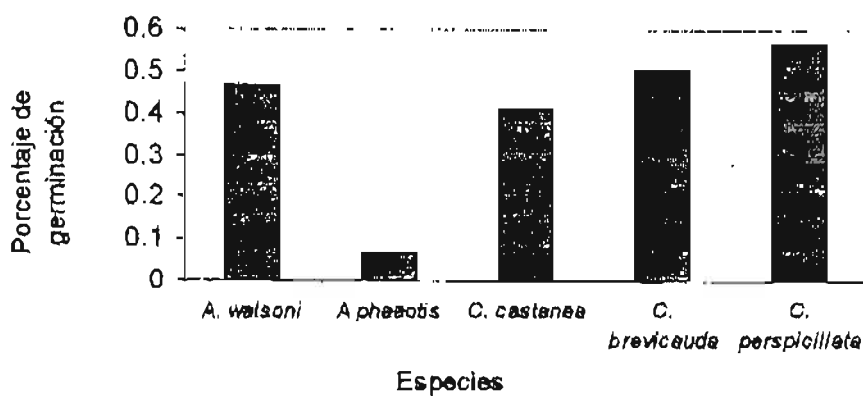


Fig. 8 Porcentajes de germinación por especie de murciélago.

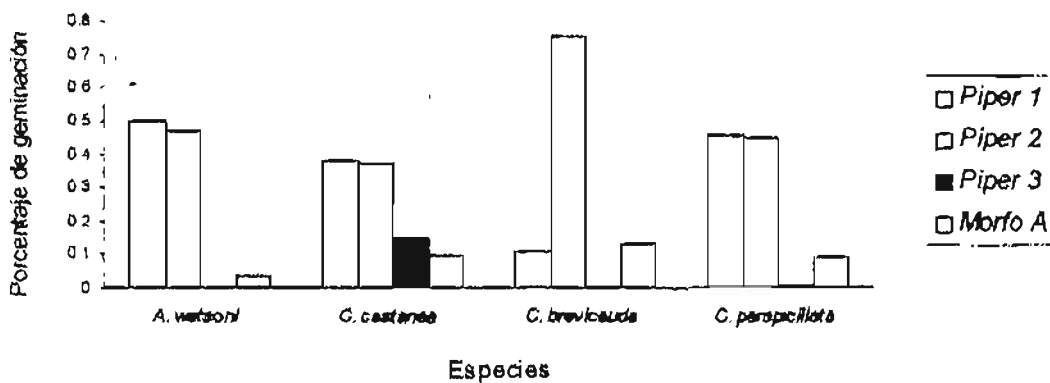


Fig. 9 Porcentaje de germinación de morfoespecies de semillas por especie de murciélago

Coexistencia de la comunidad de murciélagos frugívoros de la Reserva Forestal Golfito, Puntarenas: Análisis de factores de segregación ecológica.

Pablo Riba Hernández

Las comunidades de murciélagos frugívoros representan una de las agrupaciones de mamíferos simpátricos más diversos y complejos en los neotrópicos. Se conocen 69 especies de murciélagos frugívoros que habitan en los neotrópicos (Findley, 1993) y . Sin embargo, se sabe poco de los procesos ecológicos que permite la coexistencia de los miembros de este gremio (Willig, 1993).

Se han planteado cuatro hipótesis generales que podrían explicar la gran riqueza de especies en los trópicos. La hipótesis de Tiempo y estabilidad se basa en que los trópicos han existido por un periodo largo de tiempo, y junto a la estabilidad del clima ha permitido la evolución de un gran número de especies. La hipótesis de depredación propone que la depredación permite reducir las especies que son exitosas en la competencia al ser más abundantes y vistosas. Al reducir estas poblaciones las especies "perdedoras" obtienen más control del recurso e incrementan la población. La hipótesis de alta productividad de los recursos; dice que la alta productividad y biomasa de los bosques tropicales, permite que exista más recursos para más especies. Por último la hipótesis de la competencia interespecífica; propone que a lo largo del tiempo produce especialización en explotar recursos, lo que permite la entrada de más especies mientras otras se especializan, como resultado los nichos ecológicos se reducen (Krickler, 1997).

