

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Curso
Biología de Campo

Coordinadores

Federico Bolaños

Gerardo Umaña

Golfito
Enero-Febrero, 1999

Presentación del 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.

Por cuarta vez se desarrolla éste en la región de Golfito desde el 8 de enero al 5 de febrero de 1999. Golfito se convierte en una zona de mucho provecho para este tipo de actividades puesto que permite tanto la realización de proyectos dirigidos al ambiente terrestre como al marino, sin dejar por fuera las facilidades que representa estar en uno de los centros de población de la zona. En total hubo 17 estudiantes, todos de la Escuela de Biología y participaron 14 profesores visitantes. Entre los profesores se contó con la participación de tres estudiantes del Posgrado en Biología y con Margarita Silva, actual profesora del Programa de Intercambio de nuestra institución con la Universidad de Kansas.

Antes del viaje a Golfito se realizaron algunas actividades que involucraron cinco conferencias introductorias a la zona y una pequeña capacitación en el uso de hojas electrónicas y paquetes estadísticos realizada en el Laboratorio de Cómputo de la Escuela. Las conferencias fueron: "Clima del Pacífico Sur de Costa Rica" ofrecida por Vilma Castro de la Escuela de Física, "Vegetación del Pacífico Sur de Costa Rica" con Quirico Jiménez del Instituto Nacional de Biodiversidad, "Diversidad Marina" por Jorge Cortés, "El Ecosistema Marino del Golfo Dulce" por José A. Vargas, y finalmente, "Insectos Sociales" por Jorge Lobo, los últimos tres de la Escuela de Biología.

En Golfito la mayoría de los profesores invitados brindaron una conferencia sobre aspectos biológicos de su interés. También contamos con la participación de dos conferencistas, Claudio Barrantes que nos habló sobre "La Historia de la Zona Sur de Costa Rica" y con Jens Ehmcke sobre "Salamandras de Costa Rica". Se contó con cuatro periodos de tres días para realizar los proyectos de grupo, dirigidos por los profesores invitados o los coordinadores, y el resto del tiempo para que los estudiantes realizaran su proyecto individual. La mayoría de los proyectos se hicieron en el día pero el de una estudiante y dos proyectos dirigidos fueron nocturnos.

En este tipo de cursos son muchas las personas que colaboran, y es por lo que deseamos agradecer a quienes hicieron posible que éste se realizara. Muy especialmente a Hernán Camacho y la Escuela de Biología por apoyar y financiar el curso. A los profesores visitantes, sin los que no se podría lograr el resultado que aquí vemos. A Marcos Chávez y al personal de FUCIP que hacen posible que el curso cuente con áreas para alojamiento, alimentación y trabajo apropiadas para el buen desarrollo. A la sección de transportes que facilita la entrada y salida de profesores visitantes como de todo el grupo al principio y al final, así como del transporte en el campo. La mayoría del equipo es de la Escuela, sin embargo el Centro de Investigaciones Marinas y el programa de la Universidad de Kansas facilitaron parte de éste. Muy especialmente a Doña Olga, a Piano y a Mavis por su constante apoyo logístico en la zona; y a la maravillosa cuchara de Hugo Pérez, gran amigo y compañero en todo el tiempo de estadía en Golfito.

Indice

Presentación del Curso	i
Indice	ii
Estudiantes	iv
Profesores Vistantes	iv
Coordinadores	iv
Asistente	iv
Algunas Frases Célebres	v
Fotografías	vi
Hugo	vii
Roberto (Figa).....	vii
Gerardo y Familia	viii
Piano y Federico	viii
Los Ayudantes.....	ix
Los Cebollitas	ix
Auxiliadora	x
Floria (Barba).....	x
Alvaro (Cartín).....	xi
Cesar (Mo).....	xi
Francisco (Chisco)	xii
Ricardo (Cejas, Cocotico)	xii
Daniel.....	xiii
Leonora (Eleodora)	xiii
Lotties	xiv
Marco	xiv
Minor.....	xv
Olman	xv
Oscar.....	xvi
Pablo	xvi
Randall	xvii
Ximena	xvii
Yahaira	xviii
Algunos Ayudan en la Cocina.....	xviii
También Trabajaban Mucho	xix
Más Trabajadores	xix
Y Siguen Los Breteadores.....	xx
Otros se Ocupaban en Otras Cosas	xx
Pero Siempre Hay que Partir.....	xxi
Pero No Con las Manos Vacías	xxi
Aquí si se ve el Fruto del Trabajo	xxii
Y los que Aman a las Culebras	xxvi
Proyectos de Grupo.....	1
Interacciones biológicas y ecológicas de los insectos del estiércol. Pablo Aguilar.....	2
Factores que afectan el comportamiento de la libélula <i>Hetaerina</i> (Odonata: Calopterygidae). Olman Alfaro	8
Número de frutos consumidos y tasa de remoción en frutos de <i>Miconia</i> (Melastomataceae) por parte de aves frugívoras. Minor Barboza	15
Variación en la abundancia y distribución de langostinos en una quebrada. Daniel Barrantes.....	22
Comparación de la herpetofauna de mantillo entre un cacaotal y un bosque maduro intervenido. Alvaro Cartín	34
Patrones de orientación y navegación en la rana <i>Smilisca sordida</i> (Anura, Hylidae). Oscar M. Chaves	38

Similitudes dendrológicas entre la Fila y la Quebrada La Gamba. Lotties Fallas	44
Relación del tamaño de la comisura del pico de aves frugívoras con el tamaño de fruto y la diversidad de dieta. María Auxiliadora González	52
¿Protegen las hormigas <i>Azteca</i> (Formicidae: Dolichoderinae) del ataque de herbívoros a los árboles de mangle en que anidan?. Ximena Miranda	56
Efecto de la alteración humana y el sustrato en la distribución y abundancia de macroinvertebrados acuáticos en tres quebradas. Floria Mora	61
Efecto de la contaminación en la presencia de perifiton. Marco V. Retana	67
Variación espacial y producción de fitoplancton en la bahía de Golfito. Leonora Rodríguez	72
Composición y abundancia de zooplancton marino en dos sitios: un análisis metodológico. Yahaira Rojas	79
Distribución espacial y tamaño de los individuos de una población de <i>Bufo melanochloris</i> . César Sánchez	91
Dimorfismo en la expresión sexual en el Clavelón de playa, <i>Hibiscus pernabucensis</i> (Malvaceae). Randall Valverde	96
Efecto de la pendiente y el tamaño de la palma <i>Socratea exorrhiza</i> en arquitectura de sus raíces fúlcreas. Ricardo Valverde	105
Preferencia de hábitat y de cebo en machos de abejas del género <i>Euglossa</i> (Hymenoptera: Euglossinae) en dos estratos. Francisco Zúñiga	113
Proyectos Individuales	123
Forrajeo de acuerdo a la distribución espacial y temporal de <i>Uracis</i> sp (Libellulidae, Odonata). Pablo Aguilar	124
Estudio de la comunidad biótica de charcos temporales. Olman Alfaro	129
Factores que determinan el tamaño de la colonia y preferencia de hábitat en <i>Azteca</i> sp. (Formicidae: Dolichoderinae) en un manglar. Minor Barboza	138
Diferencias de micro hábitats en la familia Dolichopodidae. Daniel Barrantes	143
Herbivoría selectiva en <i>Atta cephalotes</i> (Hymenoptera: Formicidae). Alvaro Cartín	160
Preferencia de termitas (<i>Nasutitermes</i>) por algunas características fisonómicas de los árboles en un bosque y un manglar. Óscar M. Chaves	164
Influencia de la sal en la distribución de cuatro tipos de agallas de <i>Avicennia germinans</i> (Mangle negro). Lotties Fallas	169
Efecto de la salinidad en la herbivoría de larvas de mariposas raspadoras (Pyrallidae) en el mangle negro. María Auxiliadora González	173
Insectos acuáticos en fitotelmata de inflorescencias: importancia del color, presencia de materia orgánica, y edad de la inflorescencia. Ximena Miranda	177
Distribución, territorialismo y comportamiento agresivo de machos de libélulas (Odonata: Zygoptera). Floria Mora	183
Comportamiento agresivo en machos de <i>Gonatodes albogularis</i> (Sauria: Gekkonidae) ante la presencia de modelos. Marco V. Retana	188
Variación morfológica y acústica en el sapo <i>Bufo melanochloris</i> . Leonora Rodríguez	194
Preferencia de <i>Cephaloeia puncticollis</i> (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae) por ciertas brácteas en <i>Heliconia latispatha</i> (Heliconiaceae). Yahaira Rojas	200
Remoción de frutos por aves en tres especies de plantas: preferencia entre especies y métodos de forrajeo. César Sánchez	204
Relación de algunos factores abióticos con la densidad de renacuajos de <i>Bufo melanochloris</i> . Randall Valverde	210
Capacidad de respuesta de las colonias de <i>Pseudomyrmex ferruginea</i> en <i>Acacia collinsii</i> . Ricardo Valverde	215
Comparación del desplazamiento en el forrajeo de tres especies simpátricas de <i>Ameiva</i> (Teiidae). Francisco Zúñiga G.	220

Estudiantes

Pablo Aguilar
Olman Alfaro
Minor Barboza
Daniel Barrantes
Alvaro Cartín
Óscar M. Chaves
Lotties Fallas
Ma. Auxiliadora González
Ximena Miranda
Floria Mora
Marco V. Retana
Leonora Rodríguez
Yahaira Rojas
César M. Sánchez
Randall Valverde
Ricardo Valverde
Francisco Zúñiga

Profesores Vistantes

Gerardo Avalos
Gerardo Chaves
William Eberhard
Jorge Gómez
Paul Hanson
Víctor Mora
Alvaro Morales
Rodolfo Ortíz
Ana Pereira
Oscar Rocha
Susy Segura
Margarita Silva
Monika Springer
Ju-Lin Weng

Coordinadores

Federico Bolaños
Gerardo Umaña

Asistente

Roberto Brenes

Algunas Frases Célebres

- Cocotico:** "¿Laura, porqué, me miras con escepticismo?"
Cocotico: "Figa... Descartes era un sobón"
Anónimo: "Dijo Care: ... un cachorro de pus"
Figa y Marco: "¡Con ese pelo!"
Daniel: "¡Ya tengo el poder!"
Ximena: "Alvari Cartón ... vení"
Floria: "No tengo la culpa de ser tan irresistible"
Oscar: "Si perezco la ciencia se retrasaría 50 años"
Oscar a Laurito: "¡Traiga, pa clasificarla!"
Pablo: "Disco de Seky: Chunche para medir intensidad lumínica que consiste en una tapa de balde pintado anaranjado con un mecate"
Minor: "que no, eso no se hace así, no, no, no, no, no, ..."
Lotties: "Ustedes son muy ardientes"
Cocotico: "Yo tengo una mente superior, ..., eso no me ofende"
Ana Pereira: "¡Caquitas de frugívoro, hasta rico huelen!"
Oscar: "Cucurrucucú... Cartíín"
Yahaira: "Ese perrito se parece a Chisco, ... véale los ojos"
Oscar: "Correntómetro: un tarrillo amarrado a un mecate"
Cocotico a Figa: "Lléveme al Platanar" Quería ir al Naranja
Cocotico: "¿Cuáles? En tus sueños... Mojados"
Cocotico: "Mi abuelo está loco, tengo un tío loco, ..."
Minor a Floria: "Viejilla Satánica"
Cocotico: "Voy a hacerme la barba para estar limpio del alma"
Avalos: "Si tuviéramos una Machintosh, hace rato estaríamos tomando cerveza"
Oscar en la Purruja: "1.Para pasar aquí un transecto lineal hay que pasar una motosierra. 2.¡Uh! que asco, que asco, que asco,...., me entra la mierda,...., prefiero las ñangas a tener esta mierda entre las botas"
Cocotico a Oscar: "¿Porqué, me miras con ojos de deseo?"
Pablo (Proyecto Abejas): "¡Que no haría yo con una lengua así!"
Pablo: "¡Yahaira la voy a matar!"
Avalos: "Los que tienen vista facultativamente reversible"
Pablo: "No se meta en mis terrenos Cartín"
Oscar: "El amor entre playos es lo más puro que hay"
Pablo: "Yahaira, le voy a cortar las Heliconias", "Yahaira, le voy a cortar la cabeza"
Yahaira (Respuesta): "Si me corta la cabeza lo capo"
Oscar y Ricardo: "Aquí hay un par de playones"
Fede a Oscar: "Aprenda a usarla..., para eso están los manuales"
Cachí: "Estoy pensando en lotus no en Lotties"
Lotties a Ricardo: "Insolente"
Auxi a Ricardo: "Te voy a dar hilo y aguja para que no se le salgan las cochínadillas"
Auxi: "Me dicen Mafalda por ser inteligente y crítica no por chiquitilla y habladora"
Auxi: "Cochinos malpensados". Oscar responde: "Riiiiicooo"
Cocotico: "Ustedes me difaman. No me estigmaticen"
Cocotico: "Uuuy, porqué son tan groseros, amémonos los unos a los otros"

Fotografías



El Grupo



Hugo



Roberto (Figa)



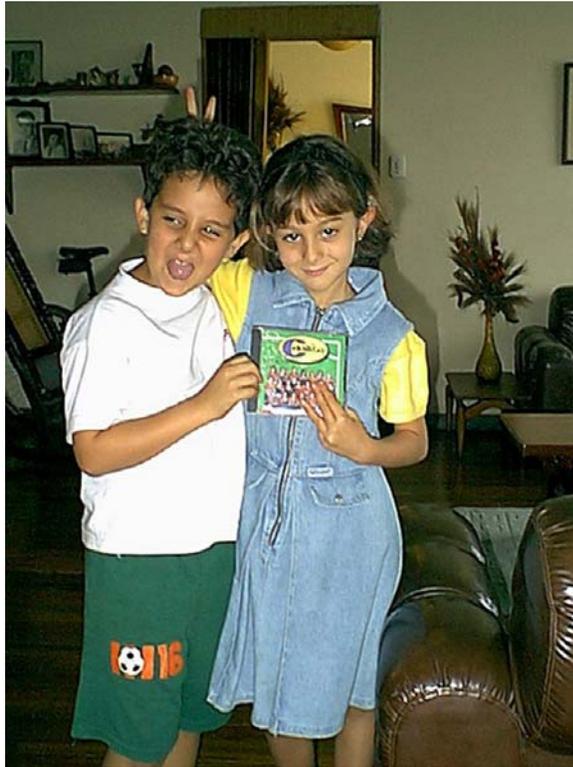
Gerardo y Familia



Piano y Federico



Los Ayudantes



Los Cebollitas



Auxiliadora



Floria (Barba)



Alvaro (Cartín)



Cesar (Mo)



Francisco (Chisco)



Ricardo (Cejas, Cocotico)



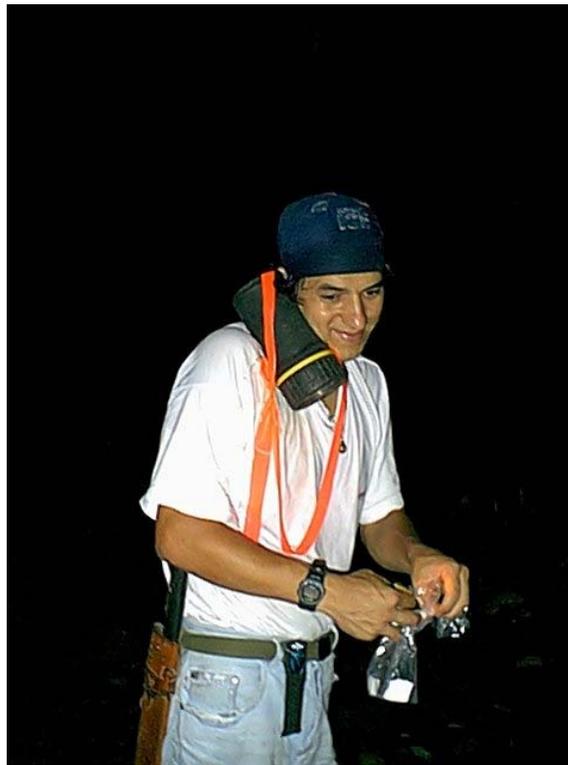
Daniel



Leonora (Eleodora)



Lotties



Marco



Minor



Olman



Oscar



Pablo



Randall



Ximena



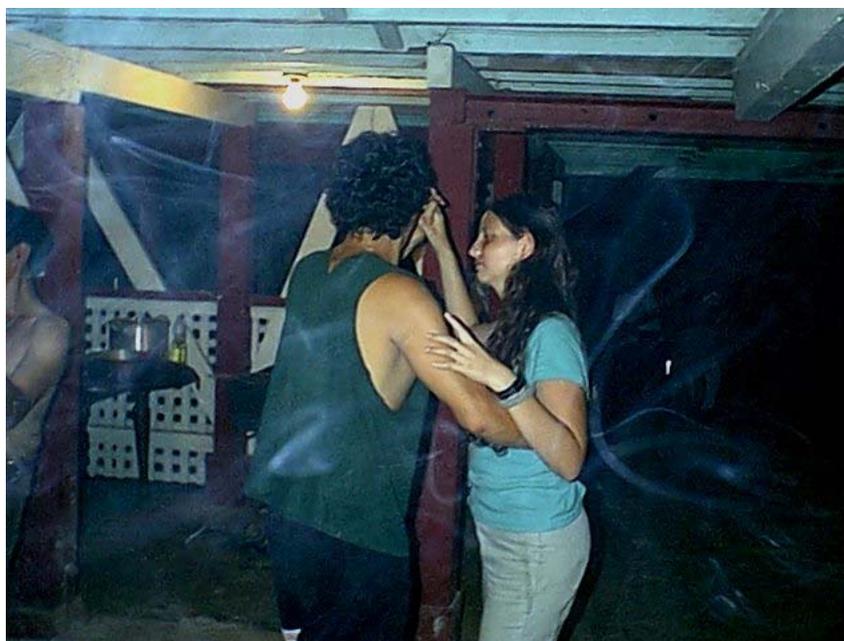
Yahaira



Algunos Ayudan en la Cocina



También Trabajaban Mucho



Más Trabajadores



Y Siguen Los Breteadores



Otros se Ocupaban en Otras Cosas



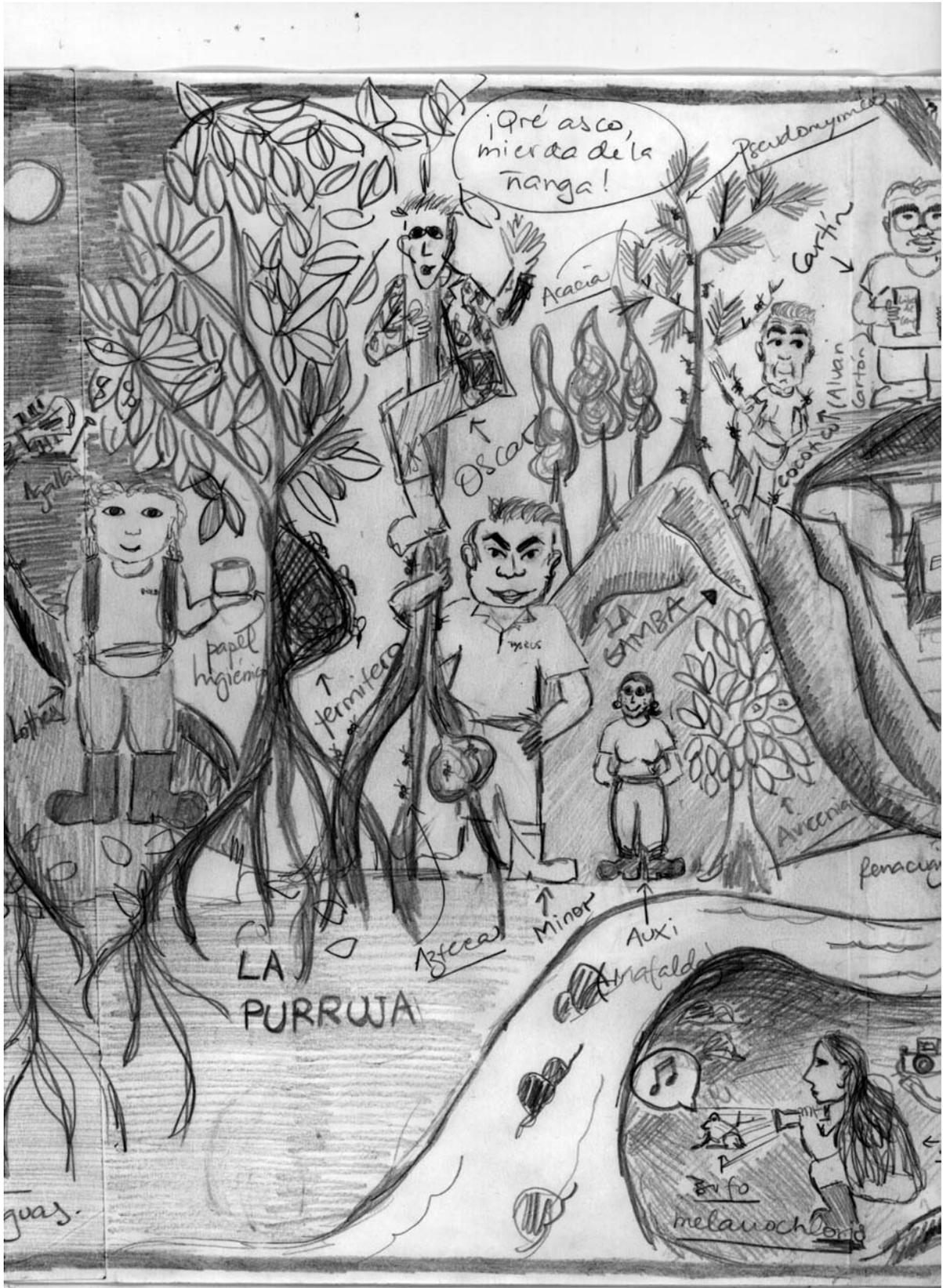
Pero Siempre Hay que Partir



Pero No Con las Manos Vacías

Aquí si se ve el Fruto del Trabajo









Y los que Aman a las Culebras



Proyectos de Grupo



Interacciones biológicas y ecológicas de los insectos del estiércol

Pablo Aguilar

Editor: Alvaro Cartín, Coordinador: William Eberhard

El estiércol de los mamíferos constituye un rico hábitat para una gran cantidad de especies de artrópodos. Según Hammer (1941) el estiércol constituye el biotipo para los estados de desarrollo de muchos insectos y también hay un gran número que pasan el periodo de adultos sobre o cerca del estiércol nutriéndose de él. Los desechos de animales son recursos ricos en nutrientes, esto ha hecho que una gran cantidad de animales se haya especializado en este tipo de hábitat. El número y la diversidad de la fauna que llega al estiércol tiende a ser mayor en el trópico, por ejemplo aquí en Costa Rica en una boñiga se pueden encontrar más de una docena de especies de moscas (Janzen, 1991).

Muchos de los artrópodos que se acercan al estiércol lo hacen para depositar los huevos ahí, pues muchos poseen larvas coprófagas, y otros poseen larvas zooprófagas. Ya adultos algunos insectos se acercan al estiércol únicamente a ovipositar, mientras que otros también se acercan para satisfacer sus requerimientos de proteína (Hammer, 1941; Pont, 1979). Es especialmente por el sentido del olfato que las moscas encuentran el lugar de nutrimento y ovoposición (Hammer, 1941).

Las boñigas constituyen un sitio en el cual se da el apareamiento en muchas especies, inclusive los machos de algunas especies llegan únicamente al estiércol para buscar hembras para copular y no para alimentarse, siendo su dieta principal el néctar de las flores (Hammer, 1941). Ambos sexos, pero especialmente los machos arriban rápidamente después de la deposición, luego conforme van arribando las hembras estas son capturadas para entrar en una fase de pre-cópula (Parker, 1972 a; Hafez, 1948).