Algunos factores que podrían reducir la competencia incluyen la abundancia y disponibilidad de recursos, como también mecanismos de segregación espacial, temporal y alimenticia (Cody, 1974). La segregación espacial ocurre cuando las especies se especializan en la utilización de microhábitat distintos. Es importante considerar que el tiempo no es un recurso, no obstante este muestra la forma en que los animales explotan los recursos disponibles, de modo que las diferencias en patrones de actividad reduce la competencia interespecífica (Marinho-Filho y Sazima, 1989). La segregación alimenticia se puede dar por dos mecanismos excluyentes; como la especialización taxonómica de recursos alimenticios (Marinho-Filho, 1991), y la relación entre tamaño corporal y tamaño de fruto consumido (Fleming, 1991).

En este trabajo se estudia la segregación espacial, temporal y alimenticia como posibles factores que permiten la coexistencia entre murciélagos frugívoros del Refugio de Vida Silvestre Golfito.

Métodos

El estudio se desarrolló en la Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. La vegetación del sitio se clasifica como bosque tropical muy húmedo (Holdridge, 1967).

Se muestreo durante los últimos días de enero y principios de febrero de 1998. Se colocaron de dos a tres redes de niebla, en dos sitios seleccionados por su grado de alteración, estructura y composición del bosque; La Gamba se consideró como bosque maduro poco alterado por la presencia de árboles de más de 30 m de altura y La Cañaza se consideró como bosque secundario muy alterado por estar ubicado a menos de 100 m de una zona urbana y por la presencia de plantas pioneras como *Piper* sp, *Ochroma* sp, *Cecropia* sp. Se alternó noches de muestreo en los dos hábitats para evitar que los murciélagos evadieran las redes memorizando la posición de la red. En ambos sitios se realizó el mismo esfuerzo de muestreo. El muestreo se realizó de las 18:00h a las 22:00 h. En total se muestrearon 10 noches con un esfuerzo de muestre de 24000 metros cuadrados-hora.

Para cada murciélago capturado se anotó la hora de captura, la especie, el peso, el sexo, el estado reproductivo y la medida del antebrazo. Para coleccionar las heces los murciélagos se mantuvieron en bolsas de tela por aproximadamente una hora. Las heces coleccionadas se depositaron en un vial identificado y el animal fue liberado. Cada muestra coleccionada con al menos una semilla se consideró

como un registro de que el animal estaba consumiendo esa fruta. Hay que considerar que este muestreo no determina frutas con semillas grandes que los murciélagos no ingieren.

La amplitud de nicho se determinó por el índice de Levins: $B=1/\sum x_i^2$, donde x_i es la proporción de la especie de planta i en la dieta del murciélago (Krebs, 1989). En el cálculo de este índice, se incluyeron todos los morfo tipos, cada registro en la dieta fue considerado como una observación. El resultado obtenido fue ajustado a la escala de 0 a 1 (Krebs, 1989), donde 0 indica que son especialistas y 1 generalistas.

Para determinar el traslape de dieta en pares de especies se utilizó el índice de Horn: $C=2\sum x_i y_i / (\sum x_i^2 + \sum y_i^2)$; donde x_i es la proporción de la especie de la planta i en la dieta de la especie de murciélago x y y_i la proporción de la especie de la planta i de la especie de murciélago y (Krebs, 1989). Los valores de 0 indican que no hay traslape y los valores de 1 indican que hay traslape completo. Para el análisis de los hábitos alimentarios se utilizó solo las especies que tenían más de diez muestras de heces.