Los objetivos del trabajo son comparar si hay preferencia por parte de las diferentes familias de insectos por estiércol de diferentes edades. Determinar si existen diferencias en la preferencia entre sexos en la familia Sepsidae (Diptera) por estiércol de diferentes edades. Determinar la estrategia usada por los insectos para detectar el excremento, pues las moscas pueden estar posadas en la vegetación esperando detectar algún olor, o mantenerse volando por el bosque hasta que perciben un olor atractivo. Esto se determinó mediante un tratamiento con estiércol fresco ubicado siempre en un mismo lugar y un tratamiento con estiércol fresco que se cambió de sitio cada hora. Determinar como afecta la hora del día la actividad de las diferentes familias de insectos en el estiércol y por último observar como puede afectar el ambiente en la cantidad de insectos que visitan el estiércol.

MÉTODOS

El trabajo se llevó a cabo en Golfito, Puntarenas el día 12 de enero de 1999. El sitio de estudio fue la quebrada El Naranjal, la cual posee residuos de bosque primario, alterado por el constante paso de turistas. El sitio es muy cerrado por el tipo de vegetación, donde árboles de las familias Moraceae y Fabaceae son los más abundantes.

A las seis de la mañana se colectó el estiércol, recogiendo dos tipos de boñigas, una que estuviera lo más fresca posible y la otra que tuviera más tiempo de estar en el ambiente. De la boñiga fresca se elaboraron tres tratamientos: "fresca", "permanente" y "móvil". Y de la boñiga vieja se hizo el último tratamiento "vieja". La boñiga se colocó en cajas de petri se le agregó un poco de agua y se mezcló bien para que quedara bien homogénea.

Para observar si la edad del estiércol afecta las preferencias de las familias se compararon los tratamientos "fresca" vs "vieja", las cajas de petri con el respectivo tratamiento se colocaron a las 9:00am. Luego a las 10:00am con una red entomológica se colectaron los insectos que había en las trampas y con un tubo aspirador fueron trasladados a frascos con alcohol al 70%. Se cambió la boñiga de las trampas para que siguieran atrayendo insectos y se colocaron en el mismo lugar. El procedimiento se repitió a las 11:00am y 12:00md. Los insectos atrapados fueron contados y clasificados por familia, con la ayuda de un estereoscopio.

El tratamiento "permanente", las trampas se colocaron a las 9:00am y los insectos se colectaron a las mismas horas que los anteriores, pero la única diferencia fue que las boñigas de estas trampas nunca fueron cambiadas. El tratamiento "móvil" fue puesto a las 9:00am, cada hora se colectaron los insectos y se cambiaba la boñiga, pero las trampas fueron colocadas en lugares diferentes cada vez que se cambiaron. Para determinar si existían diferencias entre los sexos se procedió a clasificar los individuos de la familia Sepsidae en machos y hembras. Se compararon los tratamientos "fresca" vs "vieja", "fresca" vs "permanente" y "fresca" vs "móvil".

A las 9:00am fueron colocadas todas las trampas a lo largo de la quebrada, a 2m de la orilla, entre cada trampa se guardó una distancia de 5m y el orden en que fueron colocadas las trampas fue la fresca, la vieja, la permanente y por último la

móvil. Para cada trampa se pusieron 5 replicas, que fueron comparadas para comprobar que tan heterogéneo era el ambiente. El total de trampas colocadas fue de 20, con 4 tratamientos y 5 replicas para cada tratamiento.

Los datos fueron analizados usando pruebas Chi-cuadrado. Para determinar si existen preferencias entre familias, se compararon los tratamientos “fresca” vs “vieja”. Para evaluar las preferencias de los sexos por algún tipo de tratamiento se compararon las trampas “frescas” vs “viejas”, “permanente” y “móviles” por separado. Para determinar si las moscas están posadas en la vegetación esperando detectar algún olor, o si se mantienen volando por el bosque hasta que perciben un olor atractivo para ellas, se comparó el número de individuos por familia en los tratamientos “fresca” vs “móvil”. Para observar como afecta la hora del día la actividad de las familias de insectos se comparó la cantidad de individuos por hora. El análisis de la heterogeneidad del ambiente, se hizo comparando las familias de acuerdo a las replicas, sin importar la hora, ni el tratamiento.

RESULTADOS

No hay diferencias significativas en cuanto a que las familias de insectos prefieran estiércol “fresco” o “viejo” (Fig. 1. $X^2=5.242$, g.l=8, $p>0.05$).

Para los sexos en la familia Sepsidae, se encontró que no hubo diferencias significativas en cuanto a la cantidad de machos y hembras en ninguna de las comparaciones. “fresca” vs “vieja” ($X^2=0.630$, g.l=1, $p>0.05$), “fresca” vs “permanente” ($X^2=0.123$, g.l=1, $p>0.05$) y “fresca” vs “móvil” ($X^2=0.156$, g.l=1, $p>0.05$). Lo que sí se puede ver claramente es que la cantidad de individuos de ambos sexos es mucho menor en el tratamiento “permanente”(Cuadro1).

Al comparar los tratamientos “fresca” vs “móvil”, si se encontró diferencias entre las familias, o sea que hay estrategias diferentes entre las familias en cuanto al método que usan para dar con el estiércol y que el tamaño de las poblaciones para cada familia viene a ser diferente(Fig. 2. $X^2=24.806$, g.l=8, $p<0.05$).

Al comparar las familias de acuerdo a la hora, se encontró que hay picos de actividad propios para cada grupo, por ejemplo a las 11:00am hubo un pico para las familias Muscidae y Phoridae. Para las familias Sepsidae y Sphaerocidae el pico de actividad fue a las 12:00md (Fig. 3. $X^2=45.500$, g.l=16, $p<0.05$).

En cuanto a la heterogeneidad del ambiente, al comparar las diferentes replicas por familias, se demostró que hubo diferencias en cuanto a la cantidad de individuos en ciertas replicas, por ejemplo en la replica número 5 cayeron un total de 145 sepsidos, mientras que en la replica número 3 la cantidad fue de 55 individuos. Lo cual viene a demostrar que existieron diferencias en cuanto a los sitios donde fueron colocadas las trampas (Fig. 4. $X^2=73.410$, g.l=32, $p<0.05$).

DISCUSIÓN

Según Parker (1972 a) la mayor actividad de moscas en la boñiga se observa en los primeros 30min, después de esto la actividad empieza a disminuir. Probablemente la corteza que se forma sobre la superficie de la boñiga haga que sea menos odorífera y eso reduzca el atractivo para que las moscas depositen sus huevos.

De acuerdo a esto al comparar los tratamientos “fresca” vs “vieja” se esperarían diferencias entre ambos. Sin embargo los resultados muestran lo contrario. Esto se explica con la forma en que fueron manipulados los tratamientos, pues antes de poner las trampas se le agregó agua a la boñiga y después se mezcló. Eliminando así las diferencias que existían entre ambos. Hafez (1948) observó que la corteza que se forma en la superficie de la boñiga ayuda a disminuir la evaporación de la parte de abajo. Pero si la corteza es removida, quedando expuesta la parte blanda vuelve a ser atractiva como alimento y para depositar los huevos.

Las moscas, además de copular también llegan al estiércol a alimentarse. De acuerdo a Hammer (1941) la gran mayoría de las moscas asociadas al excremento se alimentan principalmente de los líquidos de la boñiga. Parker (1972 a) encontró que las parejas después de dejar la boñiga, cerca del 60% de las hembras eventualmente copulan con su macho, el resto son rechazados o se separan sin cópula. Esto se debe a que al estiércol llegan tanto hembras no fértiles como fértiles. Por eso no hay diferencias significativas al comparar la cantidad machos y hembras en los tratamientos (Cuadro1).

Otra hipótesis para explicar el hecho de que no hubo diferencias entre los sexos es la propuesta por Maynard (1978). Él sugiere que los machos pueden adoptar dos estrategias mientras la boñiga en la que están se seca. Si la mayoría de los machos se van a buscar una boñiga más fresca, debe quedarse, pues aunque lleguen pocas hembras, también habrá pocos machos y esto reduce la competencia por las hembras. La otra táctica es si la mayoría de machos se quedan, debe marcharse. Al ser las hembras el recurso limitante para los machos y si este recurso está escaso los machos buscan otro sitio con mayor cantidad de hembras. Entonces conforme pasa el tiempo habrá una tendencia a que las cantidades macho-hembra se equilibren.

Existen diferencias en la capacidad de detectar olores entre las especies, en la forma en que las especies dan con el alimento y en el tamaño de las poblaciones de las distintas familias. Esto influyó para que se encontraran diferencias entre los tratamientos “fresca” y “móvil”. Se puede decir que para los sepsidos y muscidos es energéticamente más barato posarse sobre la vegetación y esperar a que puedan detectar algún olor. Además se puede suponer que la población de

estos dos grupos no fue cubierta en su totalidad por las trampas de estiércol. Pues en el tratamiento "móvil" llegaron más individuos que en el tratamiento "fresca" (Fig. 2.). Se puede observar que para la familia Phoridae no hay mayores diferencias entre los tratamientos, lo cual podría deberse a que este grupo se mantiene volando por el bosque esperando detectar algún olor. En la familia Sphaeroceridae la cantidad de individuos para el tratamiento "fresca" duplica a los del tratamiento "móvil", lo que hace suponer que después de cierto momento la población en el área se agote (Fig. 2.).

Se encontraron en las trampas dos familias que se alimentan tanto de huevos, larvas y adultos, Dolichopodidae (Diptera) y Staphylinidae (Coleoptera). Aunque fueron muy pocos los individuos encontrados, lo más importante es la presencia de depredadores en el hábitat en el que se trabajó. Está bien documentado que los animales toman los picos de depredación en cuenta cuando toman la decisión de como comportarse en situaciones particulares, en la mayoría de casos estos picos contrastan con la actividad de cópulas y alimentación (Kats y Dill, 1998). Esto nos da una explicación del porque hubo diferencias en las trampas de acuerdo a la hora (Fig.3). Además estos picos son propios para cada una de las familias y vienen a ser adaptaciones para escapar de los depredadores.

Por último se ve que existen diferencias en cuanto a las replicas (Fig. 4.). Esto a pesar de que se trabajó en un lugar con condiciones que para el ojo humano eran homogéneas, quizás para las moscas no lo era y hubo factores bióticos y abióticos, difíciles de detectar y controlar, que hicieron estas diferencias. Janzen (1991) menciona que además de la clara heterogeneidad estacional de los consumidores de estiércol, hay una fuerte heterogeneidad espacial.

BIBLIOGRAFÍA

- Hafez, M. 1948. Ecological and Biological Observations on some coptophagous Sepsidae (Diptera). Proc. R. Ent: Soc. London. 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: 58-93
- Janzen, D. 1991. Insectos. Historia Natural de Costa Rica. EUCL. 1ª ed español. Pp 631-653.
- Kats, B. y Dill, M. 1998. The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals. Ecoscience. 5 (3): 361-394. (Tomado de Biological Abstracts).
- Maynard, J. 1978. La evolución del comportamiento. Scientific American. 2: 116-126.
- Parker, G.A. 1972 a. Reproductive behavior of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). A preliminary analysis of the reproductive strategy and its associated behaviour patters. Behaviour 41,p. 172-206.
- Pont, A.C. 1979. Sepsidae. Diptera, Cyclorrahapha, Acalyprata. En: Fitton; M.G. (ed) Handbooks for the Identification of the British Insects. VolumenX, parte 5c. Department of Entomology, British Museum (Natural History). Royal Entomological Society of London. 264pp.

Cuadro1. No. de machos y hembras de la familia Sepsidae por tratamiento

	fresca	Vieja	permanente	móvil
Machos	62	54	31	66
Hembras	50	54	28	74

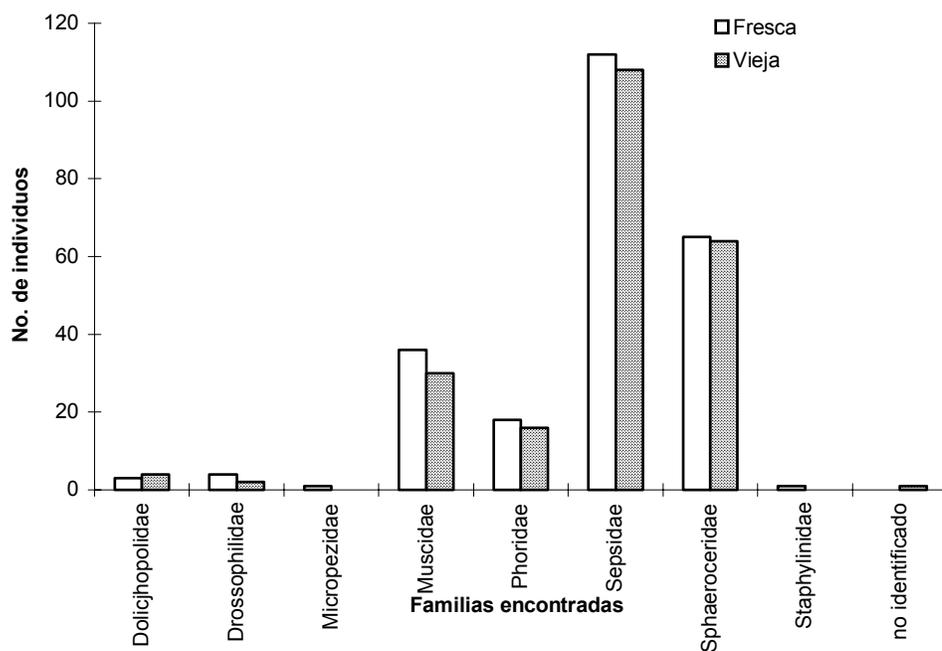


Figura 1. No. de individuos por familia para tratamientos "fresca" y "vieja".

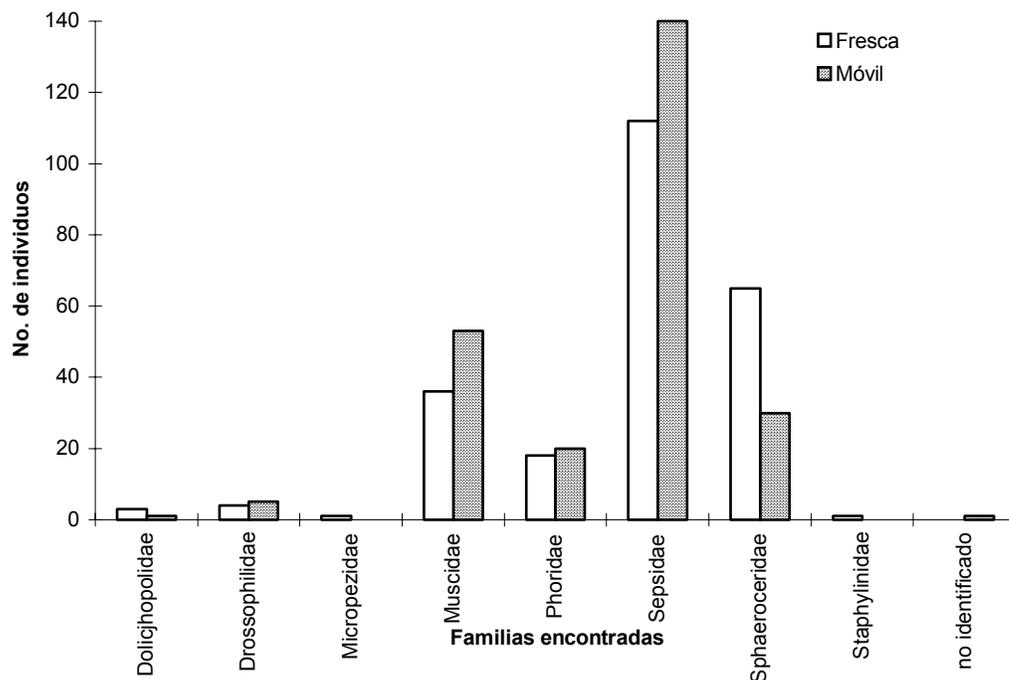


Figura 2. No. de individuos por familia para tratamientos "fresca" y "móvil".

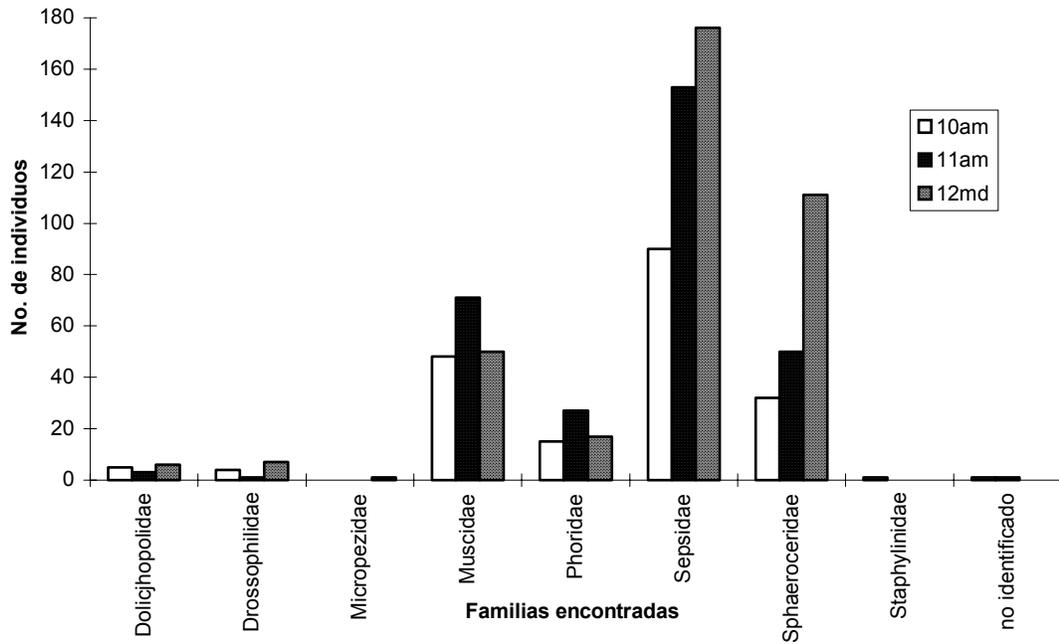


Figura 3. No. de individuos por familia de acuerdo a la hora.

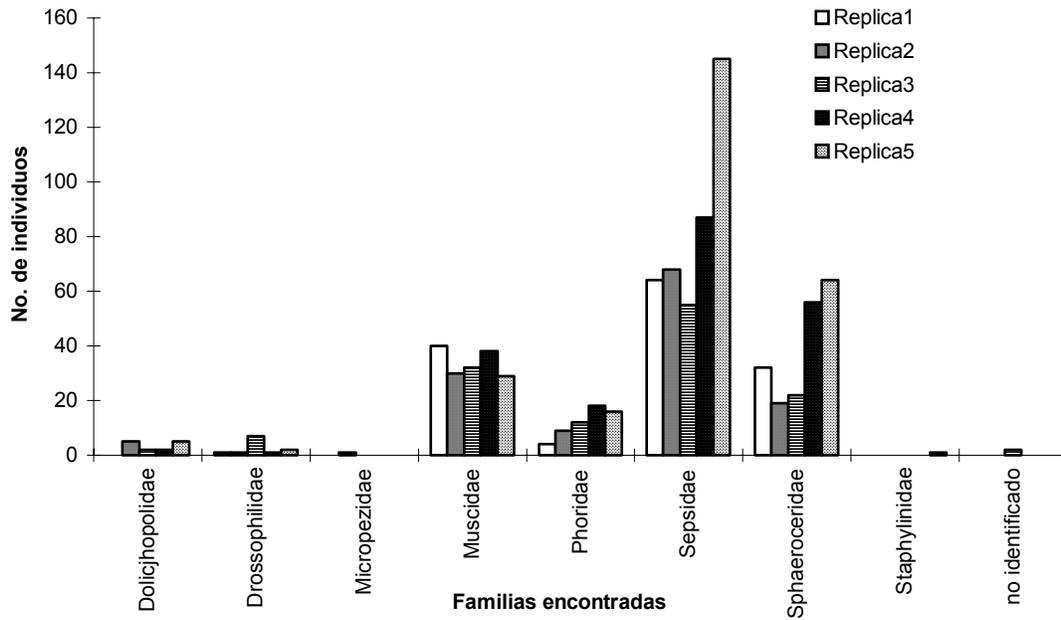


Figura 4. No. de individuos por familia de acuerdo a la replica.

Apéndice 1: Datos Crudos

Trat	Repl	hora	durac	Seps. mac	Seps. hem	musc	phor	sphaer	Dolich	dross	Micr	Staph	NS
F	1	1	60	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
F	1	2	60	15	1	3	0	2	0	0	0	0	0
F	1	3	65	9	14	3	3	8	0	0	0	0	0
F	2	1	72	1	3	3	2	2	0	0	0	0	0
F	2	2	60	3	4	6	2	1	1	0	0	0	0
F	2	3	52	2	5	5	0	4	0	0	1	0	0
F	3	1	60	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0
F	3	2	70	2	3	3	1	0	0	1	0	0	0
F	3	3	54	3	1	2	3	8	0	1	0	0	0
F	4	1	75	0	1	1	2	8	0	0	0	0	0
F	4	2	59	4	0	0	4	4	0	0	0	0	0
F	4	3	52	14	7	3	0	9	0	0	0	0	0
F	5	1	65	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
F	5	2	63	1	5	2	1	0	0	0	0	0	0
F	5	3	60	7	6	0	0	18	1	0	0	0	0
V	1	1	65	0	0	3	0	4	0	0	0	0	0
V	1	2	60	7	2	3	0	5	0	0	0	0	0
V	1	3	60	3	3	0	0	2	0	0	0	0	0
V	2	1	68	4	2	0	0	2	1	0	0	0	0
V	2	2	60	1	2	2	0	4	0	0	0	0	0
V	2	3	61	3	2	1	2	2	0	0	0	0	0
V	3	1	66	3	1	3	0	4	0	0	0	0	0
V	3	2	61	4	4	3	1	0	0	0	0	0	1
V	3	3	55	0	3	0	2	3	1	0	0	0	0
V	4	1	77	0	3	5	0	0	0	0	0	0	0
V	4	2	58	1	0	1	5	8	0	0	0	0	0
V	4	3	53	2	11	4	1	5	0	1	0	0	0
V	5	1	68	5	2	5	2	1	1	1	0	0	0
V	5	2	60	14	13	0	3	6	0	0	0	0	0
V	5	3	60	7	6	0	0	18	1	0	0	0	0
P	1	1	68	0	0	4	0	5	0	0	0	0	0
P	1	2	62	2	1	5	0	1	0	0	0	0	0
P	1	3	64	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0
P	2	1	71	0	3	1	1	0	1	0	0	0	0
P	2	2	61	0	1	2	1	0	2	0	0	0	0
P	2	3	60	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
P	3	1	68	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
P	3	2	60	1	4	4	0	1	0	0	0	0	0
P	3	3	55	1	3	5	0	1	0	0	0	0	0
P	4	1	81	4	5	2	2	3	0	0	0	0	0
P	4	2	60	2	4	5	0	4	0	0	0	0	0
P	4	3	52	3	3	2	0	4	1	0	0	0	0
P	5	1	69	4	1	2	1	0	0	0	0	0	0
P	5	2	65	6	2	7	0	6	0	0	0	0	0
P	5	3	60	7	0	6	0	8	2	0	0	0	0
M	1	1	70	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
M	1	2	60	0	1	9	0	2	0	0	0	0	0
M	1	3	60	1	3	5	1	2	0	1	0	0	0
M	2	1	73	11	10	1	1	0	0	0	0	0	0
M	2	2	60	3	1	5	0	0	0	0	0	0	0
M	2	3	60	1	5	3	0	4	0	0	0	0	0
M	3	1	71	1	1	2	1	0	0	1	0	0	1
M	3	2	60	2	6	6	2	0	0	0	0	0	0
M	3	3	54	8	3	0	2	5	0	3	0	0	0
M	4	1	75	3	2	5	2	1	1	0	0	0	0
M	4	2	61	5	4	4	2	6	0	0	0	0	0
M	4	3	53	4	5	6	0	4	0	0	0	0	0
M	5	1	70	16	2	3	1	1	0	0	0	0	0
M	5	2	62	12	10	1	5	0	0	0	0	0	0
M	5	3	60	7	12	2	3	5	0	0	0	0	0

Factores que afectan el comportamiento de la libélula *Hetaerina* (Odonata: Calopterygidae)

Olman Alfaro

Editor: Francisco Zúñiga, Coordinador: William Eberhard

Los odonatos pertenecen a uno de los órdenes de insectos más distintivos que viven actualmente sobre la tierra. Son organismos hemimetábolos, cuyo período larval es acuático, empleando desde dos meses hasta tres años en su desarrollo hasta adultos, de acuerdo con el tipo de especie o clima. En su estado adulto, viven desde pocos días hasta tres meses (Roldán 1988).