Se aplicó una prueba de Chi-cuadrado de Independencia, para determinar si las especies tienen preferencia por hábitat. Se hizo una prueba de G para determinar si existían diferencias entre los picos de actividad y para determinar cuales especies tienen preferencia de hábitats.

Resultados

Se colectaron un total de 331 murciélagos frugívoros pertenecientes a 9 especies (Cuadro No.1). Se encontró que existe una preferencia en el uso del hábitat entre las especies estudiadas ($\chi^2=28.95$; g.l=6; $p<0.001$). A nivel de géneros *Carollia* fue más común en zonas alteradas, mientras que *Artibeus* fue más común en zonas con poca alteración. A nivel de especies el patrón es semejante al de los géneros, siendo *Carollia castanea* más común en zonas alteradas ($G=7.968$; g.l=1, $p<0.05$) y *Artibeus watsoni* más común en bosque poco alterado ($G=12.84$; g.l=1; $p<0.05$) (Fig.1).

Cinco de las seis especies analizadas presentaron su mayor pico de actividad a las 18:00h, a diferencia *A. jamaicensis* mostró su mayor pico de actividad a la 21:00 h.. No obstante, no se encontró diferencia entre los patrones de actividad de las especies en cuestión ($G=21.42$; g.l=18; $p=0.259$) (Fig.2).

Se encontraron un total de 13 especies de plantas utilizadas por los murciélagos durante el período de estudio, de las cuales ocho eran del género *Piper*, una del género *Ficus* y cuatro no identificadas. A pesar que las cuatro especies analizadas (*Carollia perspicillata*, *C.castanea*, *C.brevicauda*, *Artibeus watsoni* y *A.phaeotis*) consumieron los trece morfotipos de plantas, la importancia relativa de cada una de ellas en la dieta de las especie varió (Fig.3). El morfo II y morfo A fueron los más utilizados por los murciélagos (36% y 28% respectivamente).

Durante el periodo de estudio las especies analizadas fueron especialistas en sus hábitos alimentarios (Cuadro No.1), con un nivel alto de traslape de nicho entre ellas (Cuadro No.2). El mayor traslape se dió entre las especies del género *Carollia*, entre *Carollia brevicauda*-*Artibeus phaeotis*, y *Artibeus watsoni* y el género *Carollia* (Cuadro No.2).

Discusión

Estudios realizados en otros grupos taxonómicos indican que las especies que utilizan el mismo hábitat y los mismos recursos alimenticios difieren en los picos de actividad (Schoener, 1974). En los murciélagos tropicales, el tiempo es considerado con un factor importante en la reducción competitiva (LaVal, 1970). En el caso de los murciélagos frugívoros al parecer la separación temporal no es un factor de peso que promueva la coexistencia de las especies frugívoras, puesto que la disponibilidad de frutos maduros disminuye a lo largo de la noche, lo que produce presión por la reducción del recurso (Marinho-Filho, 1989, Heithaus et al, 1975). Lo anterior puede explicar la tendencia de los murciélagos

frugívoros a centralizar los patrones de actividad durante las primeras horas de oscuridad y no presentar variaciones entre los picos de actividad entre las especies en Golfito. Por lo tanto, Las diferencias en patrones de actividad solamente serían efectivas en tanto las especies estén utilizando recursos que son renovables durante la noche e.g. néctar (Heithaus et al., 1975).

Otros autores han mostrado que especies que son activas al mismo tiempo no presentan traslape en nicho alimenticio (Huey y Pianka, 1983). En este estudio se encontró un alto grado de traslape de nicho alimenticio entre las especies. La disponibilidad de frutas es un recurso efímero que varía de mes a mes. Por lo tanto, las dietas de animales frugívoros como los murciélagos tienen una variabilidad alta en el transcurso de un año (Bonaccorso, 1979, Marinho-Filho, 1991), como resultado en algunos períodos del año existen traslapes en las dietas producto de la abundancia de recursos alimenticios (Heithaus et al, 1975, Crome, 1975). Los traslapes de nicho alimenticio pueden ocurrir tanto en picos altos como bajos de producción de frutas (Crome, 1975). Por lo que concluir que hay competencia entre las especies es muy difícil, si no se realizan experimentos controlados con y sin la presencia de cada uno de los competidores (Schoener, 1974).