Las libélulas adultas son excelentes voladores y depredadores diurnos, que se alimentan principalmente de insectos pequeños. En la mayoría de las especies los machos se quedan cerca del agua durante una buena parte del día, generalmente defendiendo su territorio, mientras las hembras visitan el agua para copular y ovipositar (Paulson 1982).

El género *Hetaerina*, así como los demás miembros de la familia Calopterygidae, presenta un tipo de comportamiento característico de varios grupos de odonatos, en que los adultos dedican mucho tiempo a perchar sobre el suelo, o vegetación sobresaliente, desde donde vuelan para capturar a sus presas, enfrentarse a otros machos coespecíficos, o realizar funciones de cortejo (McCafferty 1981).

Poco se conoce acerca de las variaciones dentro de las especies de este género con respecto al comportamiento agresivo, la territorialidad y preferencia de sitios de percha, en que en muchos casos no existen estudios al respecto. Rojas (1985), menciona los estudios más importantes al respecto, y hace referencia al comportamiento reproductivo de *H. fuscaguttata*.

En el presente trabajo se estudian varios factores de comportamiento la especie más común del género *Hetaerina* presente en la Quebrada La Cañaza en Golfito, Puntarenas. Los objetivos son:

1. Comprobar si existe variación en el sitio de percha según: a) Presencia de sol o sombra; b) Presencia de vegetación sobre el agua o tierra; c) Intensidad de la corriente del agua.
2. Observar si la edad afecta la altura de percha.
3. Determinar si la agresividad de los machos varía según la edad, el tamaño y la hora del día.
4. Determinar si la probabilidad de reencontrar un macho varía según el sitio de captura inicial.
5. Obtener información con respecto a si la probabilidad de reencontrar (poco desplazamiento) es igual para todos los machos.

MÉTODOS

El trabajo se realizó durante dos días en la segunda semana del mes de enero de 1999, en la Quebrada La Cañaza, en las cercanías del Barrio Ureña en Golfito de Puntarenas.

Durante el primer día de muestreo se definió un trayecto de 360 m a lo largo de la quebrada. Seis personas se separaron en 2 grupos de 3 para caminar en direcciones opuestas, tomando como partida un punto intermedio en el trayecto, al que se llamó 0 (cero). Estas rutas fueron denominadas como A, de 130 metros, y B, de 230 metros. El procedimiento consistió en caminar, empezando aproximadamente a las 8:30 a.m., buscando los individuos de la especie de *Hetaerina* ahí presente, atraparlos con una red entomológica, marcarlos y liberarlos en el mismo sitio de captura. La codificación de marcaje incluía el número de individuo seguido por la letra de la ruta en que fue atrapado. Para cada libélula se determinó el lugar de observación (en metros desde el punto 0), la hora, edad, tamaño, ubicación en sol o sombra, vegetación colgante o no colgante, altura de percha, y si la corriente del río en el sitio era fuerte o suave. La vegetación colgante se estableció como la que sobresale entre 0 y 0,5 m sobre el agua, y la no colgante como la que está entre el límite del agua y 0,5 m hacia la zona terrestre. El tamaño se cuantificó midiendo la longitud del ala por medio de un vernier. La edad se definió cualitativamente por la presencia de polvo blanco en la base de las alas, siendo el más viejo el que mayor cantidad de polvo presentaba. La velocidad de corriente y la cantidad de luz se determinaron de forma cualitativa por medio de observación directa de una persona del grupo para cada factor.

Una vez terminado el recorrido, se repetía el número de veces posible hasta llegar a las 12:30 p.m. aproximadamente. En este caso se tomaba además información sobre recapturas.

El segundo día el grupo fue de 5 personas, subdividido en uno de 2 y uno de 3. Se tomaron datos de edad, hora, lugar, tamaño, recapturas, y agresividad. Los individuos no marcados se capturaban y se marcaban. La agresividad se determinó por medio de una caña de bambú, a la cual se le ataba con un hilo una libélula viva de la misma especie

("carnada"), la cual se podía dirigir arbitrariamente hacia los individuos que se hallaban perchados en sus respectivos sitios. La respuesta se separó en 3 categorías: ataca, huye y quieto.

RESULTADOS

Durante el muestreo para determinar la preferencia de sol o de sombra se observó una proporción de 34.66% de sol y un 65.34% de sombra en los sitios estudiados donde se encontraron los individuos dentro de la categoría de 8:00 a.m. a 10:30 a.m. Entre las 10:30 a.m. y las 12:30 p.m. se observó un 50.60% de sol y un 49.40% de sombra. Como se muestra en la figura 1, los machos prefieren las zonas de sol tanto en el lapso de 8:00-10:30 ($X^2=54.81$, g.l.=1, $p<0.005$), como en el de 10:30-12:30 ($X^2=4.66$, g.l.=1, $p<0.05$).

Con respecto a la preferencia a vegetación colgante, de 59 individuos observados, 47 se posaron en vegetación colgante, y los 12 restantes en no colgante. Con una oferta de vegetación en tierra de 45.20% y de vegetación en agua de 54.80%, la preferencia se orienta hacia esta última ($X^2=14.72$, g.l.=1, $p=0.000125$).

En los sitios observados la corriente del río se estimó en 62.7% de corriente fuerte y un 37.3% de corriente suave. Tomando esto en cuenta no se observan diferencias en cuanto a preferencia por un tipo de corriente determinado ($X^2=0.63$, g.l.=1, $p>0.05$) al presentarse 36 individuos en corrientes fuertes y 17 en suaves.

La edad no es un factor determinante de la altura de percha (Kruskal-Wallis=2.621, g.l.=2, $p=.270$), ya que los individuos separados en estas categorías se traslapan ampliamente con respecto a su distribución (fig. 2). Este factor tampoco afecta significativamente la agresividad ($X^2=1.6$, g.l.=4, $p=0.809$) (fig. 3).

Existen diferencias en la agresividad de los machos con respecto al tamaño del individuo (Mann-Whitney $U_{max}=413$, $N_1=13$, $N_2=45$, $p=0.025$). La figura 4 muestra como la proporción de ataques aumenta al incrementar el tamaño del individuo, observándose el punto más alto en la categoría de 27.0 a 27.9 mm.

De 148 individuos a los cuales se les determinó la hora en que presentaron ataques, 99 correspondieron a la categoría de 7:30 a.m. - 10:30 a.m., y 49 a la categoría de 10:30 a.m. - 1:00 p.m. Esta información permite observar que la agresividad aumenta en horas avanzadas de la mañana ($X^2=5.66$, g.l.=1, $p=0.017$) (fig. 5).

Las recapturas realizadas presentan diferencias con respecto a si fueron capturados anteriormente o no, lo cual indica la posibilidad de diferentes estrategias de territorialidad ($X^2=3.22$, g.l.=1, $0.025<p<0.05$) (cuadro 1). Por otra parte, el comportamiento territorial de estos individuos se observa en el poco desplazamiento que presentan al ser recapturados con respecto al sitio en que fueron capturados por primera vez (fig. 6).

DISCUSIÓN

Los trabajos realizados con especies de este género muestran que estos individuos pueden regular su temperatura eficientemente buscando parches de sol, como lo hacen la mayoría de los miembros de este orden. La termorregulación se lleva a cabo tanto por su tamaño como por su comportamiento, el cual incluye ajustes de postura de cuerpo y alas así como la ubicación en zonas con irradiación de luz solar, por lo que la necesidad de disponer de parches soleados es evidente (Corbet 1980).

La inclinación hacia la vegetación colgante puede deberse fundamentalmente a que se encuentra más cerca de la fuente de agua, la cual es el sitio donde llega la hembra y sobre el cual generalmente se lleva a cabo la cópula y la oviposición (Westfall 1984).

Las variaciones en la corriente del río no son un factor determinante en la escogencia de la percha por parte de los machos, ya que dentro del mismo río la variabilidad es notable, siendo relativamente accesible para cualquier macho, zonas de corrientes fuertes o suaves desde su sitio de percha, sin que necesariamente invada el territorio de otro individuo. Sin embargo, Corbet (1980) indica que hay casos en que la influencia de este elemento puede ser significativa si la densidad de la población es alta.

Se dan dos estrategias con respecto a la territorialidad entre los machos. Algunos individuos permanecen en un sólo territorio. Estos son los que fueron capturados tanto el primer como el segundo día, y para los cuales la probabilidad de recapturarlos en el mismo sitio, o muy cerca, es bastante alta (fig. 6). Por otra parte, hay machos que andaban deambulando sin un territorio definido, a los cuales corresponden los 24 individuos que nunca fueron recapturados (cuadro 1). Esto concuerda con lo mencionado por Rojas (1985) con respecto a *H. fuscaguttata* y *H. vulneratus* con respecto a este tipo de estrategia reproductiva. Sin embargo, se observan diferencias entre estas especies y la del presente trabajo en cuanto al efecto de la edad sobre la agresividad y la altura de percha. Rojas (1985) además reporta que los machos más viejos son los más agresivos y los que se posan a menor altura cerca del agua. No obstante, para la especie estudiada, las diferencias son relativamente pequeñas entre las categorías de edad, por lo que el número de individuos muestreados podría estar influyendo en los resultados, sin descartar de ninguna manera una diferencia etológica tangible. Es importante el hecho de que aparentemente esta especie presenta la particularidad de que los machos tienen la tendencia a ser territoriales aunque

no tengan un sitio de percha definido, es decir, defienden el sitio donde se encuentran aunque no sea fijo (Eberhard, com. pers.).

La agresividad, como una respuesta de su comportamiento dirigido a defender su territorio, está estrechamente relacionada con el tamaño del individuo y su probabilidad de mantenerse en su sitio, como lo confirma Corbet (1980) en su estudio.

En las primeras horas de la mañana los machos no se dedican a defender sino más bien a aumentar su temperatura y a capturar presas. Como en casi todos los zigópteros, con el frío de las primeras horas del día, la actividad es principalmente de movimientos corporales y percha en el sol para lograr su termorregulación, por lo que la agresividad se ve disminuida (Corbet 1980). Al transcurrir el tiempo, la agresividad aumenta para ocupar un territorio y proceder con el comportamiento reproductivo.

BIBLIOGRAFÍA

Corbet, P.S. 1980. Biology of Odonata. Ann. Rev. Entomol. 25:189-217.

McCafferty, W.P. 1981. Aquatic Entomology. Jones and Bartlett Publishers. Boston. 448 pp.

Paulson, D.R. 1982. Odonata. En: Hurlbert, S.H. y Villalobos-Figueroa, A. (Eds.) Aquatic Biota of Central America and the West Indies. EEUU. 529 pp.

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 la libélula *Hetaerina fuscaguttata* (Odonata: Calopterygidae). Tesis. Universidad de Costa Rica. 48 pp.

Roldán, G. 1988. Guía para el Estudio de los Macroinvertebrados Acuáticos del Departamento de Antioquia. Editorial Presencia. Bogotá, Colombia. 217 pp.

Westfall, M.J. Jr. 1984. Odonata. En: Merrit, R.W. y Cummins, K.W. An Introduction to the Aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. 2° ed. EEUU. 722 pp.

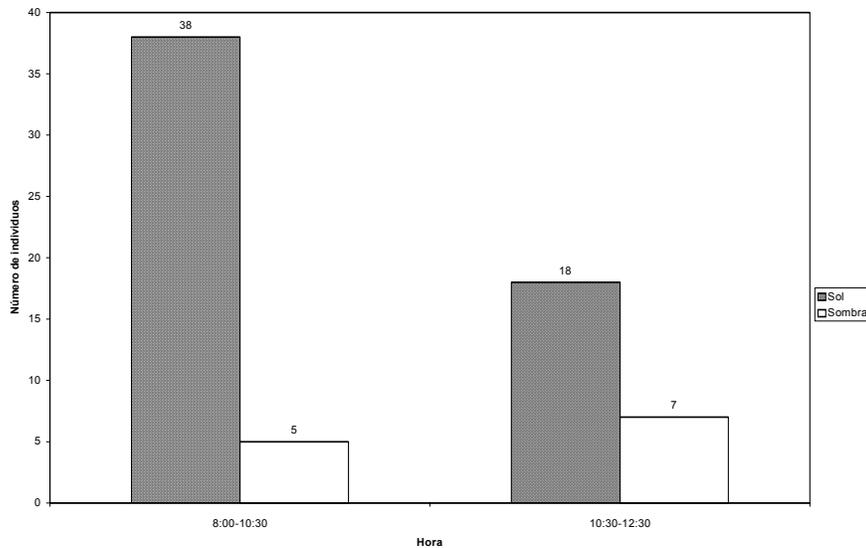


Figura 1. Preferencia de sol o sombra como sitio de percha para los machos de *Hetaerina*.

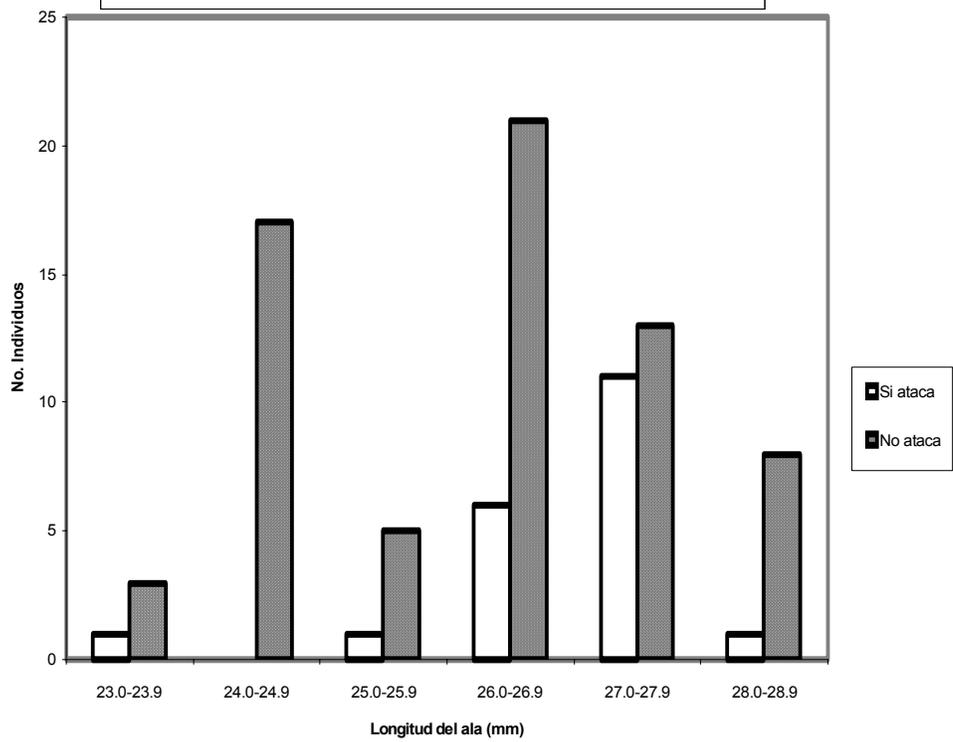
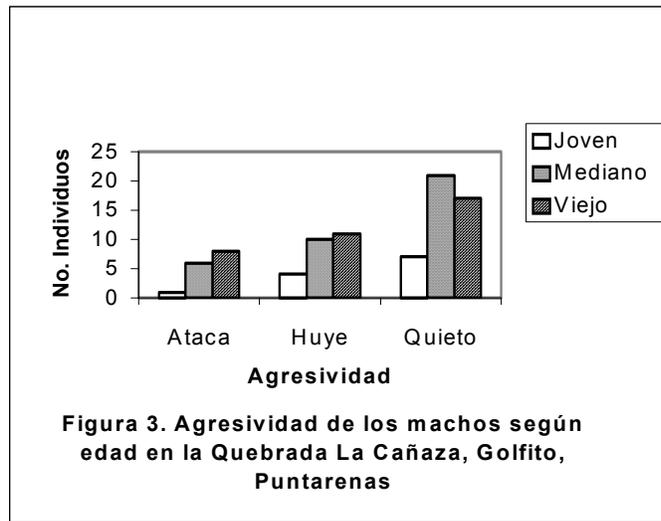
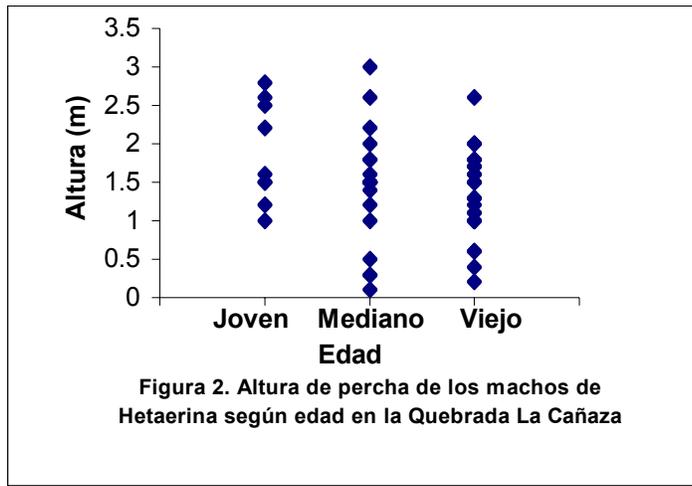
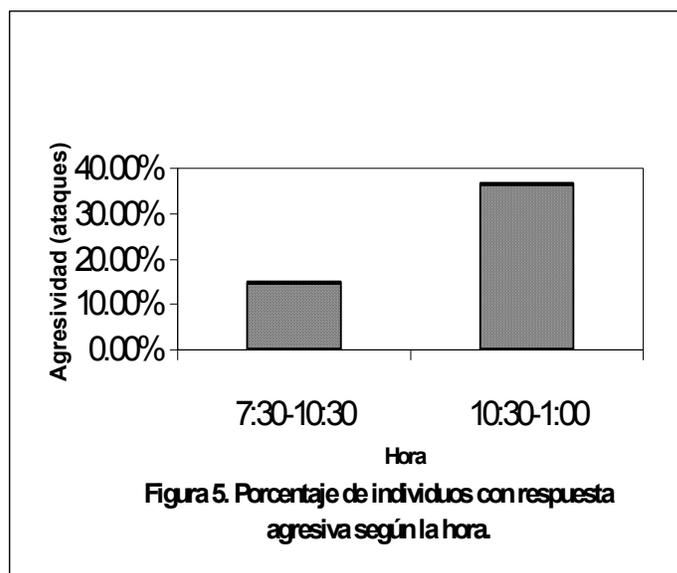
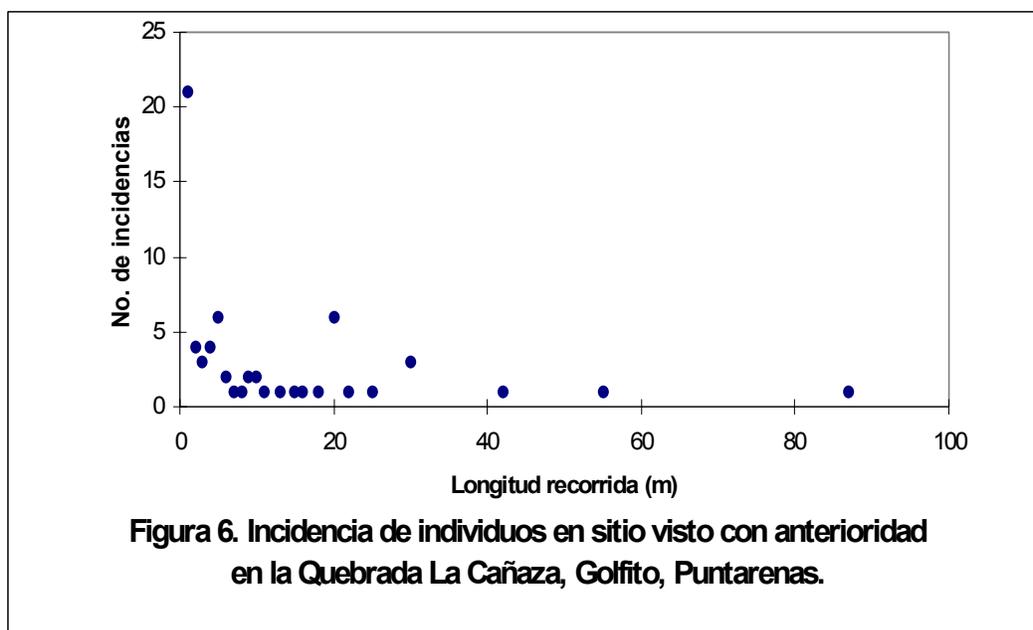


Figura 4. Agresividad de los machos de Hetaerina según tamaño en la Quebrada La Cañaza, Golfito, Puntarenas.



Cuadro 1. Número de individuos recapturados en los dos días de muestreo en la Quebrada La Cañaza, Golfito, Puntarenas.