Todas las especies estudiadas presentaron amplitud de nicho muy angosto, lo que indica que fueron especialistas en la selección de frutos. Estudios a largo plazo en otras comunidades han mostrado que las mismas especies que se encontraron en Golfito tienden a ser generalistas (Bonaccorso y Humprey, 1985). Especies como *Carollia castanea*, se consideran especialistas en consumir plantas del género *Piper*, sin embargo, son generalistas por que a lo largo del año explotan más de una especie de este género (Bonaccorso y Humprey, 1985). Por lo tanto, el carácter especialista y el alto traslape de nicho entre las especies, hace pensar que el estudio se realizó durante un período de alta productividad de frutas en la zona de estudio.

A pesar que se observó preferencia por hábitat, este no tuvo efecto en la reducción del traslape en el nicho alimenticios. Probablemente esto indica que los recursos alimenticios están igualmente presentes en ambos microhábitats en una abundancia alta. Y que la diferencia observada puede darse por la búsqueda de sitios potenciales para perchas en bosque no alterado de parte de *Artibeus watsoni* que percha obligatoriamente en palmas (Timm, 1987).

Al parecer la segregación espacial, temporal y alimenticia no fueron factores importantes en la segregación del nicho en las especies de murciélagos frugívoros en Golfito. Probablemente la abundancia de frutas juega un papel preponderante en la separación de nicho de las especies de murciélagos frugívoros en el refugio de Vida Silvestre Golfito. No obstante, esta conclusión debe tomarse tentativamente, ya que la abundancia de frutas no fue estudiada durante el período de estudio. Para comprender el funcionamiento de esta comunidad de murciélagos es necesario realizar un estudio a largo plazo, donde se puedan identificar las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos, y así determinar los factores importantes que permiten la coexistencia de esta comunidad de murciélagos frugívoros en los períodos de recursos limitados. Además, se debe estudiar otros vertebrados frugívoros que potencialmente podrían actuar como competidores por recursos con los murciélagos de Golfito.

Bibliografía

- Bonaccorso, F.J y S. Humprey. 1985. Fruit bat niche dynamics: The role in maintaining tropical forest diversity. *Tropical Rainforest: The Leeds Symposium*. 169-183 p.
- Cody, M.L. 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton University Press. 315p.
- Crome, F.H. 1975. The ecology of fruit pigeons in the tropical Northern Queensland. *Aust. Wildl.Res.* 2:155-185.
- Fleming, T.H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *J. Mamm.*,72(3):493-501.
- Findley, J.S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press, Cambridge. 167p.

- Heithaus, E.A., Fleming, T.H. y P.A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-852.
- Holdridge, L. 1987. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Huey, R.B. y E. Pianka. 1983. Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap. En: Huey, R.B., Pianka, E.R. y T.W. Schoener (Eds) *Lizard ecology*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 281-290 pp.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins publisher, Inc. New York. 654 pp.
- Kricher, J. 1997. *Neotropical Companion*. Princenton Press. New Jersey. Segunda Edición.
- La Val, R.K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *Southwest. Nat.* 15:1-10.
- Marinho-Filho, J. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 7:59-67.
- Marinho-Filho, J. Y I. Sazima. 1989. Activity patterns of six phyllostomid bat species in southeastern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.*, 49(3): 777-782.
- Palmeirin, J.M., Gorchov, D.L, S. Stoleson. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats?. *Oecologia*:79:403-411.
- Schoener, T.W. 1974. Resources partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Willig, M., Camilo, G y S. Noble. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *J. Mamm.*, 74(1): 117-128.