	Recaptura 1° día	No recaptura 1° día	Total
Recaptura 2° día	10	23	33
No recaptura 2° día	3	24	27
Total	13	47	60



Apéndice 1

Respuesta a carnada

A=ataca, H=huye, Q=quieto

V=viejo, M=medio, J=joven

Respuesta	Edad	Dataque (m)	Animal
A	V	0.2	20B
A	J	0.5	32B
A	M	0.5	31B
A	V	0.5	19B
A	V	0.5	20B
A	M	1	28B
A	M	1.5	12B
A	M	0.2	39A
A	M	0.3	39A
A	M	0.5	33A
A	V	0.5	16A
A	V	0.5	4B
A	V	0.7	32A
A	V	2.5	44A
A	V		20A
H	J		29B
H	J		38A
H	J		42A
H	J		
H	M		23B
H	M		23B
H	M		14B
H	M		14B
H	M		31B
H	M		14B
H	M		23A
H	M		15A
H	M		26A
H	M		13A
H	V		16B
H	V		23A
H	V		16A
H	V		37A
H	V		19A
H	V		17A
H	V		40A
H	V		41A
H	V		17A
H	V		9A
H	V		20A
Q	J		3A
Q	J		29B
Q	J		29B
Q	J		29B

Respuesta	Edad	Dataque (m)	Animal
Q	J		3A
Q	J		3A
Q	J		11A
Q	M		27B
Q	M		30B
Q	M		28B
Q	M		9B
Q	M		28B
Q	M		11B
Q	M		30B
Q	M		30B
Q	M		21B
Q	M		6B
Q	M		27B
Q	M		31B
Q	M		23B
Q	M		28B
Q	M		5B
Q	M		33B
Q	M		28B
Q	M		15A
Q	M		33A
Q	M		25A
Q	M		26A
Q	V		36A
Q	V		19B
Q	V		4B
Q	V		16B
Q	V		20A
Q	V		27A
Q	V		27A
Q	V		30A
Q	V		17A
Q	V		10A
Q	V		19A
Q	V		43A
Q	V		45A
Q	V		40A

DIA	Sitio	Hora	lugar (m)	Huye-quieto-ataca	Dataqu e (m)	Animal	Edad	Tamaño
2	B	7:52	27	A	0.5	19B	V	26.8
2	B	7:57	45	Q		3A	J	28.2
2	B	7:35	0	Q		36A	V	26.5
2	B	8:06	84	Q		27B	M	24
2	B	8:08	84	A	1	28B	M	26.7
2	B	8:16	100	Q		19B	V	26.8
2	B	8:30	240	Q		29B	J	24.35
2	B	8:38	220	Q		30B	M	24.8
2	B	8:48	84	Q		28B	M	26.7
2	B	8:58	75	Q		9B	M	26.6
2	B	9:03	84	Q		28B	M	26.7
2	B	9:10	115	H		16B	V	24.5
2	B	9:19	209	Q		11B	M	28.1
2	B	9:22	223	Q		30B	M	24.8
2	B	9:24	230	H		23B	M	26.2
2	B	9:27	232	Q		29B	J	24.35
2	B	9:29	238	H		23B	M	26.2
2	B	9:31	224	Q		30B	M	24.8
2	B	9:34	228	A	1.5	12B	M	27.4
2	B	9:42	225	-		14B	M	27
2	B	8:23	14	Q		21B	M	26
2	B	8:32	19	Q		6B	M	27.8
2	B	9:36	223	A	0.5	31B	M	27.1
2	B	9:56	6	Q		4B	V	27.5
2	B	10:14	95	A	0.5	32B	J	26.6
2	B	10:23	110	Q		27B	M	24
2	B	10:24	115	Q		16B	V	24.5
2	B	10:30	227	Q		31B	M	27.1
2	B	10:34	298	Q		23B	M	26.2
2	B	11:15	115	Q		16B	V	24.5
2	B	11:16	115	A	0.5	20B	V	27.9
2	B	11:24	224	H		29B	J	24.35
2	B	11:28	246	H		14B	M	27
2	B	11:43	45	Q		28B	M	26.7
2	B	11:50	114	Q		16B	V	24.5
2	B	11:57	246	H		14B	M	27
2	B	11:59	248	Q		29B	J	24.35
2	B	12:12	2	Q		5B	M	27.6
2	B	12:23	50	Q		33B	M	24.7
2	B	12:26	55	Q		28B	M	26.7
2	B	12:30	114	Q		16B	V	24.5
2	B	12:32	130	A	0.2	20B	V	27.9
2	B	12:40	245	A		31B	M	27.1
2	B	12:40	245	H		14B	M	27
1	B	7:40	4			1B	J	27.6
1	B	7:50	4			2B	M	26.1
1	B	8:18	15			3B	M	28.3
1	B	8:18	46			4B	V	27.5
1	B	10:42	10			4B	V	27.5
1	B	8:34	46			5B	M	27.6
1	B	8:40	55			6B	M	27.8
1	B	8:45	62			7B	V	27.1
1	B	11:01	74			7B	V	27.1
1	B	8:54	46			8B	M	25.9
1	B	9:00	74			9B	M	26.6
1	B	9:11	114			10B	M	25.5
1	B	9:36	205			11B	M	28.1
1	B	9:41	220			12B	M	27.4
1	B	9:48	244			13B	J	26.2
1	B	9:52	243			14B	M	27
1	B	10:00	176			15B	V	26.2
1	B	10:05	120			16B	V	24.5
1	B	10:13	24			17B	V	26.2
1	B	10:50	38			18B	M	26.2
1	B	11:15	110			19B	V	26.8
1	B	11:21	118			20B	V	27.9
1	B	11:34	188			21B	M	26
1	B	11:43	247			22B	J	26.3
1	B	11:43	247			23B	M	26.2
1	B	11:44	241			24B	M	20
1	B	11:45	239			25B	M	21.8
2	A	7:40	0	A	70	32A	V	26.3
2	A	7:55	70	H		23A	V	28
2	A	7:55	70	H		16A	V	25.2
2	A	8:05	70	Q		20A	V	27.8
2	A	8:10	70	Q		3A	J	28.3
2	A	8:12	70			16A	V	25.2
2	A	8:15	70	Q		15A	M	26

DIA	Sitio	Hora	lugar (m)	Huye-quieto-ataca	Dataqu e (m)	Animal	Edad	Tamaño
2	A	8:25	110	H		23A	M	26.9
2	A	8:30	130	Q		27A	V	25
2	A	8:30	130	H		37A	V	25
2	A	8:30	130	H		19A	V	28.1
2	A	8:50	120	Q		27A	V	25
2	A	8:50	130	H		15A	M	26
2	A	8:55	80	Q	30	30A	V	27.5
2	A	9:00	20	H		38A	J	24
2	A	9:25	10	H		17A	V	26.5
2	A	9:25	10	Q		17A	V	26.5
2	A	9:30	45	Q		10A	V	27.2
2	A	9:35	70	A		39A	M	26.5
2	A	9:55		H		26A	M	27.3
2	A	10:00	110	H		40A	V	23
2	A	10:05	90	Q		19A	V	28.1
2	A	10:10	80	H		41A	V	26
2	A	10:15	70	H		13A	M	23.9
2	A	10:20		Q		33A	M	27
2	A	11:00	10	H		17A	V	26.5
2	A	11:05	10	H		42A	J	24.5
2	A	11:10	60	H		9A	V	28
2	A	11:15	70	A	50	16A	V	25.2
2	A	11:16	80	A	20	39A	M	26.5
2	A	11:20	70	H		J		
2	A	11:20	70	H		20A	V	27.8
2	A	11:22	70	A		20A	V	27.8
2	A	11:30		Q		25A	M	26.9
2	A	11:35	130	Q		3A	J	28.2
2	A	11:48	110	Q		26A	M	27.3
2	A	11:50	70	Q		43A	V	25
2	A	11:55	60	Q		11A	J	28
2	A	12:00	20	A	50	4B	V	27.5
2	A	12:20	40	A	50	33A	M	27
2	A	12:24	80	A	250	44A	V	27
2	A	12:34	130	Q		45A	V	25
2	A	12:35	110	Q		40A	V	23
1	A	8:10	0			1A	V	27.7
1	A	8:10	0			2A	M	20
1	A	8:08	0			3A	J	28.2
1	A	8:10	10			4A	J	26
1	A	8:20	10			5A	J	27
1	A	8:35	40			6A	M	20.5
1	A	8:37	40			7A	V	27.2
1	A	8:42	40			8A	V	27.8
1	A	8:44	40			9A	V	28
1	A	8:46	40			10A	V	27.2
1	A	8:50	40			11A	J	28
1	A	8:56	60			12A	M	25
1	A	9:05	70			13A	M	26
1	A	9:08	70			14A	V	26.2
1	A	9:10	70			15A	M	26
1	A	9:13	70			16A	V	25.2
1	A	9:15	70			17A	V	26.5
1	A	9:18				18A	M	
1	A	9:25	80			19A	V	28.1
1	A	9:22	70			20A	V	27.8
1	A	9:25	90			21A	M	26.1
1	A	9:34	100			22A	V	28
1	A	9:47	110			23A	V	28
1	A	9:50	110			24A	J	30.5
1	A	9:55	110			25A	M	26.9
1	A	9:57	120			26A	M	27.3
1	A	10:00	130			27A	V	25
1	A	10:25	60			28A	V	28
1	A	10:27	60			29A	V	24
1	A	10:58	20			30A	V	27.5
1	A	11:10	10			31A	J	25.4
1	A	11:19	0			32A	V	26.3
1	A	10:45	50			33A	M	27
1	A	11:00	80			34A	M	26
1	A	11:40	20			35A	V	28.1
1	A		110			3A	J	28.2

Número de frutos consumidos y tasa de remoción en frutos de *Miconia* (Melastomataceae) por parte de aves frugívoras

Minor Barboza

Editor: Randall Valverde, Coordinadora: Ana Pereira

La dispersión de semillas por parte de vertebrados es una causa de la extensión y dominio de las Angiospermas (Corner, 1964; Regal, 1977; Snow, 1981 y Herrera, 1989 en Levey *et al.*, 1994). Su importancia en los bosques tropicales está reflejada en la diversidad y abundancia de los dispersores, varios estudios han encontrado que más del 80% de los árboles y arbustos en los bosques tropicales son dispersados por animales (Frankie *et al.*, 1974a; Croat, 1975; Hilty, 1980; Frankie *et al.*, 1980; Gentry, 1982a; Stiles, 1985b; Willson *et al.*, 1989 en Levey *et al.*, 1994).

Una gran proporción de plantas tropicales dependen de los frugívoros para dispersar sus semillas (Frankie *et al.*, 1974; Croat, 1978; Gentry, 1982 y Stiles, 1985a en Levey, 1988), y debido a la gran abundancia de frutos la competencia entre frugívoros es poca (Morton, 1973).

La familia Melastomataceae posee más de 4800 especies en todo el mundo, de ellas $\frac{3}{4}$ están en los trópicos (Renner, 1989b en Stiles y Rosselli, 1993), los frutos de esta familia son una importante fuente de alimento para muchos pequeños frugívoros, estos frutos poseen pequeñas semillas envueltas en una pulpa acuosa dulce (Stiles y Rosselli, 1993).

La variedad y abundancia de frutos en los trópicos están correlacionadas con la diversidad de aves, mostrando éstas varios grados de especialización para frugivoría y dispersión de semillas (Howe y Primack, 1975), sin embargo por razones nutricionales las aves no pueden ser totalmente frugívoras (Morton, 1973), por lo que complementan su alimentación con insectos (Stiles y Skutch, 1991).

Las interacciones entre aves y plantas están basadas en los diferentes comportamientos de forrajeo de las aves; unas machacan los frutos y a menudo botan las semillas, mientras que otras tragan entero el fruto (Moermond y Denslow, 1985 en Levey, 1987).

Los machacadores descartan las semillas grandes pero las semillas muy pequeñas no son fácilmente separadas de la pulpa y son usualmente ingeridas, sólo unas pocas semillas son tiradas bajo la planta madre junto con la cáscara del fruto (Levey, 1987). Los tragadores ingieren todas las semillas y las dejan caer lejos de la planta madre después de regurgitarlas (semillas grandes) o defecarlas (semillas pequeñas) (Stiles y Rosselli, 1993).

Los frugívoros seleccionan frutos dentro del árbol con base a su tamaño y carnosidad, debido a que los tragadores no pueden consumir frutos más grandes que la comisura del pico las plantas con frutos grandes van a atraer menos aves que plantas con frutos pequeños (Wheelwright, 1985), el color, tamaño y protección del fruto han evolucionado en respuesta a la selección por los dispersores de frutos (Fisher y Chapman, 1993).

La abundancia de frutos y la distribución de las especies de plantas influencia la distribución y abundancia de aves, afectando la composición de la comunidad (Loiselle y Blake, 1993).

El objetivo del presente trabajo es determinar cuáles especies están consumiendo un mayor número de frutos de *Miconia* sp. y la tasa de remoción a la que éstas lo hacen, para así poder determinar cuál o cuáles especies se están alimentando más de los frutos de *Miconia* sp. También se buscó determinar el comportamiento de forrajeo de las aves frugívoras que llegaban a *Miconia* sp.

MÉTODOS

El trabajo se realizó entre las 6:30 a.m. y las 11:00 a.m. del 22 de enero de 1999 en el Naranjal, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. Se observó la frugivoría sobre los frutos de Melastomataceae por parte de los diferentes grupos de aves que llegaban. Se observaba con binóculos las aves que iban llegando, se les identificaba y se determinaba cuantos frutos consumía, el tiempo que tardaba en el árbol, la forma de comérselo (machacado o tragado) y los movimientos que hacía para cogerlo.

Se realizaron Kruskal-Wallis para determinar si existen diferencias entre las especies y entre los tamaños de las especies según: número de frutos consumidos y según la tasa de remoción (número de frutos consumidos/tiempo en el árbol) de estos. También se realizaron pruebas G para determinar si existían diferencias con respecto a la acción que realizan para comerse el fruto, en que parte del árbol se alimentaban y el comportamiento que realizaban para alimentarse de los frutos (sí los cogían al vuelo, sí perchaban y comían ahí mismo, sí lo coge y se va a comerlo a otro árbol u otros comportamientos).

RESULTADOS

Se contaron un total de 7 especies de frugívoros (Cuadro 1) que llegaron a alimentarse de los frutos de Melastomataceae, la especie que más llegó fue *Ramphocelus costaricensis* y se encontró que no hay diferencias en la tasa de remoción de frutos de cada especie (Kruskal-Wallis (KW)= 8,348; gl= 7; p= 0,303) (Fig. 1).

Al clasificar las especies según categorías de tamaño (Cuadro 2), se encontró que cada categoría en promedio consume un número igual de frutos (KW= 6,173; gl=3; p= 0,103) (Fig. 2).

Las especies que llegaron a alimentarse de los frutos presentan diferencias en cuanto a la cantidad de frutos consumidos (KW= 13,268; gl=6; p= 0,039), siendo *Tangara icterocephala* la especie con un mayor consumo de frutos, seguida por *Piranga rubra*, *Vireo philadelphicus* fue la especie que tuvo un menor consumo (Fig. 3).

Los frugívoros que llegaron a alimentarse de frutos de *Miconia* sp. son en su mayoría machacadores (Cuadro 3) (G=21,999; gl= 12; p=0,038), y se alimentaban en la parte exterior de las ramas (G=22,680; gl= 12; p=0,031) (Cuadro 4), no se encontraron diferencias entre especies con respecto al comportamiento de forrajeo (G= 44,547; gl= 36; p= 0,155) (Cuadro 5).

DISCUSIÓN

Los frugívoros que llegaron a alimentarse de los frutos de *Miconia* sp. pertenecen a las familias Thraupidae (*Ramphocelus costaricensis*, *Tangara icterocephala*, *T. larvata*, *Piranga rubra* y *Thraupis episcopus*), Emberizidae (*Saltator maximus*) y Vireonidae (*Vireo philadelphicus*), las familias Thraupidae y Emberizidae son típicos machacadores (Moermond, 1983; Stiles y Rosselli, 1993), por lo que al ser su comportamiento de frugivoría muy similar explicaría el porque no se encontraron estas diferencias, que se hubiera esperado encontrar si hubieran llegado a los árboles especies típicamente “tragadoras”, ya que estas dedican mucho menos tiempo a la manipulación de los frutos (Levey, 1987). No se pudo determinar la forma de alimentación (machaca o traga) de ningún *V. philadelphicus*. Con respecto a los dos valores de “tragar” que se encontraron, uno para *S. maximus* y el otro para *R. costaricensis* (Cuadro 4), es probable que se deba a una mala observación, ya que probablemente lo que hicieron estas aves fue un periodo muy breve de masticación, ya que los Thraupidae como *R. costaricensis* y los Emberizidae como *S. maximus* tardan machacando los frutos entre 1 y 30 segundos (Moermond, 1983).

Es probable que la razón por la que no hallan llegado tragadores es porque las plantas con semillas grandes atraen más a los “tragadores”, mientras que los machacadores son poco atraídos por estos frutos, aunque están menos restringidos por el tamaño del fruto que los tragadores (Levey, 1987), por lo que los tragadores están siendo atraídos a otros árboles con frutos de semilla grande, razón por la cual no están llegando a *Miconia* sp.

No se encontraron diferencias en el número total de frutos consumidos por categoría de tamaño (Fig. 2), por lo que probablemente el tamaño no es un factor importante en la determinación del consumo de frutos.

Sin embargo si hubo diferencias en cuanto al número de frutos consumidos por especie, siendo *T. icterocephala* la especie que más frutos consumió (Fig. 3), esto concuerda con Stiles y Skutch (1991) quienes dicen que *T. icterocephala* es una especie comedora de bayas especialmente de melastomatáceas.

Según los datos obtenidos es de esperar que principalmente *Tangara icterocephala* y en general los Thraupidos sean los más importantes dispersores de *Miconia* sp.

Con respecto al sitio del árbol en que se alimentaban las aves (Cuadro 4), estas se alimentaron preferentemente en la parte exterior, no internándose muy dentro del árbol, quizá para tener una mayor facilidad para moverse por el árbol y también poder salir rápidamente hacia otro árbol en busca de más frutos.

El comportamiento de forrajeo (1- atrapar frutos al vuelo, 2- perchar y comer, 3- perchar comer y luego brincar, 4- perchar, comer, pasarse de rama en rama y luego irse, 5- coger el fruto e írselo a comer a otro árbol o 6- No determinado), no fue diferente entre las especies, sin embargo casi todas las especies excepto *V. philadelphicus* presentaron el comportamiento de perchar y comer, mientras que los *V. philadelphicus* tendieron a comer luego saltar por las ramas para finalmente irse (Cuadro 5).

BIBLIOGRAFÍA

- Fisher, K. y Chapman, C. 1993. Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. *Oikos* 66: 472-482.
- Howe, H y Primack, R. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica* 7(4): 278-283.
- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist*. Vol. 129. 471-485.

- Levey, D.J.. 1988. Spatial and temporal variation in costa rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs*. 58(4) 251-269.
- Levey, D. J., Moermond, T.C. y Denslow, J.S. 1994. Frugivory: An Overview. *En: La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A. y Hartshorn, G.S. (editores).The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU. 282-292pp.
- Loiselle, B., Blake, J. 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. *Vegetatio* 107/108: 177-189.
- Moermond, T.C. 1983. Suction-drinking in tanagers Thraupidae and its relation to frugivory. *Ibis* 125: 545-549.
- Morton, E. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *The American Naturalist*. Vol. 107, No 953. 8-21.
- Stiles, F.G. y Rosselli, L. 1993. Consumption of fruits of the Melastomataceae by birds: how diffuse is coevolution?. *Vegetatio* 107/108 57-73.
- Stiles, F.G. y Skutch, A. 1995. Guía de aves de Costa Rica. Inbio. San José, Costa Rica . 580pp.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66(3): 808-818.

Cuadro 1: Número de individuos por especie que llegaron a frutos de *Miconia* sp. en el Naranjal Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas.

Especie	Número de individuos
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	14
<i>Tangara larvata</i>	5
<i>Vireo philadelphicus</i>	5
<i>Tangara icterocephala</i>	4
<i>Piranga rubra</i>	3
<i>Saltator maximus</i>	1
<i>Thraupis episcopus</i>	1

Cuadro 2: Categorías de tamaño para los frugívoros que llegaron a frutos de *Miconia* sp. en el Naranjal, Ref. de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas.

Especie	Categoría de tamaño
<i>Vireo philadelphicus</i>	1
<i>Tangara icterocephala</i>	2
<i>Tangara larvata</i>	2
<i>Thraupis episcopus</i>	2
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	3
<i>Piranga rubra</i>	3
<i>Saltator maximus</i>	4

1= 9 a 12 cm de longitud, 2= 12-15 cm, 3= 15 a 18 cm, 4= 18 a 21cm.

Cuadro 3: Forma de ingestión de frutos en las especies de frugívoros que llegaron a *Miconia* sp. en el Naranjal, Refugio de Vida Silvestre Golfito.

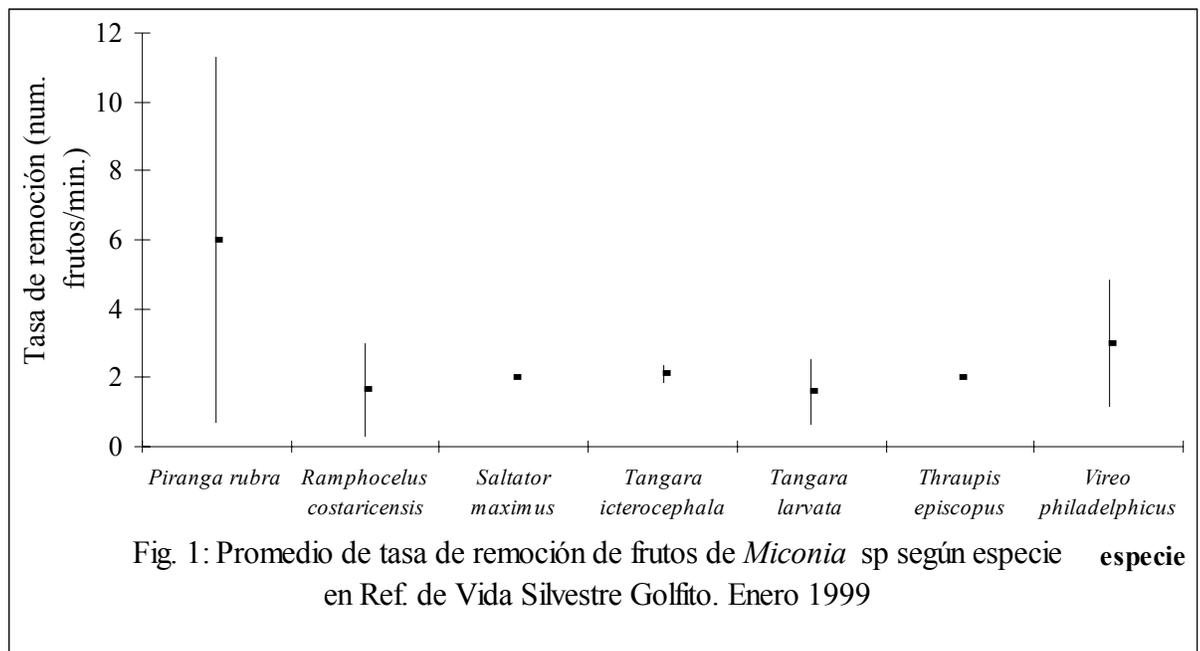
Especie	Número de individuos que machacaron	Número de individuos que tragaron	Comportamiento No determinado
<i>Vireo philadelphicus</i>	0	0	5
<i>Tangara icterocephala</i>	4	0	0
<i>Tangara larvata</i>	4	0	1
<i>Thraupis episcopus</i>	1	0	0
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	9	1	4
<i>Piranga rubra</i>	2	1	0
<i>Saltator maximus</i>	1	0	0
Total	21	2	10

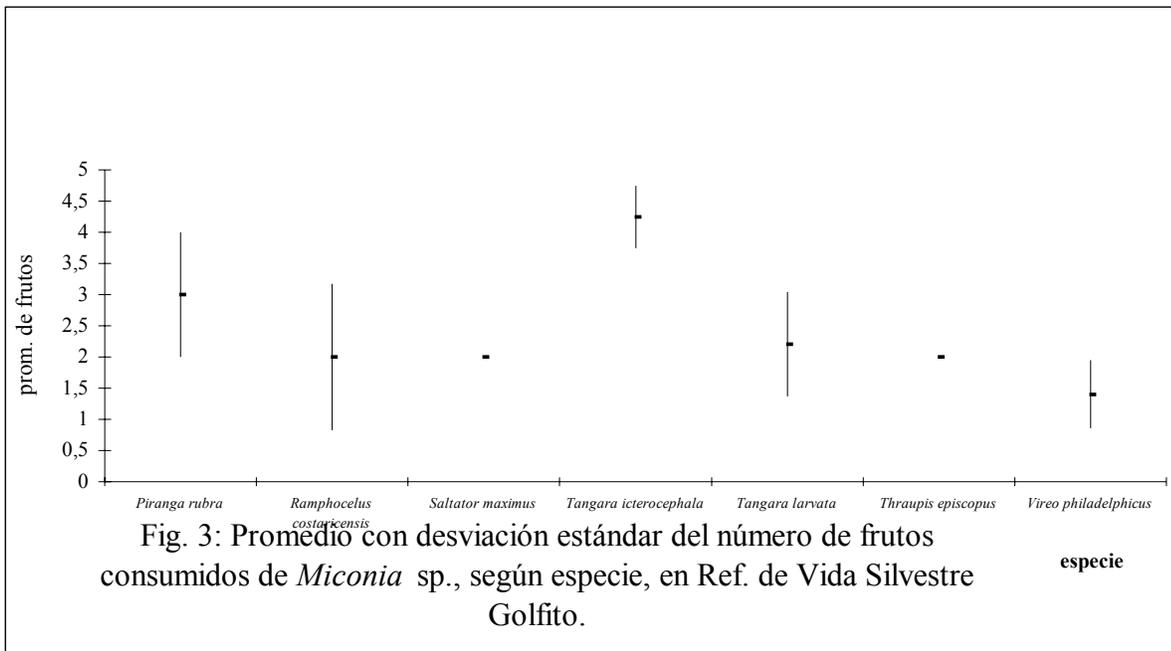
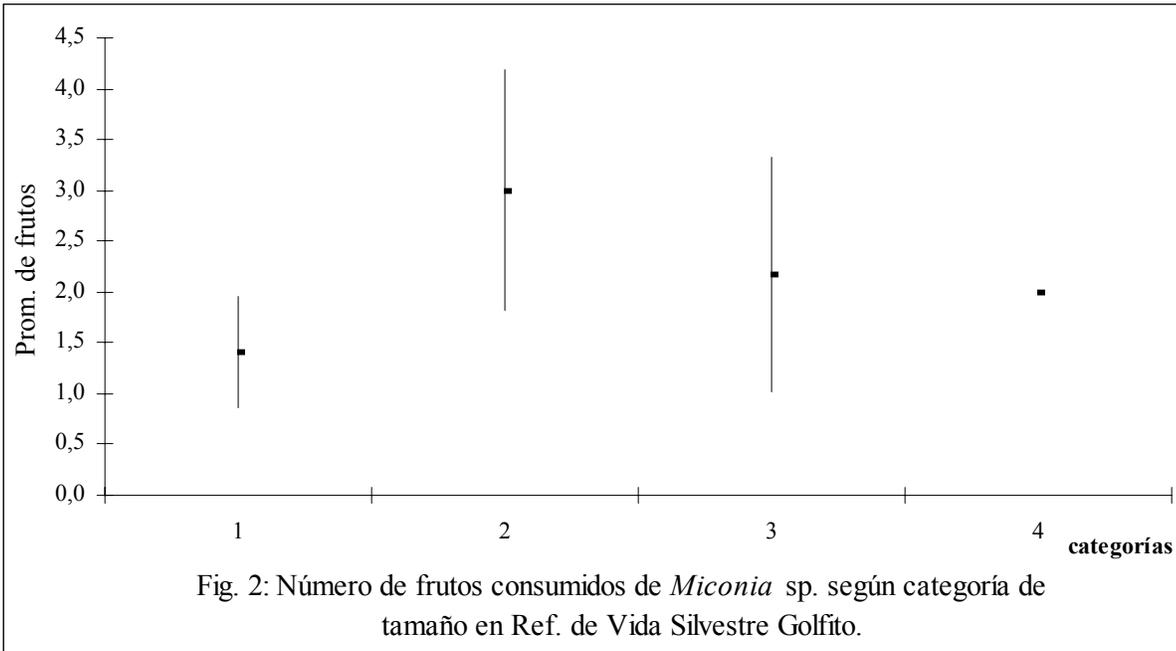
Cuadro 4: Sitio del árbol donde se alimentaron los frugívoros que llegaron a *Miconia* sp en el Naranjal, Ref. de Vida Silvestre Golfito.