Cuadro No.1 Especies de frugívoros, número de individuos, cantidad de heces colectadas y amplitud de nicho de la comunidad de murciélagos frugívoros del refugio de vida silvestre Golfito.

Especie	Individuos capturados	Heces colectadas	amplitud de nicho *
<i>Artibeus watsoni</i>	77	14	0,317
<i>Artibeus jamaicensis</i>	26	26	n.c
<i>Artibeus lituratus</i>	4	0	n.c
<i>Artibeus phaeotis</i>	31	10	0.317
<i>Vampyressa pusilla</i>	2	1	n.c
<i>Carollia perspicillata</i>	40	30	0.294
<i>Carollia brevicauda</i>	36	23	0.230
<i>Carollia castanea</i>	114	105	0.203
<i>Sturmira lilium</i>	2	2	n.c
Total	331	211	

n.c= no calculado

* Índice de Levins $B=1/\sum x_i^2$

Cuadro No.2 Traslape de dietas en pares de especies de murciélagos frugívoros en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. Índice de Horn $C = 2\sum x_i y_j / (\sum x_i^2 + \sum y_j^2)$.

	<i>Artibeus watsoni</i>	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Carollia brevicauda</i>	<i>Carollia castanea</i>	<i>Artibeus phaeotis</i>
<i>Artibeus watsoni</i>	1	0.888	0.859	0.830	0.685
<i>Carollia perspicillata</i>		1	0.893	0.941	0.604
<i>Carollia brevicauda</i>			1	0.843	0.801
<i>Carollia castanea</i>				1	0.504
<i>Artibeus phaeotis</i>					1

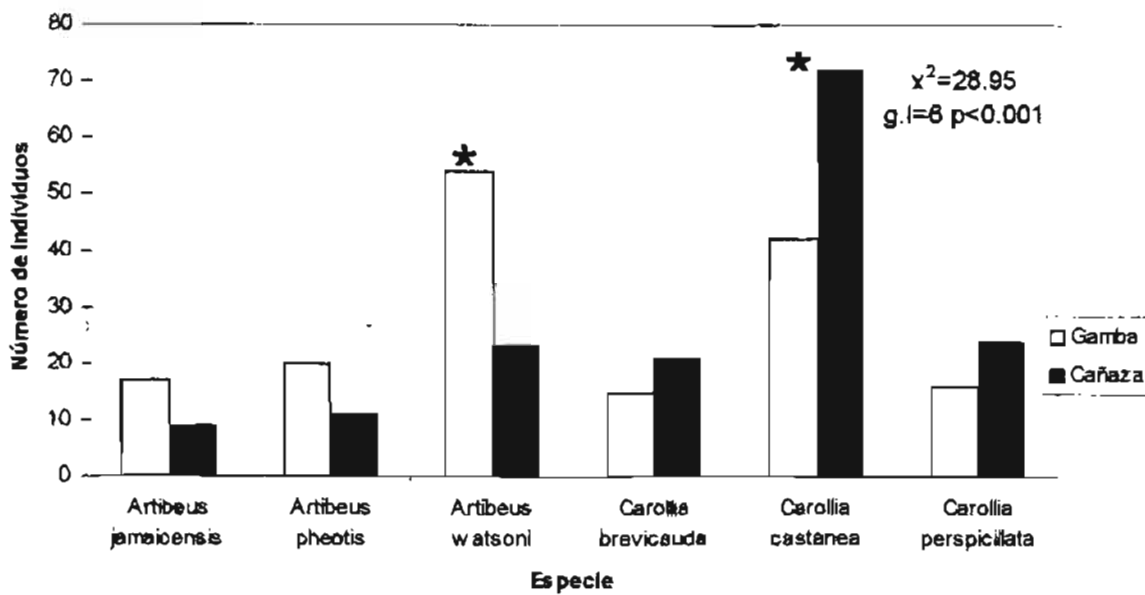


Fig.1 Distribución de murciélagos frugívoros por hábitat en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. * = $p < 0.05$