Especie	En exterior de ramas	En interior de ramas	Interior y exterior de ramas
<i>Piranga rubra</i>	3	0	0
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	12	2	0
<i>Saltator maximus</i>	1	0	0
<i>Vireo philadelphicus</i>	1	0	4
<i>Thraupis episcopus</i>	1	0	0
<i>Tangara icterocephala</i>	3	1	0
<i>Tangara larvata</i>	5	0	0
Total	26	3	4

Cuadro 5: Comportamiento de forrajeo de los frugívoros que llegaron a *Miconia* sp. en el Naranjal, Ref. de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas.

Especie	al vuelo	Percha -come	percha-brinca-come	come-brinca por ramas-se va	coge y se va	No determinado
<i>Piranga rubra</i>	1	1	0	0	1	0
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	0	4	7	0	2	1
<i>Saltator maximus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Vireo philadelphicus</i>	1	0	0	4	0	0
<i>Thraupis episcopus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Tangara icterocephala</i>	0	4	0	0	0	0
<i>Tangara larvata</i>	0	3	1	1	0	0
Total	2	14	8	5	3	1





Datos de 1999.

Especie	Tiempo (s)	frutos	Remoción	Movimiento	Sitio	Acción	tamaño cm
<i>Piranga rubra</i>	0,25	3	12	al vuelo	exterior	machaca	16,5
<i>Piranga rubra</i>	1	2	2	coge y se va	exterior	machaca	16,5
<i>Piranga rubra</i>	1	4	4	percha-come	exterior	traga	16,5
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	0,333	1	3	coge y se va	exterior	traga	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	1	3	3	coge y se va	interior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	1	1	1	No determinado	exterior	no determinado	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	1	2	2	percha-come	interior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	1	1	1	percha-come	exterior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	1	4	4	Percha-brinca-come	exterior	no determinado	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	1	3	3	Percha-brinca-come	exterior	no determinado	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	1	3	3	Percha-brinca-come	exterior	no determinado	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	2	1	0,5	percha-come	exterior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	2	4	2	percha-come	exterior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	9	2	0,222	Percha-brinca-come	exterior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	9	1	0,111	Percha-brinca-come	exterior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	9	1	0,111	Percha-brinca-come	exterior	machaca	16
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	9	1	0,111	Percha-brinca-come	exterior	machaca	16
<i>Saltator maximus</i>	1	2	2	percha-come	exterior	machaca	20
<i>Tangara icterocephala</i>	2	4	2	percha-come	exterior	machaca	13
<i>Tangara icterocephala</i>	2	4	2	percha-come	exterior	machaca	13
<i>Tangara icterocephala</i>	2	4	2	percha-come	exterior	machaca	13
<i>Tangara icterocephala</i>	2	5	2,5	percha-come	interior	machaca	13
<i>Tangara larvata</i>	1	2	2	percha-come	exterior	machaca	13
<i>Tangara larvata</i>	1	3	3	Percha-brinca-come	exterior	no determinado	13
<i>Tangara larvata</i>	2	1	0,5	come-brinca por ramas-se va	exterior	machaca	13
<i>Tangara larvata</i>	2	3	1,5	percha-come	exterior	machaca	13
<i>Tangara larvata</i>	2	2	1	percha-come	exterior	machaca	13
<i>Thraupis episcopus</i>	1	2	2	percha-come	exterior	machaca	15
<i>Vireo philadelphicus</i>	0,333	2	6	come-brinca por ramas-se va	ambos	no determinado	11,5
<i>Vireo philadelphicus</i>	0,333	1	3	come-brinca por ramas-se va	ambos	no determinado	11,5
<i>Vireo philadelphicus</i>	0,333	1	3	come-brinca por ramas-se va	ambos	no determinado	11,5
<i>Vireo philadelphicus</i>	0,5	1	2	come-brinca por ramas-se va	ambos	no determinado	11,5
<i>Vireo philadelphicus</i>	2	2	1	al vuelo	exterior	no determinado	11,5

Variación en la abundancia y distribución de langostinos en una quebrada

Daniel Barrantes

Editora: Ximena Miranda, Coordinador: Gerardo Umaña

En las últimas décadas el control de calidad y limpieza de las fuentes naturales de agua dulce, principalmente ríos y nacientes, ha cobrado una gran importancia en la sociedad debido al alto valor que representa dicho recurso. Los insectos acuáticos, entre otros organismos, han sido ampliamente utilizados como indicadores de la pureza y calidad de las fuentes de agua; esto debido a la alta variabilidad de órdenes representados y requerimientos ambientales de las distintas especies (Hart *et al* 1974).

En el caso de los crustáceos son pocos los casos donde se reporta su uso como indicadores de contaminación. Aún así destacan los órdenes Amphipoda y Decapoda las familias Parastacidae, Atyidae y algunas especies de la familia Palaemonidae (Hart *et al* 1974, Brow *et al* 1996).

Recientemente se ha reportado tanto para la familia Atyidae como para la familia Palaemonidae su posible influencia en el control de las poblaciones de insectos acuáticos, ya sea por depredación o por la modificación del hábitat donde viven (Pennak, 1989 y Pringle *et al* 1993). En el caso de los géneros *Atya* y *Xiphocaris* (Atyidae), se ha encontrado que estos son capaces de bajar significativamente las poblaciones de larvas de chironómidos, las cuales pueden ser indicadores de condiciones semi-extremas de pH, altas concentraciones de hierro, cloro y condiciones anóxicas (Pringle *et al* 1993, Hart *et al* 1974).

Más directamente la presencia de dichas especies tiene una influencia positiva en la remoción de detritos y en la proliferación de algas; y puede influir en el control de las poblaciones de tricópteros y simúlidos. En el caso de la familia Palaemonidae no se ha comprobado una influencia importante en los taxas de insectos nombrados (Pringle *et al*, 1993).

Tanto la familia Palaemonidae como Atyidae pueden ver afectada la distribución de sus especies por factores físicos, tales como la luminosidad, corriente, profundidad, tipo de substrato, etc., (Pennak 1989, Udo 1997, Hobbs 1988). Estudios realizados en Colombia han determinado que el género *Macrobrachium*, (Palaemonidae), no se encuentra presente en ambientes donde la contaminación por materia orgánica es alta o donde existen sólidos en suspensión. No sucede así con contaminantes tales como minerales, para los cuales presenta una alta tolerancia (Ramírez y Viña 1998). Por otro lado, se debe recordar que la abundancia o ausencia de otros organismos tales como peces, algas, etc., pueden influir en la densidad y distribución de las poblaciones de dichas familias de crustáceos (Pringle *et al* 1993, Pringle y Ramírez 1998).

En ambientes tropicales los crustáceos de las familias Atyidae y Palaemonidae están presentes en altas densidades, principalmente en ríos y lagos de zonas bajas e intermedias por lo que se asume que estos deben de jugar un papel importante en la estructura de la comunidad de dichos ambientes (Payne 1986, Pringle *et al* 1993).

El objetivo de este trabajo es determinar si existen diferencias en la distribución de los individuos de las familias Palaemonidae y Atyidae, a lo largo de una quebrada, según la variación de hábitats y factores físicos como temperatura, corriente, conductividad del agua, pH, etc.

MÉTODOS

Este estudio se realizó durante los días 21 y 22 de enero de 1999 en la quebrada La Cañaza, en la comunidad de Golfito-Puntarenas (Fig. 1). Durante este periodo se realizaron muestreos a lo largo del río en los cuales se trató de determinar la abundancia y preferencia de hábitats por parte de los individuos de las familias Palaemonidae y Atyidae.

Para tal fin se realizaron capturas en siete zonas ubicadas aproximadamente cada 75 a 100 m a lo largo de la quebrada (Fig. 1). Cada zona fue subdividida en cuatro estaciones de muestreo, las cuales se ubicaron cada 5 a 10 m. En estas últimas se colectó por espacio de 45 minutos.

Se utilizaron coladores de cocina para capturar los langostinos. Como atrayente se usó una bolsa de malín atada a un cordel y dentro de la cual se colocó un cebo de atún. En ambos días el trabajo empezó por la parte baja de la quebrada y concluyó en la parte alta de esta, por sobre las cataratas que el río ofrece. Se trabajó en las zonas 1 a 4 el primer día y en las zonas 5 a 6 el día dos.

Para cada estación se midió la temperatura del agua, la velocidad de la corriente, la conductividad, el pH, la concentración de O₂, la profundidad y la cobertura vegetal sobre la sección de la quebrada muestreada. Se usaron ANDEVAS para determinar si existieron diferencias en las distintas zonas de muestreo, con respecto a dichos factores físico-químicos. También fueron registrados el tipo de substrato, (Cuadro 1), y el tipo de hábitat subdividido en: poza, remanso y rápido.

Durante el segundo día de muestreo, a todos los individuos colectados se les midió el largo del cuerpo (cefalón - telson). Esto, con el objetivo de obtener una distribución de tamaños promedio de la población muestreada a través de dicha sección de la quebrada. Se realizaron ANDEVAS para determinar si existen diferencias en el tamaño promedio de los langostinos para cada estación y tipo de hábitat.

Se realizaron correlaciones de Pearson para el número de individuos capturados de cada familia y cada uno de los factores físicos registrados. Se procedió además, a realizar tablas de distribuciones de frecuencias con su respectiva prueba Chi² o G, en el caso en que los datos lo requieran, para determinar si existen preferencias con respecto al tipo de hábitat y tipo de substrato, entre las familias estudiadas.

Los individuos de la familia Palaemonidae colectados durante el segundo día se trataron de clasificar utilizando la revisión taxonómica para América de la familia, hecha por Holthuis, 1952. Para la familia Atyidae se usaron las claves taxonómicas provistas por Pennak, 1989.

RESULTADOS

Todos los individuos de la familia Atyidae se clasificaron dentro del género *Syncaris* sp, mientras que los palaemonidos encontrados se clasificaron en el género *Macrobrachium* sp. Cabe destacar que la casi todos los individuos capturados correspondieron a juveniles y preadultos, por lo que no se logro identificar hasta especie.

Durante los dos días se colectaron más individuos de la familia Palaemonidae que de la familia Atyidae. Para el día 1 se capturaron 2 individuos de la familia Atyidae y 222 de la familia Palaemonidae; mientras que el día 2 se obtuvieron 28 individuos de la familia Atyidae y 194 individuos de la familia Palaemonidae. Se encontró una notable diferencia en la distribución y abundancia de ambas familias durante los dos días de muestreo, (Chi²=24,409, gl=1, P<0,001).

En las zonas de muestreo hubo diferencias significativas en los promedios registrados para el pH, (F=18,010, gl=6, P<0,001), la concentración de oxígeno, (F=7,934, gl=6, P<0,001), profundidad de la quebrada, (F=2,754, gl=6, P=0,027), temperatura, (F=45,252, gl=6, P<0,001), y conductividad del agua, (F=274,680, gl=6, P<0,001). No así para la velocidad promedio de la corriente, (F=1,384, gl=6, P=0,249). Esto nos indica una alta heterogeneidad de ambientes a lo largo de la quebrada, (Cuadro 2).

Al mismo tiempo se observaron diferencias en cuanto a la distribución de las familias a través de las zonas de muestreo, (G=38,210, gl=6, P<0,001). En el caso de la familia Atyidae, esta fue más frecuente en las zonas 5, 6 y 7, ubicadas río arriba, mientras que la familia Palaemonidae tiende a estar presente a lo largo de toda la quebrada (Fig. 1 y 2).

La abundancia de organismos colectados para cada familia fue inversamente proporcional a las variaciones de conductividad y temperatura a lo largo de la quebrada. En el caso de la familia Palaemonidae, esta también varía en forma directamente proporcional al pH de la quebrada, (Cuadros 2 y 3 y Fig. 2).

Con respecto al tipo de hábitat, (poza, rápido y remanso), también se observaron diferencias en cuanto a la distribución de individuos de cada familia, (Fig. 3). En el caso de la familia Palaemonidae, ésta se distribuye homogéneamente a lo largo de la quebrada; mientras que la familia Atyidae tiende a distribuirse en remansos, (Chi²=8,482, gl=2, P=0,014).

No se encontraron diferencias en la distribución de ambas familias con respecto al tipo de substrato, en la quebrada, (Fig. 4). En ambos casos hay una preferencia por substratos intermedios que combinan tanto arenas y piedras pequeñas, como guijarros y bloques de tamaño considerable, (Chi²=3,538, gl=4, P=0,472).

En cuanto a la cobertura vegetal en torno a la estación de muestreo se observa una mayor abundancia en los sitios sombreados, (Fig. 5), principalmente con respecto a la familia Atyidae. En el caso de la familia Palaemonidae, esta tiende a distribuirse un poco mas homogéneamente entre sitios semisombreados y sitios mayormente soleados, sin embargo se da una clara tendencia a habitar las partes del río con mayor sombra, (G=21,624, gl=3, P<0,001).

El tamaño promedio de los langostinos, (Fig. 6 y 7), medido solo durante el segundo día de trabajo, varió para familia Atyidae, en las distintas estaciones de muestreo, (F=3,886, gl=6, P=0,006). En esta familia la estación que presentó los individuos más pequeños fue la 5, (Tukey<0,03). Mientras que para el tipo de hábitat, (poza, remanso y rápido), no hubo diferencias en el tamaño de los individuos, (F=1,384, gl=2, P=0,265).

En la familia Palaemonidae también hubo diferencias en el tamaño promedio de los individuos según la estación de muestreo, (F=8,744, gl=12, P<0,001). Para este caso la variación principal fue de la estación 3 en la que se registraron individuos más grandes en comparación con las demás estaciones, (Tukey<0,04). Seguida de esta estuvieron la estación 10, (Tukey<0,01), y la estación 5, (Tukey<0,03); las cuales presentaron variaciones en los tamaños promedio de los individuos, distintos a los registrados en otras estaciones.

La longitud de los individuos también vario respecto al tipo de hábitat, (poza, remanso y rápido), para la familia Palaemonidae, (F=10,337, gl=2, P<0,001). En este caso el tamaño de los individuos observado en los rápidos fue menor que en los demás ambientes, (Tukey<0,006).

No se observó correlación alguna con respecto al tamaño promedio de los individuos colectados y la velocidad de la corriente en la estación de colecta. Los valores de Pearson para la familia Palaemonidae y Atyidae fueron respectivamente, $R=-0,038$, $P=0,902$ y $R=0,338$, $P=0,459$.

DISCUSIÓN

La mayor abundancia de representantes de la familia Palaemonidae, principalmente del género *Macrobrachium*, durante todo el periodo de muestreo, sugiere una marcada predominancia de dicho taxa dentro de los macrorepresentantes del orden, en la comunidad bentónica. Por otro lado, las diferencias en la abundancia de individuos para la familia Atyidae durante ambos días, no solo indica una baja incidencia de la familia, si no que la variación en el patrón de distribución observado en la figura 2, sugiere un claro efecto del sitio de muestreo. Puesto que en ambos días se muestreo a alturas diferentes de la quebrada, la variación de las condiciones de esta puede ser la causa del incremento observado en la familia Atyidae y la disminución en las colectas de palaemonidos. (Pringle y Ramírez 1998)

Sin embargo estas variaciones en el número de los individuos a lo largo de las zonas, surgen varias posibles explicaciones. La primera de ellas tiene que ver con la metodología de muestreo, ya que la poca experiencia de los colectores de cada día al iniciar el trabajo quebrada abajo, puede estar influyendo en que, en las primeras zonas, se capturen pocos individuos. Esta tendencia puede verse bastante clara en las colectas de palaemonidos las zonas 5, 6 y 7; aunque no resulta del mismo modo con los atyidos de dichas zonas quienes aumentan su densidad considerablemente.

La segunda, más probable, tiene que ver con los cambios de temperatura y conductividad a lo largo de la quebrada, ya que estas fueron menores siempre que se avanzaba en dirección a las nacientes de agua, (Cuadros 2 y 3, Fig. 2). En el caso de la conductividad, este cambio es debido a que en las partes altas de los ríos, donde el terreno es mas quebrado, el contacto directo con la roca madre, dificulta una mayor erosión del substrato, y por ende disminuye la cantidad de sales y minerales disueltos en el agua (Payne 1986). Para la temperatura, en cambio, la variación observada puede deberse al aumento en la altura y la cobertura del bosque asociado a la quebrada, las cuales se incrementan conforme se viaja río arriba.

Una tercera explicación tiene que ver con la mayor abundancia de peces en las partes bajas de la quebrada (Obs. pers.), la cual puede estar provocando una disminución en las poblaciones de atyidos y palaemonidos por competencia de recursos o depredación (Pennak 1989).

La correlación observada entre la abundancia de individuos de la familia Palaemonidae y el pH del río indica que existe una sensibilidad importante por parte de las especies representadas de *Macrobrachium*, a dicho factor. Bialetzki y colaboradores en 1997, reportaron, para su estudio, una clara influencia de la conductividad, temperatura y pH, (con rangos de 5,66 a 7,37), en la distribución de larvas y juveniles de *M. amazonicum*; lo cual confirma el comportamiento de los resultados obtenidos y la influencia de dichos factores como determinantes en la distribución del género citado.

La variación observada en cuanto al tipo de hábitat indica una preferencia por parte de la familia Atyidae, de aquellas zonas donde la corriente tiende a ser menor, (Fig. 3). Sin embargo la poca cantidad de individuos colectados pudo ser la principal causa de dicha tendencia; ya que el índice de correlación entre número de individuos y velocidad de la corriente no fue significativo. Aún así la literatura reporta cierta especificidad de hábitat en la distribución de los decápodos de ríos y lagos, por lo tanto, no debería descartarse la posibilidad de que esto ocurra (Pennak 1989). Posiblemente, en este caso, otros factores aún no cuantificados influyan en la mayor abundancia de atyidos en dicho hábitat.

La preferencia por los sitios sombreados observada en ambas familias puede estar influenciada por la facilidad que brindan dichas condiciones de luz para ubicar los langostinos dentro del agua. Por otro lado, la presencia de sitios sombreados a lo largo de la quebrada fue mayor en las partes altas de esta, donde la abundancia de peces observada fue muy baja y la conductividad y temperatura fueron menores. Ambos casos citados pueden verse ayudados por la tendencia de dichos organismos a ocultarse en sitios oscuros durante el día, (Pennak 1989, Hobbs 1988).

La homogeneidad con respecto al tipo de substrato, observada entre familias sugiere similares requerimientos de forrajeo por parte de dichos organismos. La preferencia hacia substratos intermedios puede verse influenciada por la facilidad de encontrar en ellos suficiente cantidad de detritos sedimentados así como de perifiton, ambos componentes importantes de la dieta de estas familias de crustáceos (Pennak 1989, Hobbs 1988, Pringle y Ramírez 1998, Pringle *et al* 1993).

La variación observada en la distribución de tamaños, tanto a nivel de estaciones, como a nivel de hábitats, indica posibles variaciones en distribución de las edades a lo largo de la quebrada. Sin embargo estos cambios en los tamaños promedio de los individuos dentro de las zonas de muestreo y en las estaciones a lo largo de la quebrada no parecen tener relación alguna con el resto de factores medidos a lo largo de esta.

En el caso de la familia Palaemonidae, posiblemente la facilidad de ser depredados por peces u otros organismos en ambientes someros, relegue a los juveniles a corrientes más rápidas. Por otro lado estas mismas condiciones

ambientales pueden favorecer la oxigenación del agua y el lavado de contaminantes que puedan afectar la sobrevivencia de los juveniles (Payne 1986).

Queda confirmado para este estudio, que la abundancia de langostinos a lo largo de la quebrada La Cañaza, está relacionada a las variaciones en temperatura, pH, conductividad y tipo de hábitat. Sin embargo, en qué sentido pueden afectar dichos factores la distribución y abundancia de las distintas especies de las familias estudiadas, es una pregunta que queda aún sin resolver. Además son necesarios mas estudios y un seguimiento de los resultados obtenidos, a lo largo del tiempo y en distintos sitios, con el propósito de implementar o descartar dichos taxa como posibles indicadores de contaminación y calidad de las fuentes de agua.

La relación que existe entre las variaciones en la distribución y abundancia de los langostinos y las poblaciones de diversos taxa de insectos acuáticos, es otra incógnita que debe ser contestada. Lo mismo, si existe una importante influencia del Barrio Ureña en la distribución y abundancia de las especies de palaemonidos y atyidos en la quebrada; principalmente en las partes mas bajas de esta, donde no se realizaron muestreos.

BIBLIOGRAFÍA

- Bialetzki, A. Nakatani, K. Baumgartner, G. y Bond B, G. 1997. Occurrence of *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae) in Leopoldo's Inlet (Ressaco do Leopoldo), upper Parana River, Porto Rico, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 14(2): 379-390.
- Brown, M. D. Thomas, D. Watson, K. Greenwood, J. G. y Kay, B. H. 1996. Acute toxicity of selectet pesticides to the stuarine shrimp *Leander tenuicornis* (Decapoda Palaemonidae). *Journal of the American Mosquito Control Assoc.* 12(4): 721-724.
- Hart, C. W. y Fuller, S. L. H. 1974. *Pollution ecology of freshwater invertebrates*. Academic Press. pag 194 a 213 y 313 a 371
- Hobbs III, H. H. y Jass, J. P. 1988. *The Crayfishes and Shrimp of Wisconsin*. Milwaukee Public Museum. USA. pp177.
- Holthuis, L. B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the americas. Allan Hancock Fund. USA. pp396
- Payne, A.I. 1986. *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. John Wiley and Sons, USA. pp301.
- Pennak, R. W. 1989. *Fresh-water invertebrates of the United States*. 3° Ed. John Wiley and Sons, USA. pp628.
- Pringle, C. M. y Ramírez, A. 1998. Use of both bentic and drift sampling techniques to assess tropical atream invertbrates communities along an altitudinal gradiet, Costa Rica. *Freshwater Biology*. 39(000-000): 101 a 115
- Pringle, C. M. Blake, G. A. Covich, A. P. Buzby, K. M. y Finley, A. 1993. Effects of omnivorous shrimp in a mountaine tropical stream: sediment removal, disturbance of sessile invertebrates and enhancement of understory algal biomass. *Oecologia*. Vol(93). pag 1-11.
- Ramírez G, A. y Viña V, G. 1998. *Limnología Colombiana*. Fund Universidad de Bogota. pp293.
- Udo, P. J. 1997. Effect of decreasing oxygen saturation of water on tha oxygen consumption of *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots, 1957) (Decapoda Palaemonidae). *Journal of acuaculture in the tropics*. 12(1): 9-15.

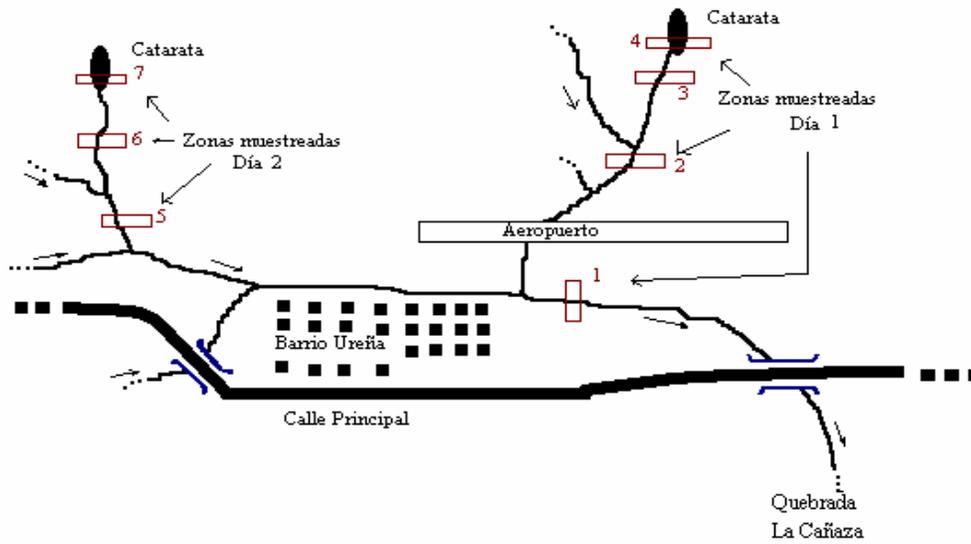


Fig 1. Esquema de la región donde se realizó el estudio, (Quebrada La Cañaza-Golfito).

Cuadro 1. Categorías de clasificación de sustratos para cada estación de muestreo.

Substrato	Categoría
arena y limo	1
arena	2
arena y grava	2
arena y guijarros	2
arena, grava y bloques	2
grava	3
grava y guijarros	3
grava y bloques	3
guijarros	4
guijarro y canto rodado	4
guijarros y bloques	4
bloque y roca madre	4
roca madre	5

Cuadro 2. Promedios y desviaciones estándar para las variables medidas en cada zona.

Zona	PH	DS	O2	DS	Prof	DS	Veloc	DS	Temp	DS	Conduc	DS
1	7,25	0,26	7,07	0,86	0,22	0,11	0,32	0,21	25,46	0,32	288,00	4,22
2	8,00	0,00	8,08	0,44	0,11	0,05	0,29	0,25	24,64	0,26	286,67	9,68
3	7,83	0,26	8,16	0,60	0,12	0,09	0,28	0,12	24,45	0,08	278,33	4,08
4	8,00	0,00	6,40	0,96	0,22	0,12	0,38	0,18	24,70	0,18	266,25	4,79
5	7,75	0,29	7,91	0,10	0,32	0,08	0,07	0,08	24,00	0,00	211,25	2,50
6	8,00	0,00	8,08	0,14	0,17	0,04	0,16	0,10	24,00	0,00	205,00	0,00
7	8,00	0,00	8,64	0,10	0,32	0,25	0,22	0,22	24,00	0,00	203,00	2,74

DS= desviación estándar

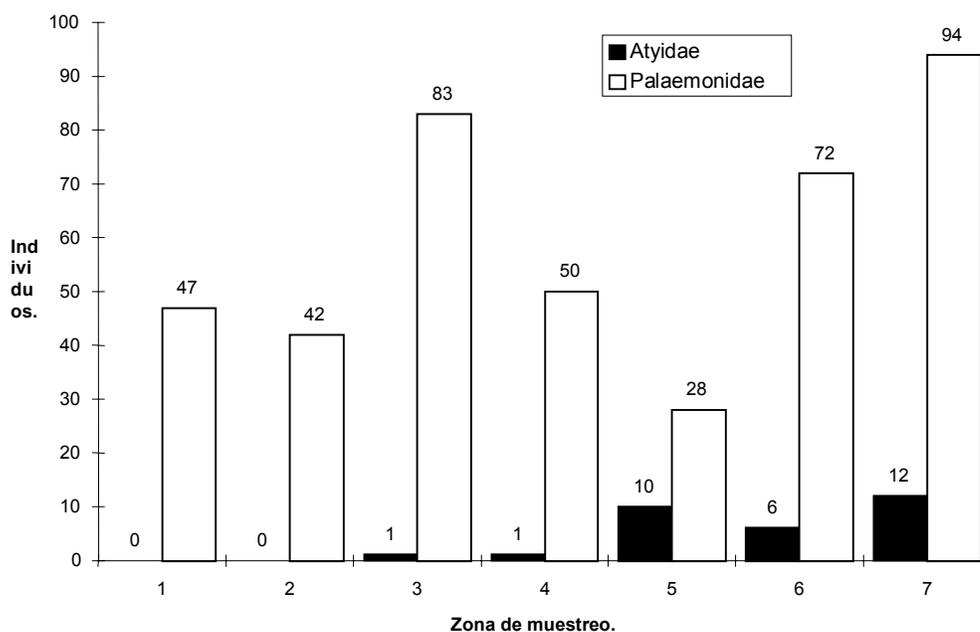


Fig 2. Abundancia de individuos colectados en las zonas de muestreo.

Cuadro 3. Índices de correlación de Pearson para los factores físico - químicos que pueden afectar la abundancia de individuos representantes de cada familia.

	Palaemonidae		Atyidae	
	R	P	R	P
Profundidad	0,148	0,357	0,006	0,971
pH	0,374	0,016	0,239	0,133
O2	0,119	0,458	0,21	0,188
Conductividad	-0,424	0,006	-0,478	0,002
Velocidad	-0,255	0,108	-0,146	0,362
Temperatura	-0,347	0,026	-0,357	0,022

P= Probabilidad asociada según Chi² de Barlet

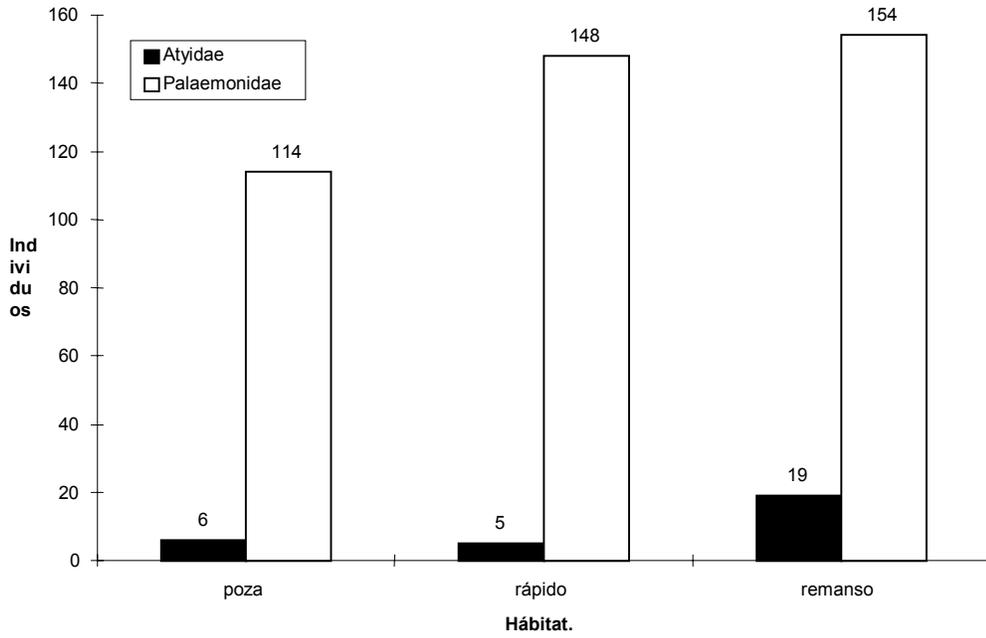


Fig 3. Abundancia de individuos según hábitat.

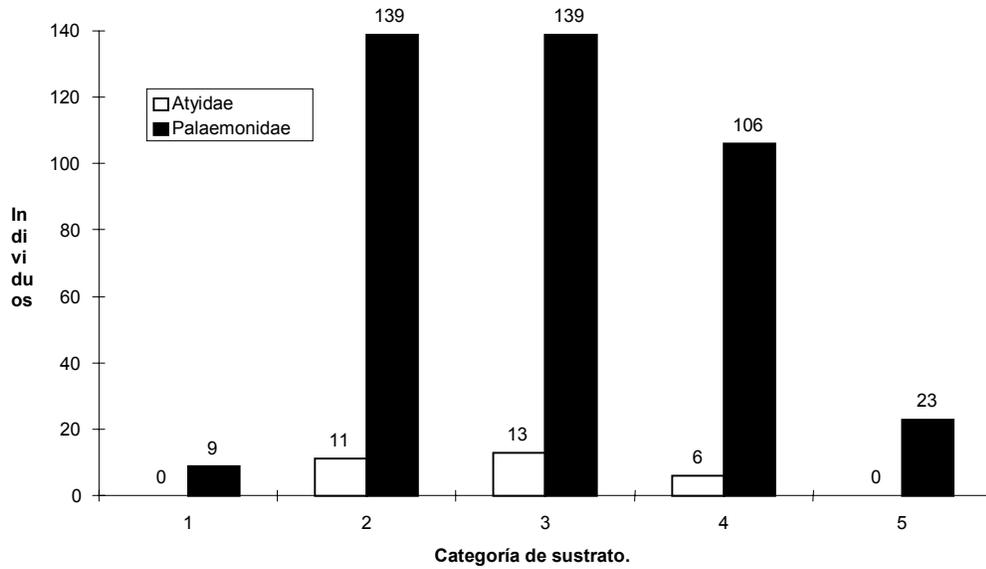


Fig 4. Distribución de individuos según categoría de sustrato.

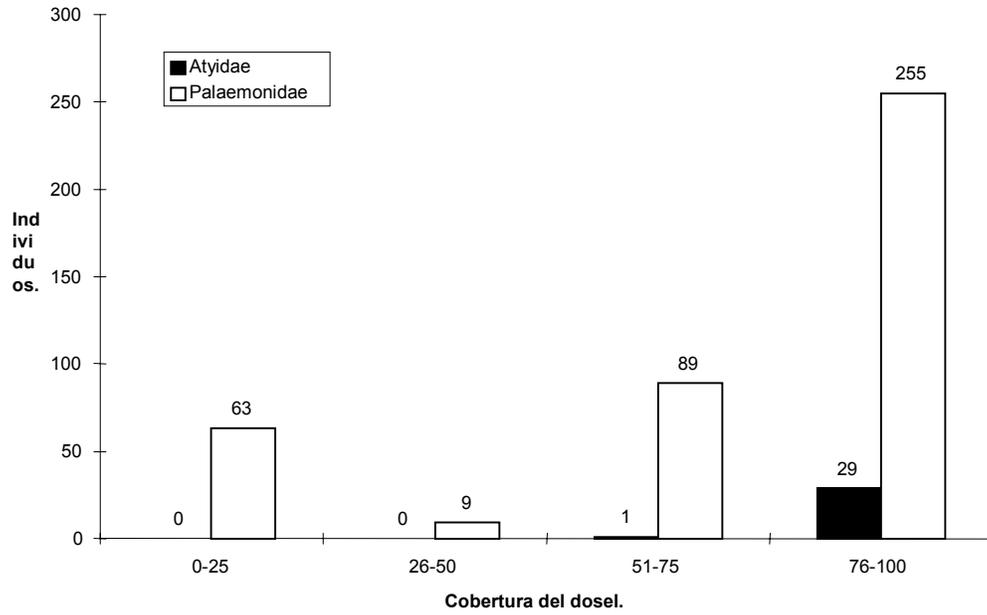


Fig 5. Abundancia de individuos según cobertura vegetal sobre la estación de muestreo.

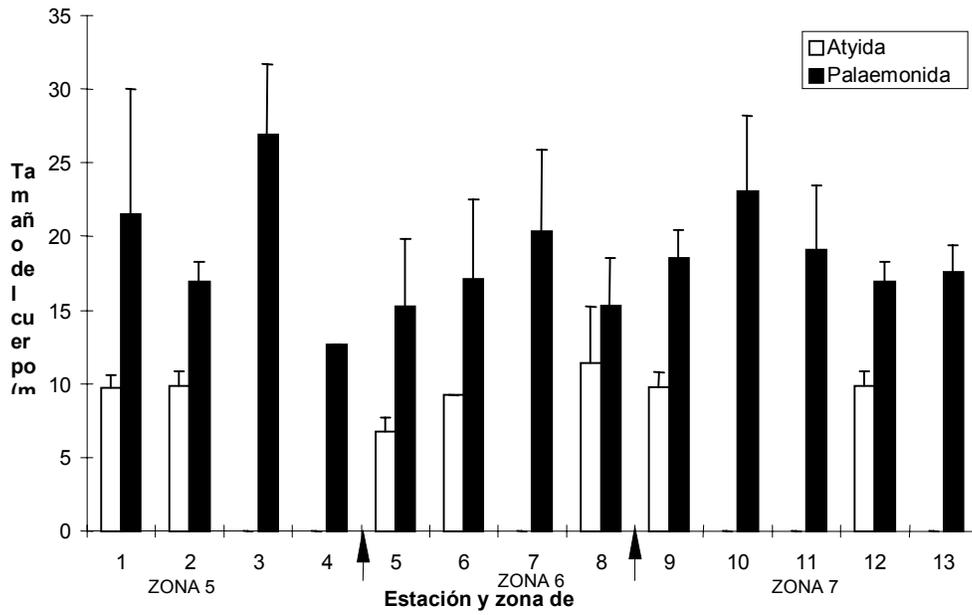


Figura 6. Tamaño promedio y desviación estándar de los capturados, según la estación de muestreo en la quebrada La

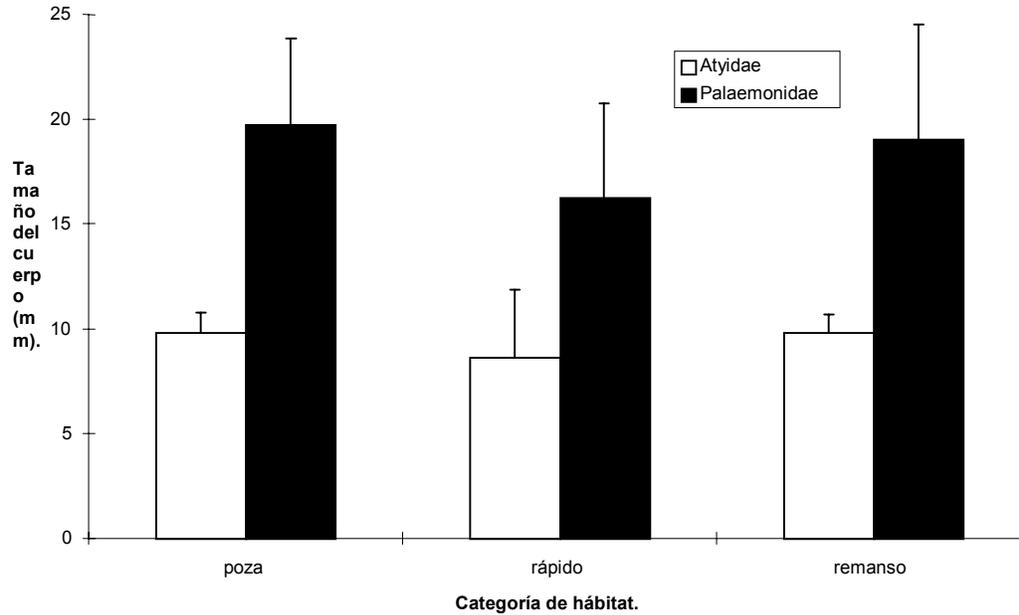


Figura 7. Tamaño promedio y desviación estándar, según el tipo de la quebrada La

Apéndice A1. Datos colectados en la quebrada La Cañaza durante enero de 1999.

Día	Zona	Estación	Ancho	Profund	pH	O2	Conduc	T C°	Sustrat	Veloc	Hábitat	% Cobert	Palaem	Atyidae
1	1	1	6,74	0,38	7	6	290	25,1	4	0,031	remanso	0-25	2	0
1	1	2	6,74	0,05	7	6,44	290	25,1	2	0,089	remanso	0-25	18	0
1	1	3	6,74	0,29	7	6,44	290	25,1	2	0,414	remanso	0-25	1	0
1	1	4	2,67	0,21	7,5	6,922	290	25,5	4	0,548	rapido	0-25	11	0
1	1	5	2,67	0,08	7,5	6,24	290	25,3	4	0,408	rapido	0-25	0	0
1	1	6	2,67	0,38	7,5	7,03	290	25,3	4	0,548	rapido	0-25	0	0
1	1	7	3,5	0,25	7	7,34	290	25,8	3	0,034	remanso	0-25	0	0
1	1	8	3,5	0,15	7	7,34	290	25,8	3	0,408	remanso	0-25	4	0
1	1	9	5,4	0,2	7,5	8,47	280	25,8	4	0,528	rapido	0-25	11	0
1	1	10	5,4	0,2	7,5	8,47	280	25,8	4	0,216	rapido	0-25	0	0
1	2	11	2,75	0,08	8	8,66	270	24,7	3	0,659	rapido	51-75	11	0
1	2	12	2,75	0,09	8	8,48	270	24,7	3	0,200	remanso	76-100	0	0
1	2	13	3,1	0,22	8	7,97	290	24,8	3	0,113	poza	76-100	11	0
1	2	14	3,1	0,15	8	8,5	290	24,2	4	0,664	rapido	76-100	0	0
1	2	15	3,1	0,05	8	7,5	290	24,2	4	0,000	remanso	76-100	0	0
1	2	16	1,75	0,1	8	8,24	290	24,8	1	0,082	remanso	76-100	9	0
1	2	17	2,78	0,09	8	7,58	295	24,8	4	0,395	rapido	76-100	11	0
1	2	18	2,78	0,1	8	7,58	295	24,8	4	0,395	rapido	76-100	0	0
1	3	19	4,35	0,07	7,5	8,75	280	24,4	3	0,400	rapido	76-100	8	0
1	3	20	4,35	0,01	7,5	8,75	280	24,4	2	0,400	rapido	76-100	0	0
1	3	21	3,2	0,15	8	7,37	280	24,4	2	0,276	remanso	51-75	13	0
1	3	22	3,2	0,1	8	8,54	280	24,4	4	0,284	rapido	51-75	0	0
1	3	23	2,6	0,27	8	7,59	270	24,6	3	0,100	remanso	51-75	34	1
1	3	24	2,95	0,1	8	7,98	280	24,5	2	0,203	rapido	76-100	28	0
1	4	25	1,23	0,105	8	7,05	260	24,8	2	0,140	remanso	51-75	19	0
1	4	26	0,88	0,16	8	7,37	270	24,9	2	0,335	rapido	51-75	5	0
1	4	27	1,87	0,37	8	5,82	265	24,6	2	0,486	poza	76-100	13	1

Apéndice A1 (Continuación)

Día	Zona	Estación	Ancho	Profund	pH	O2	Conduc	T C°	Sustrat	Veloc	Hábitat	% Cobert	Palaem	Atyidae
1	4	28	2,35	0,26	8	5,36	270	24,5	2	0,542	poza	76-100	13	0
2	5	1	2,56	0,34	8	8,05	210	24	2	0,171	remanso	76-100	2	10
2	5	2	1,69	0,41	8	7,92	210	24	2	0,000	remanso	0-25	16	0
2	5	3	3,43	0,24	7,5	7,81	210	24	4	0,101	remanso	26-50	9	0
2	5	4	1,55	0,27	7,5	7,87	215	24	2	0,000	rapido	51-75	1	1
2	6	5	3,02	0,12	8	8,2	205	24	4	0,268	rapido	76-100	27	3
2	6	6	2,8	0,18	8	8,2	205	24	4	0,219	remanso	76-100	16	1
2	6	7	4,29	0,18	8	7,94	205	24	2	0,051	rapido	76-100	10	0
2	6	8	3,59	0,21	8	7,97	205	24	4	0,108	rapido	76-100	19	2
2	7	9	4,23	0,1	8	8,78	200	24	3	0,176	poza	76-100	32	5
2	7	10	2,41	0,33	8	8,66	200	24	5	0,176	poza	76-100	17	0
2	7	11	5,3	0,7	8	8,6	205	24	3	0,000	poza	76-100	28	0
2	7	12	1,37	0,08	8	8,65	205	24	3	0,172	remanso	76-100	11	7
2	7	13	0,59	0,37	8	8,5	205	24	5	0,585	rapido	51-75	6	0

Apéndice B1. Datos de longitud de individuos colectados en las estaciones del día 2.

Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat	Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat
1	Aty	1	11	remanso	2	Palae	6	18	remanso
1	Aty	2	10	remanso	2	Palae	7	17	remanso
1	Aty	3	11	remanso	2	Palae	8	17	remanso
1	Aty	4	9	remanso	2	Palae	9	16,5	remanso
1	Aty	5	10	remanso	2	Palae	10	18	remanso
1	Aty	6	9,5	remanso	2	Palae	11	17	remanso
1	Aty	7	9,5	remanso	3	Palae	1	24	remanso
1	Aty	8	9,5	remanso	3	Palae	2	29,6	remanso
1	Aty	9	9,5	remanso	3	Palae	3	33,65	remanso
1	Aty	10	8	remanso	3	Palae	4	23,45	remanso
2	Aty	1	11,5	remanso	3	Palae	5	20,9	remanso
2	Aty	2	10	remanso	3	Palae	6	21	remanso
2	Aty	3	10,5	remanso	3	Palae	7	27,4	remanso
2	Aty	4	9,5	remanso	3	Palae	8	30,4	remanso
2	Aty	5	8,5	remanso	3	Palae	9	32	remanso
2	Aty	6	10	remanso	4	Palae	1	12,7	rapido
2	Aty	7	9	remanso	5	Palae	1	13,5	rapido
5	Aty	1	7,8	rapido	5	Palae	2	16,2	rapido
5	Aty	2	6,3	rapido	5	Palae	3	18,7	rapido
5	Aty	3	6,2	rapido	5	Palae	4	18,8	rapido
6	Aty	1	9,25	remanso	5	Palae	5	10,2	rapido
8	Aty	1	14,1	rapido	5	Palae	6	19,7	rapido
8	Aty	2	8,75	rapido	5	Palae	7	22	rapido
9	Aty	1	9,5	poza	5	Palae	8	11,8	rapido
9	Aty	2	9,5	poza	5	Palae	9	10,7	rapido
9	Aty	3	9	poza	5	Palae	10	11,6	rapido
9	Aty	4	9,5	poza	5	Palae	11	9	rapido

Apéndice B1 (Continuación)

Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat	Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat
9	Aty	5	11,5	poza	5	Palae	12	9,2	rapido
12	Aty	1	11,5	remanso	5	Palae	13	13,9	rapido
12	Aty	2	10	remanso	5	Palae	14	16	rapido
12	Aty	3	10,5	remanso	5	Palae	15	12,2	rapido
12	Aty	4	9,5	remanso	5	Palae	16	13,2	rapido
12	Aty	5	8,5	remanso	5	Palae	17	24	rapido
12	Aty	6	10	remanso	5	Palae	18	20,9	rapido
12	Aty	7	9	remanso	5	Palae	19	16,6	rapido
1	Palae	1	27,5	remanso	5	Palae	20	20,7	rapido
1	Palae	2	15,5	remanso	5	Palae	21	13,2	rapido
2	Palae	1	19,5	remanso	5	Palae	22	25,1	rapido
2	Palae	2	15	remanso	5	Palae	23	13,1	rapido
2	Palae	3	16,5	remanso	5	Palae	24	12,1	rapido
2	Palae	4	17	remanso	5	Palae	25	10,8	rapido
2	Palae	5	14,5	remanso	5	Palae	26	16,6	rapido

Apéndice B2. Datos de longitud de individuos colectados en las estaciones del día 2.

Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat	Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat
5	Palae	27	11,2	rapido	8	Palae	17	17,9	rapido
6	Palae	1	13,8	remanso	8	Palae	18	13,5	rapido
6	Palae	2	16,3	remanso	8	Palae	19	11,6	rapido
6	Palae	3	12,25	remanso	9	Palae	1	17,5	poza
6	Palae	4	9,8	remanso	9	Palae	2	17,5	poza
6	Palae	5	22,3	remanso	9	Palae	3	18	poza
6	Palae	6	23,5	remanso	9	Palae	4	18,5	poza
6	Palae	7	29,5	remanso	9	Palae	5	19,5	poza
6	Palae	8	13,7	remanso	9	Palae	6	21,5	poza
6	Palae	9	26	remanso	9	Palae	7	22,5	poza
6	Palae	10	15,2	remanso	9	Palae	8	18	poza
6	Palae	11	16,7	remanso	9	Palae	9	19	poza
6	Palae	13	15,5	remanso	9	Palae	10	17	poza
6	Palae	14	13,85	remanso	9	Palae	11	17	poza
6	Palae	15	16,6	remanso	9	Palae	12	17	poza
6	Palae	16	15,5	remanso	9	Palae	13	17,5	poza
7	Palae	1	16,85	rapido	9	Palae	14	23	poza
7	Palae	2	24,1	rapido	9	Palae	15	15,5	poza
7	Palae	3	31,2	rapido	9	Palae	16	18	poza
7	Palae	4	25,4	rapido	9	Palae	17	21	poza
7	Palae	5	16,6	rapido	9	Palae	18	17,5	poza
7	Palae	6	20,75	rapido	9	Palae	19	15,5	poza
7	Palae	7	22,2	rapido	9	Palae	20	19,5	poza
7	Palae	8	16,85	rapido	9	Palae	21	17	poza
7	Palae	9	17,6	rapido	9	Palae	22	18,5	poza
7	Palae	10	12,2	rapido	9	Palae	23	20,5	poza

Apéndice B2 (Continuación)

Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat	Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat
8	Palae	1	14,35	rapido	9	Palae	24	22,5	Poza
8	Palae	2	14	rapido	9	Palae	25	18	Poza
8	Palae	3	13,7	rapido	9	Palae	26	18	Poza
8	Palae	4	11,4	rapido	9	Palae	27	18,5	Poza
8	Palae	5	22,2	rapido	9	Palae	28	17	Poza
8	Palae	6	16,3	rapido	9	Palae	29	18,5	Poza
8	Palae	7	13,8	rapido	9	Palae	30	16,5	Poza
8	Palae	8	9,3	rapido	9	Palae	31	18,5	Poza
8	Palae	9	13,9	rapido	9	Palae	32	18,5	Poza
8	Palae	10	16,9	rapido	10	Palae	1	33	Poza
8	Palae	11	19,4	rapido	10	Palae	2	17	Poza
8	Palae	12	12,55	rapido	10	Palae	3	32	Poza
8	Palae	13	17,15	rapido	10	Palae	4	22	Poza
8	Palae	14	16,25	rapido	10	Palae	5	21	Poza
8	Palae	15	19	rapido	10	Palae	6	28,5	Poza
8	Palae	16	18	rapido	10	Palae	7	21,5	Poza

Apéndice B3. Datos de longitud de individuos colectados en las estaciones del día 2.

Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat	Estación	Familia	Individuo	Longitud	Hábitat
10	Palae	8	18,5	poza	11	Palae	19	22,5	Poza
10	Palae	9	18,5	poza	11	Palae	20	13,2	Poza
10	Palae	10	20	poza	11	Palae	21	19,6	Poza
10	Palae	11	23	poza	11	Palae	22	21,4	Poza
10	Palae	12	16	poza	11	Palae	23	17,9	Poza
10	Palae	13	23,5	poza	11	Palae	24	21,7	poza
10	Palae	14	29	poza	11	Palae	25	18	poza
10	Palae	15	19	poza	11	Palae	26	18,6	poza
10	Palae	16	25,5	poza	11	Palae	27	16,8	poza
10	Palae	17	24,5	poza	11	Palae	28	11,8	poza
11	Palae	1	26,7	poza	12	Palae	1	19,5	remanso
11	Palae	2	13,8	poza	12	Palae	2	15	remanso
11	Palae	3	15,4	poza	12	Palae	3	16,5	remanso
11	Palae	4	16,1	poza	12	Palae	4	17	Remanso
11	Palae	5	17,9	poza	12	Palae	5	14,5	Remanso
11	Palae	6	18	poza	12	Palae	6	18	Remanso
11	Palae	7	20,5	poza	12	Palae	7	17	Remanso
11	Palae	8	31	poza	12	Palae	8	17	Remanso
11	Palae	9	19,8	poza	12	Palae	9	16,5	Remanso
11	Palae	10	11,9	poza	12	Palae	10	18	Remanso
11	Palae	11	17,7	poza	12	Palae	11	17	Remanso
11	Palae	12	23,7	poza	13	Palae	1	17,2	Rapido
11	Palae	13	20	poza	13	Palae	2	17,6	Rapido
11	Palae	14	16,8	poza	13	Palae	3	15,3	Rapido
11	Palae	15	25,6	poza	13	Palae	4	19,3	Rapido
11	Palae	16	23	poza	13	Palae	5	16,4	rapido
11	Palae	17	17,4	Poza	13	Palae	6	20	rapido
11	Palae	18	18,3	Poza	----	----	----	----	----

Comparación de la herpetofauna de mantillo entre un cacaotal y un bosque maduro intervenido

Alvaro Cartín

Editora: Lotties Fallas, Coordinador: Federico Bolaños

Los reptiles y anfibios, son un gran constituyente de la fauna de mantillo en los bosques tropicales (Fauth et al, 1989), así como los invertebrados (Guyer, 1994).

Los factores que caracterizan la herpetofauna de mantillo, son poco comprendidos (Heinen, 1992), y algunos estudios lo analizan. Scott (1976), encontró que una humedad más continua, conlleva a una mayor abundancia, y, probablemente, a una mayor diversidad. Fauth et al (1989), determinaron que un aumento en la elevación, disminuye la riqueza de especies. También hallaron que una mayor profundidad de mantillo influye aumentando la riqueza. Lieberman (1986), concluyó que la variación estacional afecta la densidad, debido a la variación de disponibilidad, de las poblaciones de artrópodos. Por su parte, Heinen (1992), indica que la cobertura boscosa afecta la herpetofauna, en especial, en bosques alterados, debido al cambio de la estructura del dosel.

Un aspecto muy importante a analizar, es cómo varía la diversidad de anfibios y reptiles, en los diferentes tipos de bosque, o en sitios de estado sucesional diferente. En este sentido, se han hecho trabajos en la Estación Biológica La Selva, que implican comparaciones entre un bosque primario y cacaotales, en aspectos tales como diversidad, abundancia, riqueza de especies, etc. (Lieberman, 1986; Heinen, 1992).

El objetivo de este trabajo, es comparar la herpetofauna existente entre un bosque primario intervenido y un cacaotal. Se espera que aspectos como diversidad, riqueza y abundancia, sean mayores en el bosque poco intervenido, debido a sus condiciones.

MÉTODOS

El presente trabajo fue realizado cerca de la quebrada La Gamba, en Golfito, Costa Rica, durante el día 23 de Enero de 1999. Se muestrearon cuadrículas de 8 x 8 metros, 8 para el bosque y 9 para el cacaotal, de forma aleatoria. En cada sitio, hubo de 5 a 6 personas, que hicieron un muestreo colocándose en el exterior de la cuadrícula cubriendo todos los lados. Luego, se fue retirando mantillo, avanzando hacia adentro. Se hizo esto, con el fin de capturar anfibios y reptiles, y para obligar a aquellos animales no capturados, a dirigirse hacia el centro y capturarlos allí. Cada animal fue colocado en bolsas plásticas; luego se procedió a identificarlos, y medir la longitud hocico-ano (LHA), en centímetros.

Se determinó el índice de diversidad de Shannon (base 10), riqueza de especies y abundancia (#ind/cuadrícula), para cada sitio. La similitud, entre sitios, se determinó por medio del índice de Morisita. Para las comparaciones entre sitios, se hizo lo siguiente: en lo referente a la diversidad, se generaron pseudovalores por el método de Jackknife, y fueron comparados por medio de una prueba de Mann-Whitney; para la riqueza de especies se utilizó la prueba de chi-cuadrado; para la abundancia total, así como para la abundancia de la especie más común, se utilizó la prueba de Mann-Whitney. La especie más común, fue organizada en categorías de tamaño, y se determinó si se mantenían las proporciones de esas categorías, entre los dos sitios, por medio de una prueba de G.

RESULTADOS

Fueron observados, en general, seis especies de organismos: cinco anfibios y un reptil. Las seis especies fueron encontradas en el cacaotal, pero sólo dos en el bosque. (Cuadro 1), pero aún así, estos indicadores de riqueza no fueron diferentes ($X^2=1,12$ gl=1 $p=0,290$), y dos especies, de las seis, fueron comunes a ambos sitios (Morisita = 0.94). A la vez, el cacaotal demostró una gran cantidad de organismos, con relación al bosque, observándose una mayor cantidad de individuos por cuadrícula, en el primer sitio ($F=5,67$ gl= 1,15 $p=0,031$).

El bajo número de especies e individuos, en el bosque, así como los correspondientes valores altos en el cacaotal, se reflejan en sus índices de diversidad (Cuadro 1). Aún así, los dos sitios no difirieron en este aspecto ($U_{min}= 17$ gl=16 $p=0,075$).

La especie más común, para ambos sitios, fue *Eleutherodactylus stejnegerianus*, presentando más individuos por cuadrícula en el cacaotal que en el bosque ($U_{min}=14$ gl=1 $p=0,027$). Esta especie se distribuyó, en dos categorías de tamaño, habiendo un buen porcentaje (67%), de los ejemplares, entre los 1 y 2 centímetros (Cuadro 2). Ambas categorías de tamaño, no fueron diferentes proporcionalmente ($G=0,321$ gl=1 $p=0,571$).

Los datos "crudos" de este trabajo se encuentran en el apéndice A.

DISCUSION

En esta ocasión, se encontró una cantidad de especies menor (6 sp), con respecto a un estudio anterior en el mismo sitio (9 sp) (Frenkel, 1997), en el cual, se encontraron las especies observadas en este trabajo, excepto *Bufo coniferus*, además de dos especies de anfibios y un reptil. Probablemente, efectos de tipo climático, pudieron alterar, el número de especies, en los diferentes años, 1997 y 1999, pero no se hizo un trabajo semejante en 1998, como para determinar algún patrón.

El hecho de haber encontrado cuatro especies más (a pesar de no haber diferencia significativa), en el cacaotal, podría indicar, que las condiciones de este son muy favorables para ellas. Sin embargo, las hay dos especies comunes a ambos sitios. Esto podría, indicar igualmente, que tanto el cacaotal como el bosque, poseen condiciones adecuadas, pero el primero tiene las más adecuadas.

Los aspectos anteriores, junto con una mayor abundancia, hacia el cacaotal, puede deberse a que *Theobroma cacao*, sufre defoliación, varias veces al año, y sus hojas poseen antocianinas (Hansen 1991), lo cual, evita la descomposición rápida por parte de bacterias (Heinen, 1992). Esto favorece la formación de un mantillo profundo, y a la vez, favorece una mayor cantidad de artrópodos (Heinen, 1992), que se distribuyen en una forma, más repartida, como recurso alimenticio (Lieberman, 1986). La zona de bosque, debe presentar una menor profundidad de mantillo, y por ende, debe presentar menor cantidad de artrópodos, lo cual pudo afectar el resultado.

Los resultados de abundancia obtenidos, coinciden con los obtenidos por Heinen (1992) y Lieberman (1986), en los cuales, la abundancia es mayor en La Selva, así como una mayor riqueza. Esto último no coincide con lo obtenido en este trabajo.

Era de esperar, que la diversidad hubiera sido mayor en el bosque, pero con base en la posible influencia de la profundidad del mantillo, también sería de esperar que hubiera una mayor diversidad en el cacaotal, pero no fue estadísticamente diferente del bosque. Posiblemente las circunstancias de muestreo no fueron adecuadas, ya que el cacaotal utilizado, es de pequeño tamaño (y fue muestreado casi totalmente), mientras que el bosque es de gran tamaño, y en este es más difícil obtener una muestra más representativa de la diversidad del lugar.

La presencia de muchos ejemplares de *Eleutherodactylus stejnegerianus*, indica a primera vista, que el mantillo es muy importante para esta especie. *E. bransfordii*, se presentó, en mayor abundancia, en el cacaotal de La Selva (Lieberman, 1986). Este autor establece como hipótesis, que esta especie es más exitosa en ambientes perturbados, algo que podría ser aplicable a *E. stejnegerianus*. Se ha encontrado que este género domina la comunidad de mantillo (Donnelly, 1994), y es posible que se relacione, con el hecho de reproducirse en el suelo (Scott y Limerick, 1991). Puede ser que la abundancia de *E. stejnegerianus*, se relacione con la comunidad de artrópodos.

El no haber diferencias en las proporciones de tamaño de esta especie, probablemente signifique que los ejemplares capturados, pertenecen a la misma población. Sería más recomendable, hacer mediciones más precisas, para generar una mejor distribución de clases, y consecuentemente, un resultado más preciso.

Lo analizado anteriormente, es una leve pincelada de las posibles explicaciones a los resultados obtenidos. Además del posible efecto generado por el tamaño de las zonas muestreadas, como se mencionó antes, hay otros factores que pudieron haber influenciado. En la zona de bosque, hay múltiple variedad de gambas y raíces adventicias, que interfirieron en el muestreo. Por estas razones, es muy probable que la muestra, tomada del bosque, no sea muy representativa de lo que sucede ahí. Por lo tanto, se sugiere una muestra boscosa, que cubra un área mayor, para obtener un mejor resultado. Se recomienda, medir factores físicos, tales como temperatura, humedad, luz, etc., para un mejor análisis.

BIBLIOGRAFIA

- Donnelly, M.A. 1994. Amphibian diversity and Natural History. En: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (editores). La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. University of Chicago Press, Chicago. 199 – 209.
- Fauth, J.E., B.I. Crother y J.B. Slowinski. 1989. Elevational Patterns of Species Richness, Evenness, and Abundance of the Costa Rican Leaf-Litter Herpetofauna. *Biotropica* 21(2): 178- 85.
- Frenkel, C. 1997. Herpetofauna de Mantillo en una zona de bosque y un cacaotal. En: F. Bolaños, J. Lobo, D. Briceño (Editores). Curso Biología de Campo. Ene-Feb 1997. Universidad de Costa Rica. 61 – 65.
- Guyer, C. 1994. The Reptile Fauna: Diversity and Ecology. En: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (editores). La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. University of Chicago Press, Chicago. 210 – 216.

- Hansen, M. 1991. Cacao. En: D.H. Janzen (editor). Historia Natural de Costa Rica. San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica. 82 - 84.
- Heinen, J.T. 1992. Comparisons of the Leaf-Litter Herpetofauna in Abandoned Cacao Plantations and Primary Rain Forest in Costa Rica: Some implications for Faunal Restoration. *Biotropica* 24(3): 431- 33.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the Leaf-Litter Herpetofauna of a Neotropical Rain Forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zool. Mex* 15: 1-72.
- Scott Jr, N.J. 1976. The Abundance and Diversity of the Herpetofaunas of Tropical Forest Litter. *Biotropica* 8(1): 41-58
- Scott Jr, N.J. y S. Limerick. 1991. Capítulo 8. Reptiles y anfibios. En: D.H. Janzen (editor). Historia Natural de Costa Rica. San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica. 355 - 371

Cuadro 1. Especies encontradas y sus frecuencias absolutas, diversidad, riqueza y abundancia, en el cacaotal y en el bosque intervenido. Golfito, Costa Rica. Enero 1999.

Especie	Bosque	Cacaotal
<i>Bufo coniferus</i>	0	1
<i>Bufo melanochloris</i>	0	2
<i>Colostethus flotator</i>	2	5
<i>Colostethus talamanqui</i>	0	3
<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	8	34
<i>Norops polylepis</i>	0	5
Indice de diversidad de Shannon (H')	0.72	1.59
Riqueza (# de especies)	2	6
Abundancia (#ind/cuadrícula)	1.25 ± 1.04	5.56 ± 5.00
Abundancia <i>E. stejnegerianus</i> (#ind/cuadrícula)	1.00 ± 0.93	3.78 ± 3.67

Cuadro 2. Distribución de tamaños de *Eleutherodactylus stejnegerianus*, entre el Cacaotal y el Bosque Intervenido. Golfito, Costa Rica. Enero 1999.

Tamaño (cm)	Numero de individuos	
	Bosque	Cacaotal
Menos de 1	2	12
1 - 2	6	22

APENDICE A. Datos obtenidos sobre la herpetofauna de mantillo en un bosque y un cacaotal. Golfito, Costa Rica. Enero 1999.

Cuad	Especie	Sitio	Tamaño (cm)	Cuad	Especie	Sitio	Tamaño (cm)
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	1-2	2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
2	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	1-2	2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	menor 1
3	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	1-2	2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	menor 1
3	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	Menor 1	2	<i>Colostethus flotator</i>	Cacao	1-2
3	<i>Colostethus flotator</i>	Bosque	1-2	2	<i>Colostethus flotator</i>	Cacao	1-2
4	<i>Colostethus flotator</i>	Bosque	1-2	2	<i>Colostethus talamancae</i>	Cacao	menor 1
5	<i>Nada</i>	Bosque	Nada	2	<i>Colostethus talamancae</i>	Cacao	1-2
6	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	1-2	2	<i>Norops polylepis</i>	Cacao	3
6	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	Menor 1	2	<i>Norops polylepis</i>	Cacao	3
7	<i>Eleutherodactylus sp.</i>	Bosque	1-2	3	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	menor 1
8	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	1-2	3	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
8	<i>E. stejnegerianus</i>	Bosque	1-2	3	<i>Colostethus flotator</i>	Cacao	1-2
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	Menor 1	3	<i>Colostethus talamancae</i>	Cacao	menor 1
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	4	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	menor 1
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	4	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	4	<i>Bufo melanochloris</i>	Cacao	5
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	4	<i>Bufo melanochloris</i>	Cacao	5
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	5	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	Menor 1	5	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	Menor 1	5	<i>Norops polylepis</i>	Cacao	3
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	6	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	7	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
1	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	Menor 1	7	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	menor 1
1	<i>Colostethus flotator</i>	Cacao	1-2	7	<i>Colostethus flotator</i>	Cacao	1-2
1	<i>Norops polylepis</i>	Cacao	5	7	<i>Norops polylepis</i>	Cacao	4
2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	8	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	Menor 1	8	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	8	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	Menor 1	8	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2
2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	Menor 1	8	<i>Bufo melanochloris</i>	Cacao	4
2	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2	9	<i>E. stejnegerianus</i>	Cacao	1-2

Patrones de orientación y navegación en la rana *Smilisca sordida* (Anura, Hylidae)

Oscar M. Chaves

Editora: Floria Mora, Coordinador: Gerardo Chaves

Los anfibios conforman uno de los grupos de vertebrados con mayor capacidad adaptativa, encontrándose en casi cualquier hábitat, y distribuidos en todos los continentes, con excepción de la Antártida (Cochran, 1961). Entre los anfibios, el grupo de las ranas es tal vez el más estudiado en el ámbito mundial, no sólo por sus diversos caracteres físicos, sino también por sus complejas pautas de comportamiento. Una de estas pautas, que es también común a muchos otros vertebrados, es la asociación con ciertas áreas familiares o sitios de percha, que en muchos casos forman verdaderos territorios, donde los individuos pueden ser encontrados en repetidas ocasiones en el mismo sitio (Stebbins y Cohen, 1995).

Según estudios realizados principalmente con salamandras, se supone que los anfibios tienen la capacidad de orientarse espacialmente y llegar hasta el sitio de percha (Phillips, 1998). En el caso de la rana arborícola *S. sordida*, los machos defienden territorios cerca de la orilla del río, de corriente moderada, que resultan más atractivos para las hembras durante la época reproductiva (Duellman, 1970). Este comportamiento, que consiste en bajar todas las noches hasta el río, localizar una percha determinada en un playón, a pesar de que corre riesgo su propia vida, implica el uso de memoria (Brenes, 1998).

La finalidad de esta investigación fue determinar si *S. sordida* presenta la capacidad de orientarse con respecto a su lugar de percha desde un punto lejano. También se pretendió ver si es capaz de navegar de nuevo hasta ese mismo punto.

MÉTODOS

Este trabajo se llevó a cabo en la quebrada La Cañaza, ubicado en el extremo noroeste del Refugio de Vida Silvestre Golfito, específicamente en los playones cercanos a los caseríos, las noches de los días 28 y 29 de enero de 1999. Se procedió a la captura y marcaje de individuos mediante corte de dedos de las cuatro extremidades, según el código citado por Chaves (1995). Las piedras en donde se capturaron las ranas fueron también marcadas con dicho código. Luego los individuos capturados se llevaron a un punto a 50m de distancia del sitio de captura, se midió el ángulo de ese lugar con respecto al sitio de percha, se amarraron con un hilo en el abdomen, y luego utilizando una carrucha de hilo atravesada por un eje que era sostenido con la mano, a modo de polea, se dejaba que la rana siguiera la dirección que quisiera, colocándola en el substrato durante 10 min.; primero en dirección al río, y luego en dirección a la vegetación. De este modo se observaba la dirección que seguía, y se medía el ángulo con una brújula, para determinar así la orientación de la rana con respecto al sitio original de captura.

Después de lo anterior se liberaron los individuos, y un día después se procedió a recapturar el mayor número posible de individuos, y se midió la distancia con respecto al sitio de percha, para luego determinar la capacidad de navegación. Para analizar estos datos se utilizó una prueba G.

RESULTADOS

La orientación de la rana en el momento de soltarla (Fig. 1), parece ser aleatoria con respecto a la dirección de prueba, las ranas se mueven en cualquier dirección, ya sea a favor, en contra o perpendicularmente. ($G=5.63$, $g.l.=2$, $p=0.059$). No obstante, se observó una tendencia a seguir una dirección perpendicular (Fig. 2). Tampoco se notó preferencia alguna en cuanto a dirigirse hacia la vegetación, al río, o perpendicularmente ($G=5.97$, $g.l.=2$, $p=0.0506$). Sin embargo, existió una tendencia a movilizarse hacia la vegetación (Fig. 3).