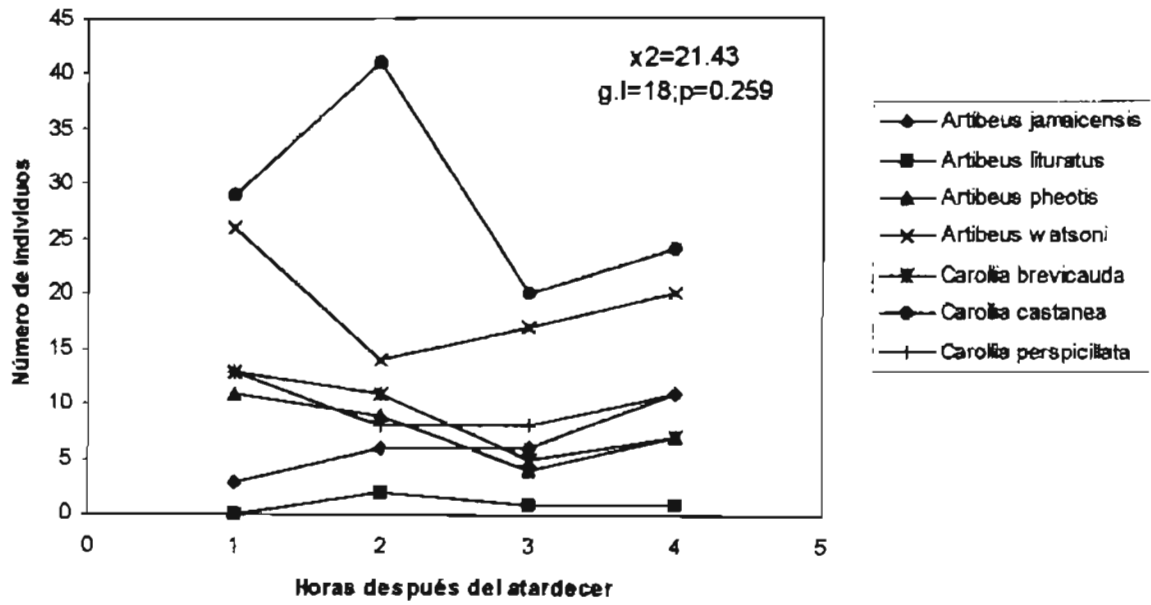


Fig.2 Patrones de actividad de la comunidad de murciélagos frugívoros de la Reserva forestal Golfito, Puntarenas.

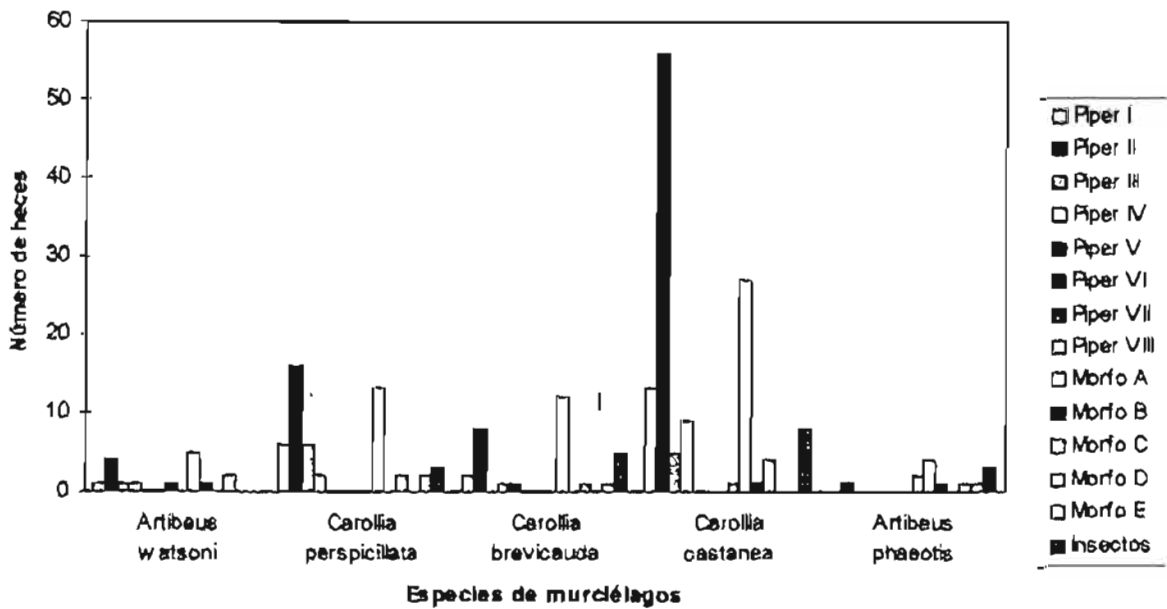


Fig.3 Morfotipos de plantas consumidos por cinco especies de murciélagos frugívoros en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas.

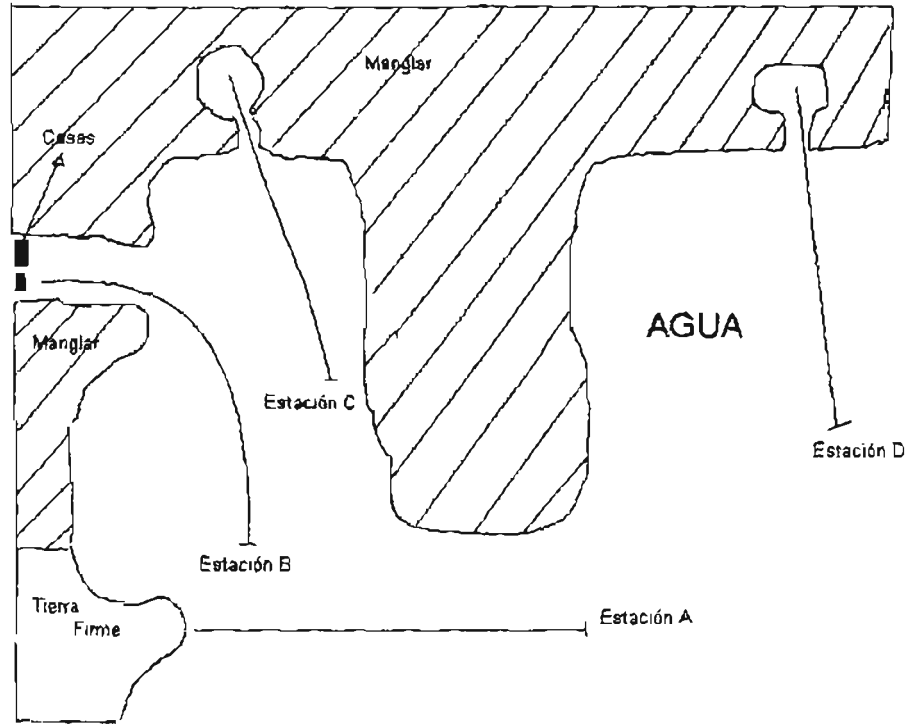
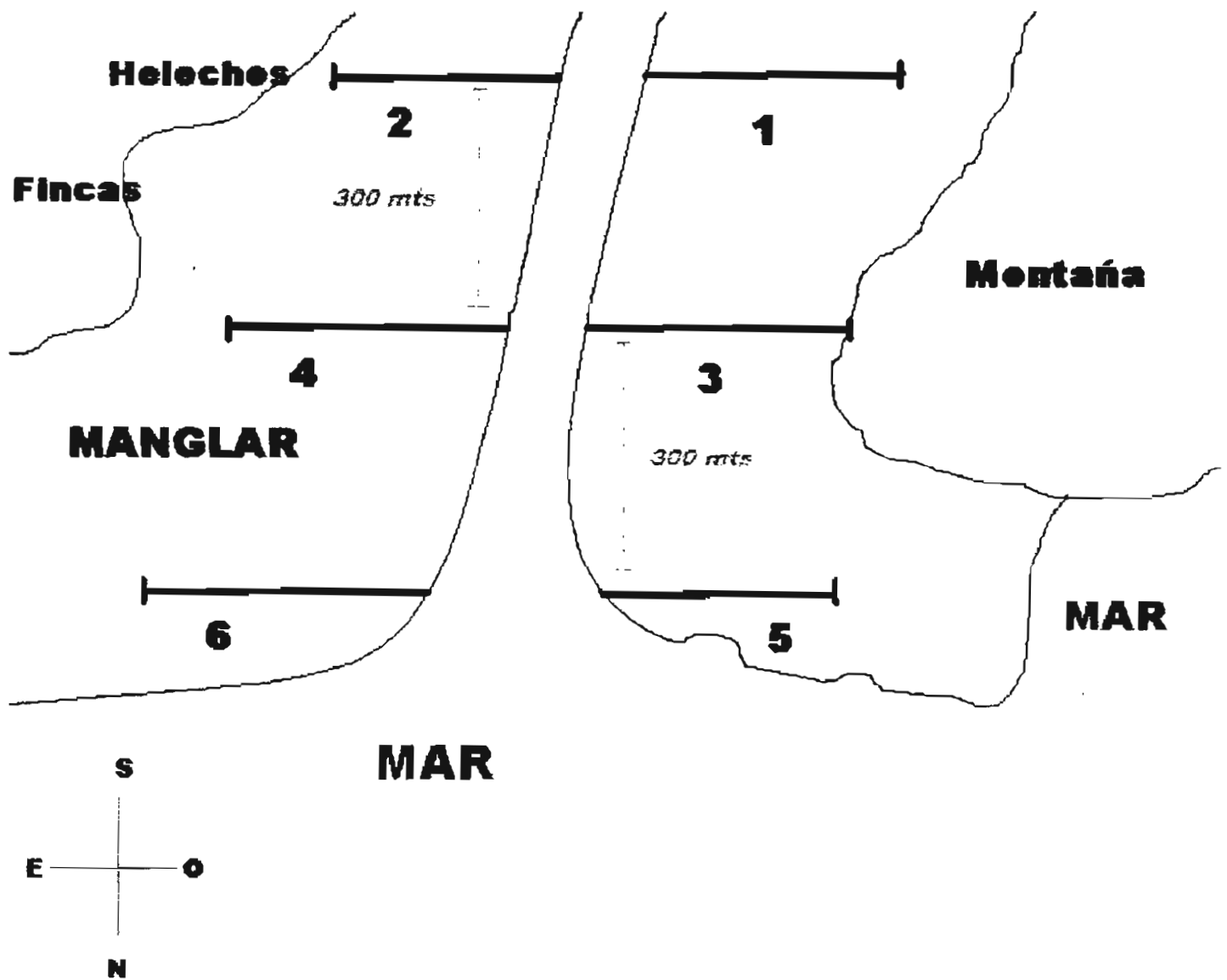


Figura 1 Esquema de la localización de las estaciones en un manglar en Golfito

Anexo 1. Mapa de las estaciones de muestreo del manglar "La Purrja", Golfito, utilizadas en el análisis del zooplancton de los informes individuales de Andrea Cordero y Claudia Muñoz.



Anexo 2. Ubicación de las parcelas de las parcelas en el manglar La Purruja Golfito, utilizadas en los informes individuales de Patricia Azofeifa, Carmen Flores y Tania Bermúdez.