Por otro lado, la orientación seguida por las ranas con respecto al río (Fig. 4), no mostró una tendencia clara, no presentándose diferencias significativas entre los tres posibles sentidos ($G=2.30$, $g.l.=2$, $p=0.31$). Se obtuvo una baja tasa de retorno, recapturándose solamente 3 de los 46 individuos marcados en los dos primeros días de muestreo (Cuadro 1). El tercer y último día de muestreo llovió torrencialmente, se inundaron todos los playones, y no fue posible recapturar ninguno de las 43 ranas restantes. Las 3 recapturas ocurrieron a diferentes distancias del sitio de percha original ($G=18.27$, $g.l.=2$, $p=0.000$), encontrándose dos de estas muy cerca de su sitio de percha original (Cuadro 1).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican cierta tendencia de la rana a seguir una dirección perpendicular con respecto a la dirección de prueba. Esto podría deberse al denominado efecto del borde del río, en el cual la rana al verse acechada huye en dirección perpendicular al río, realizando un recorrido circular con lo cual logra evadir el peligro, y luego de cierto lapso de tiempo vuelve al mismo punto (Chaves, 1995). Este fenómeno evidencia que la rana retiene cierta información de posición, posiblemente relacionada con el campo geomagnético, y la cual le permitiría orientarse (Phillips, 1998). No obstante, en el presente trabajo no se notó ningún recorrido circular, lo cual podría deberse entre otras cosas, a que cada rana fue observada durante sólo diez minutos, lo cual representa un tiempo de observación relativamente corto, por lo que es poco probable percibir este tipo de despliegue, lo cual talvez si hubiera ocurrido después de una media hora o más tiempo. También el hecho de estar amarrada restringía de cierta forma su movimiento, provocando en la rana un estado de estrés e el cual no logra orientarse como lo haría en condiciones normales.

La tendencia a dirigirse hacia la vegetación también pareciera estar relacionada con el hecho anterior. Así al huir en esa dirección es más factible ocultarse de depredadores como *Bothrops asper*, murciélagos, y otros, que en las noches merodean por los playones. De esta forma, tal comportamiento no puede ser algo que pueda atribuírsele al azar, sino que es muestra de un comportamiento inteligente, probablemente forjado por Selección Natural.. También los resultados mostraron que la rana sigue una dirección aleatoria con respecto a al río, lo cual era de esperarse, pues a la rana lo que le interesa es huir, y ponerse a salvo dentro de la vegetación y esperar que pase el peligro, sin importar si huye río arriba, abajo o perpendicularmente. Aquí es importante mencionar que estos resultados pueden estar siendo afectados debido a que en algunos casos, al soltar la rana amarrada con el hilo en el suelo, éste se quedaba pegado en las piedras, halando literalmente a la rana en sentido contrario al que brincaba, o induciéndola a seguir una dirección diferente.

Por último los resultados parecen indicar que *S. sordida* presenta la habilidad de navegar, a pesar de que se obtuvieron una cantidad de recapturas muy baja, probablemente debido a las condiciones meteorológicas adversas del último día de muestreo, durante el cual llovió torrencialmente buena parte de la noche, quedando sumergida la totalidad de los playones y con ellos los sitios de percha utilizados por las ranas. También podría ser que la muestra marcada sea muy pequeña con respecto al total de la población, por lo cual la probabilidad de recapturar un mismo individuo sería muy baja. Por esta razón para futuros trabajos sería conveniente utilizar una muestra mayor a pesar de que esto requiera aumentar el número de días de trabajo, pues estadísticamente no es recomendable trabajar con muestras tan pequeñas. En cuanto a la capacidad de navegar de esta especie, era de esperarse pues ya de estudios anteriores de Chaves (1995), y Brenes (1998), se sabía que *S. sordida* tiene territorios de canto y oviposición en los playones, a ambos lados del río. Esto implica que la rana debe ser capaz de navegar todos los días hasta su percha o territorio. Se ha comprobado que las reacciones motrices (o sea, las diferentes reacciones, ya sean instintivas o aprendidas, que impliquen algún despliegue físico), que no son dañinas para el anfibio ni están en conflicto con las actividades que le benefician, tienden a ser retenidas durante períodos de tiempo más largos (Stebbins y Cohen, 1995). Se cree, por tanto, que esta especie de memoria muscular ayuda a los sapos y otros anfibios a regresar al mismo escondrijo después de las cacerías nocturnas, auxiliada por la visión (Cochran, 1961) Entre los parámetros que influyen en la orientación de anfibios se encuentran los campos geomagnéticos. Se sabe que las ranas son capaces de aprender los gradientes espaciales por medio de la inclinación e intensidad total del campo magnético (Gould, 1980; Moore, 1980; y Walcott, 1980; citados por Phillips, 1998). Asimismo, la inclinación de este campo es usada para distinguir el final de los ejes magnéticos (Stebbins, 1995). También se ha demostrado que existen partículas de magnetita (Fe_3O_4), que intervienen en la orientación de organismos unicelulares y se cree que también son los responsables de la sensibilidad al campo magnético en organismos superiores (Phillips, 1998). Por esto cabe la posibilidad de que este mineral se localice en alguna región del cerebro de algunos vertebrados, incluyendo los anfibios (Kirschvink et al., 1985 citado por Phillips, 1998).

Por otra parte parece que la capacidad de retorno al sitio original de captura o navegación, está muy influenciada por órganos sensoriales, siendo el olfato el más importante, ya que se ha comprobado que las ranas son capaces de llegar a su percha guiándose por ciertos olores familiares (Stebbins y Cohen, 1995).

En conclusión, pareciera que la rana es capaz de percibir por medio de diferentes sentidos, estímulos magnéticos, químicos, y visuales entre otros, e integrar toda esa información, con la finalidad de orientarse en el espacio, y reconocer determinados sitios que tienen alguna importancia para ella. Aunque aún no existen suficientes pruebas, es posible que lo anterior también sea válido para otros vertebrados.

BIBLIOGRAFÍA

- Brenes, R. 1998. Fidelidad de percha de *S. sordida* ; (Anura, Hylidae) en la Quebrada Cañaza, Golfito. En: Lobo , J. y Briceño, D. (Ed). Curso de biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Costa Rica. Escuela de Biología. Costa Rica. Pp. 150-152.

- Chaves, G. 1995. Patrones de canto y distribución de *S. sordida* (Anura, Hylidae). En Bolaños, F. y Briceño, D. (Ed). Curso de Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. Costa Rica. Pp. 138-142.
- Cochran, D. 1961. Los anfibios. Editorial Seix Barral. S.A. Barcelona. Pp. 12-14, 199-202.
- Duellman, W. 1970. The hylid frogs of Middle America. The University of Kansas. Pp. 613-617.
- Phillips, J. 1998. Magnetoreception. Chapter 7. Pp. 955-963, in Amphibian Biology, Vol. 3, Sensory Perception ed. by H. Heatwole and E. M. Dawley. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton. Pp. 955-963.
- Stebbins, R; Cohen, N. 1995. A natural history of Amphibians. Princeton University Press, USA. Pp. 120-139.

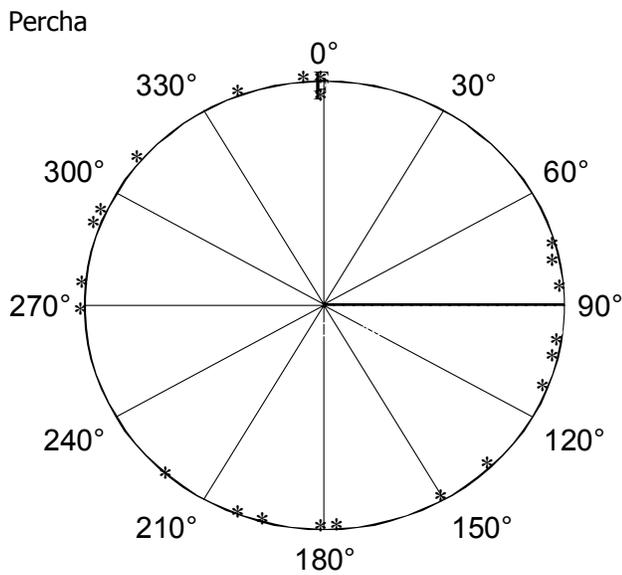


Fig.1 Direcciones iniciales seguidas por las ranas con respecto al sitio de percha original.

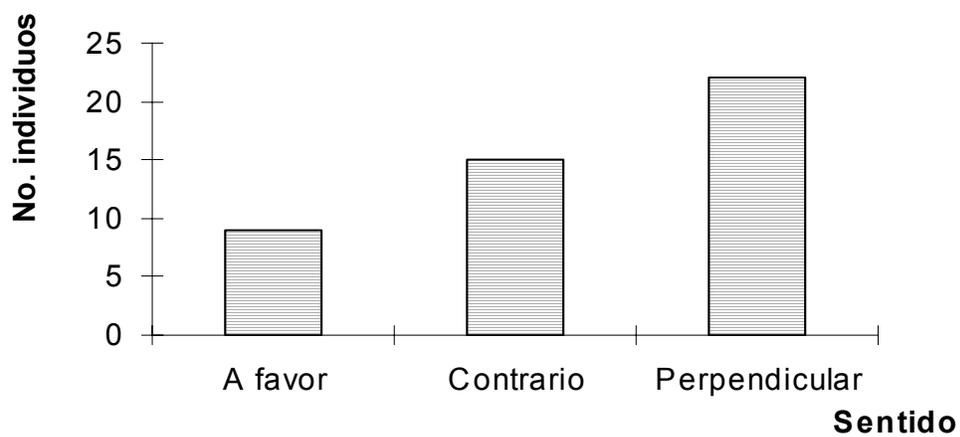


Fig. 2. Orientación de *S. sordida* con respecto al sitio de percha original

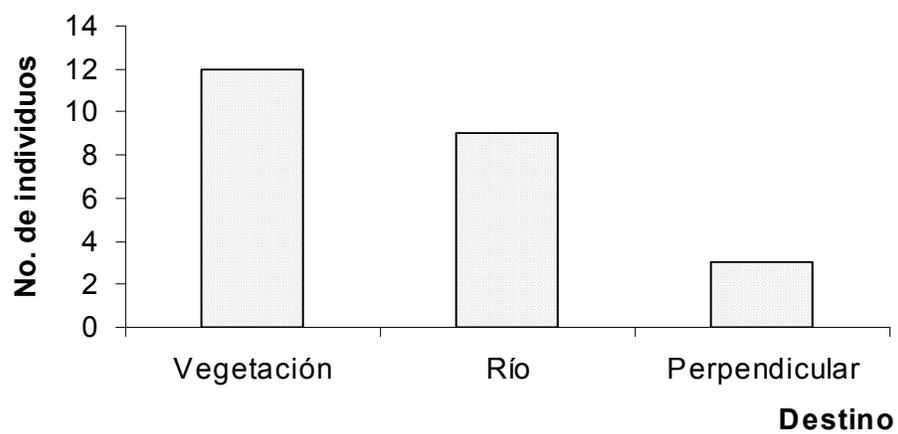


Fig. 3 Diferentes destinos seguidos por la rana con respecto a la dirección de prueba.

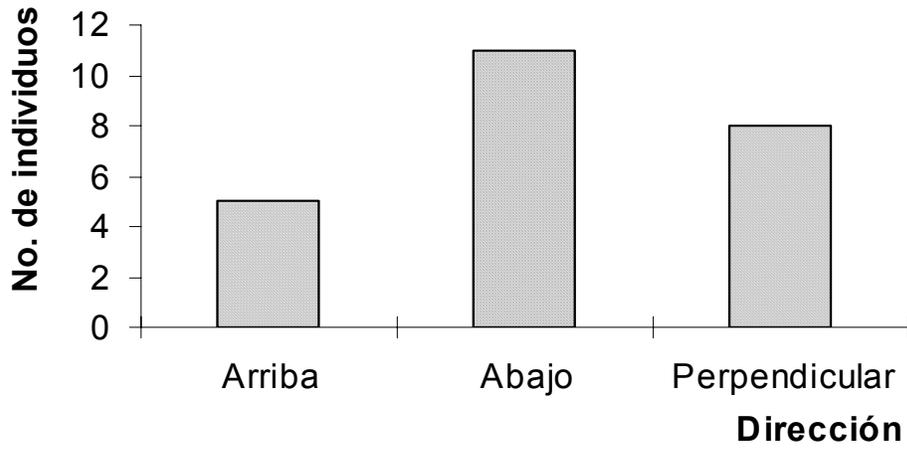


Fig. 4 Dirección seguida por las ranas con respecto al río.

Cuadro 1. Navegación de *S. sordida* según la distancia del lugar de recaptura con respecto a la percha.

Distancia	No. Individuos
< 2m	2
> 2m	1
Total	3

Apéndice.

Datos brutos de Orientación y navegación en S. Sordida

Código	Libera	Sitio	Veg(+)	Rio(-)	desvvg	desvr	desv. A Rio	Desv.a veget.	Dirección(+)	Dirección(-)
5	Ar	100	314	18	-214	82	146	82	Arriba	-
10	Ar	24	136	120	112	96	112	112		
11	Ab	0	240	85	-240	-85	120	275	-	-
12	Ab	340	236	140	104	200	104	104	Abajo	Abajo
13	Ab	110	110	110	0	0	0	0	Abajo	Abajo
14	Ar	340	330	72	10	268	10	268	Arriba	-
15	Ar	110	104	180	6	-70	6	290	Abajo	-
20	Ar	24	200	290	176	266	176	176		
20	Ar	170	210	220	-40	-50	320	310	Abajo	Abajo
21	Ar									
22	Ar						9	0,00		
23	Ar						15	0,00		
25	Ab						22	0,00		
30	Ab	270	124	110	-146	-160	214	200		
30	Ab						251			
30	Ar									
31	Ab								1,00	
32	Ab	340	330	360	10	-20	10	340	arriba	arriba
33	Ar									
34	Ar									
35	Ab									
40	Ab	260	300	0	40	-260	40	100		
100	Ab	256	140	90	-116	-166	244	194		
200	Ab	260	360	120	100	-140	100	220		
300	Ar	24	160	63	136	39	136	136		
300	Ar	100	180	310	-80	-210	280	150		ar
1000	Ab	330	210	150	-120	-180	240	180		
1030	Ar	320	26	100	294	220	294	294	ab	ab
3000	Ar	90	184	86	94	-4	94	356		
3100	Ar	160	210	74	-50	86	310	86	ab	
3_2000	Ar	80	280	250	200	170	200	200		
	Ab	310	90	100	-220	-210	140	150		
	Ar	120	210	45	-90	75	270	75	veg	río

Similitudes dendrológicas entre la Fila y la Quebrada La Gamba

Lotties Fallas

Editor: Marco Retana, Coordinador: Rodolfo Ortiz

La vegetación de la Península de Osa posee gran afinidad florística con los bosques suramericanos, de hecho, muchas especies arbóreas provenientes de Sur América alcanzan su límite de distribución más norte en este lugar, todo esto hace de la zona en la actualidad, una de las mejores representaciones boscosas con alta diversidad de árboles en Costa Rica (Quesada, *et al* 1997).

Existen variaciones en la composición y la estructura florística de los bosques tropicales, donde las comunidades tienden a variar en un área grande, debido a disturbios edáficos, hídricos o una combinación de todos (González y Zak, 1998).

La correspondencia entre espacio y ambiente, y la similitud entre tipos de vegetación permiten estructurar sistemáticamente las unidades de vegetación (Matteucci y Colma 1982).

El estudio de la vegetación abarca entonces entre otros, el objetivo fundamental de la detección de tendencias o clases de variación de las relaciones de similitud de las comunidades o de grupos de especies (Matteucci y Colma 1982); de esta el presente trabajo tiene como finalidad, comparar las similitudes arborescentes en dos sitios con características topográficas diferentes, la Fila y la Quebrada La Gamba.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo durante los días 7, 8 y 9 de enero de 1999, en los sitios conocidos como Fila y Quebrada La Gamba, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito; éste se considera según las zonas de vida de Holdridge, un Bosque Muy Húmedo Tropical (Hartshorn 1991).

En cada sitio se trazaron transectos de 100m, con marcas cada 5m; para cada transecto se seleccionaron 10 puntos (marcas) al azar y en cada uno se construyó una cuadrícula de 5 X 5m. En total se muestrearon 25 cuadrículas por sitio.

Para cada cuadrícula se levantó un inventario de todos aquellos árboles con un DAP mayor o igual a 10cm. La identificación a nivel de familia, género y/o especie, se llevó a cabo en el campo, según las posibilidades.

Los datos se analizaron aplicándoles el Índice de Sorensen (Krebs 1989, Poole 1974), y la Prueba de acumulado de especies.

RESULTADOS

En total se muestrearon 43 especies de árboles y palmas (Cuadro 1), encontrándose en la Fila 31 y 21 en la Quebrada, 12 de las cuales no se observaron en la Fila. Se encontró según con base en las especies muestreadas, mayor riqueza y diversidad en la Fila que en la Quebrada.

En la Fila las cuadrículas que presentan más similitud (1.0) son: 1, 3, 8, 23 y 25, las primeras tres poseen una única especie *Iriartea deltooides*, mientras que las restantes comparten 2, *I. deltooides* y *Tetratilacium macrophyllum* (Fig. 1); por su parte, las cuadrículas de la Quebrada que presentan más similitud (1.0) son: 13 y 14 las cuales incluyen sólo *Miconia* sp. (Fig. 2).

Hay menos similitud en las cuadrículas de la Quebrada que de la Fila y entre éstas, el análisis de similitud de especies observadas en el muestreo indica que apenas se parecen un 35%.

En ninguno de los dos sitios se estabilizó la curva de acumulado de especies (Fig. 3 y 4).

DISCUSIÓN

Según Colman y Matteucci (1982), en la distribución de la abundancia de las especies, la cantidad de individuos de cada especie en una comunidad varía desde las especies comunes, hasta las raras y empíricamente, se ha observado que en la mayoría de las comunidades hay muchas especies representadas por pocos individuos, y las especies con números crecientes son progresivamente menos numerosas.

En el caso de la Fila, la poca abundancia de las especies se pudo deber al tamaño (área basal), de los individuos, ya que si bien se encontraron con bastante regularidad especies como *Iriartea deltooides*, con un área basal pequeña, otras

especies como *Aspidosperma*, *Castilla elastica*, *Chimaris parvifolia*, *Hymenaea courbaril* y *Mortoniendron anisophyllum*, con áreas basales muy grandes, según lo muestreado se les observó una frecuencia muy baja en este sitio, debido muchas veces a su sistema de gambas, tan necesario para brindar equilibrio a las especies sometidas a hábitats de tanta pendiente.

En la variedad de especies muestreadas, pudo haber influido tanto en el número como en la diversidad, el hecho de que las cuadrículas eran de apenas 5 metros cuadrados y se dio el caso de que media cuadrícula estaba ocupada por un solo árbol.

Por otra parte en la Quebrada, pudo influir en la abundancia de especies muestreadas, el que en repetidas ocasiones el transecto atravesara el río, lo que originó que muchas de las cuadrículas no presentaran ningún individuo.

El caso de la abundancia de *Iriartea deltooides* es importante resaltarlo, ya que esta especie constituyó el 18% de los individuos muestreados, esta alta densidad estaba reportada en estudios anteriores realizados en esta misma zona, Robles (1997) señala que esta es una especie abundante pero de diámetros pequeños, lo que pudo haber favorecido su incidencia en las cuadrículas, sobre todo en la Fila, pese al tamaño de las cuadrículas.

Las diferencias en la composición de ambos tipos de bosque se refleja en los resultados, el bosque de la Fila, un bosque perennifolio, alto, de muchos estratos, como lo señala Hartshorn (1991), refiriéndose al tipo de bosque de la zona, es proyectado por medio de los árboles de gran altura, tanta, que hasta se dificultó su identificación, mientras que la vegetación de la Quebrada, un área más abierta, incluyó en el muestreo árboles con DAP de medianos a pequeños, de tallos rectos y prácticamente sin gambas.

La diversidad de los dos sitios, más familias representadas a su vez por más especies en la Fila que en la quebrada, viene a reforzar la tesis de la riqueza de los bosques "maduros" del trópico, la Fila más diversa y abundante que la Quebrada, considerando lo poco alterado del sitio.

La no estabilización de las curvas para ambos sitios, refleja la necesidad de ampliar el área de muestreo, ya sea en número de transectos como en el área para cada cuadrícula, o ambas.

Según Matteucci y Colma (1982), es de esperarse que a medida que se incrementa la superficie muestral, aumenta el número de especies, al comienzo bruscamente y luego con más lentitud, hasta que llega el momento en que el número de especies nuevas registradas en cada unidad muestral, sucesivamente mayor, es muy bajo o nulo, punto a partir del cual se estabiliza la curva.

En conclusión, se encontró poca similitud tanto dentro de los sitios como entre la Fila y la Quebrada, la curva acumulativa de especies refleja la necesidad de ampliar el tamaño de la muestra con se trabajó, en número de transectos o superficie de cuadrícula, sin embargo, sería injusto omitir que las características del terreno dificultan sobremano los estudios de la diversidad en general de la zona, situación que se refleja en el desconocimiento de la vegetación del Refugio (Meza y Bonilla 1990).

BIBLIOGRAFÍA

- González, O. y Zak, D. 1996. En Fuchs, E. 1998. Cambios en la composición florística en diferentes planos altitudinales del bosque tropical húmedo de la zona sur de Costa Rica. Biología de Campo, UCR. Costa Rica. pp 18-22.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. En Janzen, D. (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial UCR. San José, Costa Rica. pp 124-127.
- Krebs, C. 1989. Ecological methodology. Harper & Row, Publishers. New York. 654p.
- Matteucci, S. y Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. OEA. Washington. 168p.
- Poole, R. 1974. An Introduction to quantitative ecology. McGraw Hill. London. 532p.
- Quesada, F.; Jiménez, Q.; Zamora, N.; Aguilar, R. y González, J. 1997. Árboles de la Península de Osa. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO). Heredia, Costa Rica. 412p.
- Robles, T. 1997. Aspectos generales de la composición y estructura de un Bosque Muy Húmedo Tropical e implicaciones para el manejo de especies de interés comercial. Curso Biología de Campo, UCR. Costa Rica. pp 2-7.

Cuadro 1. Especies incluidas en el muestreo.

Familia	Nombre Científico	Fila	Quebrada
Annonaceae	<i>Sp.</i>		X
Sabiaceae	<i>Meliosma sp.</i>		X
Lauraceae	<i>Sp.</i>	X	
	<i>Ocotea sp.</i>		X
Myristicaceae	<i>Virola koschnii</i>	X	
Chrysobalanaceae	<i>Licania sp.</i>	X	
Mimosaceae	<i>Inga sp.</i>	X	
Caesalpinaceae	<i>Acacia sp.</i>	X	X
	<i>Hymenaea courbaril</i>	X	X
Papilionaceae	<i>Pterocarpus sp.</i>	X	
Melastomataceae	<i>Miconia sp.</i>		X
	<i>Conostegia sp.</i>		X
Moraceae	<i>Castilla elastica</i>	X	X
Cecropiaceae	<i>Cecropia sp.</i>	X	X
Burseraceae	<i>Protium sp.</i>		
Meliaceae	<i>Guarea sp.</i>	X	X
	<i>Trichilia sp.</i>	X	X
Araliaceae	<i>Dendropanax sp.</i>		
Polygonaceae	<i>Coccoloba sp.</i>	X	X
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea sp.</i>		X
Tiliaceae	<i>Apeiba tiborbou</i>		
Sterculiaceae	<i>Sterculia sp.</i>	X	
Bombacaceae	<i>Pachira sp.</i>	X	X
Flacourtiaceae	<i>Sp.</i>		X
	<i>Tetrathylacium macropyllum</i>	X	X
	<i>Xylosma sp.</i>	X	
Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	X	
Apocynaceae	<i>Sp.</i>	X	
	<i>Aspidosperma sp.</i>	X	
Rubiaceae	<i>Sp.</i>	X	
	<i>Chimarrhis parvifolia</i>	X	
	<i>Coussarea sp.</i>	X	
	<i>Duroia costaricensis</i>	X	
	<i>Faramea sp.</i>	X	
		X	
Lepidobotryaceae	<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>	X	
Clusiaceae	<i>Marila sp.</i>		X
	<i>Tovomita sp.</i>	X	
Arecaceae	<i>Iriartea deltoides</i>	X	
	<i>Sorocea sp.</i>	X	
	<i>Welfia sp.</i>		X
	<i>Cryosophila sp.</i>		X

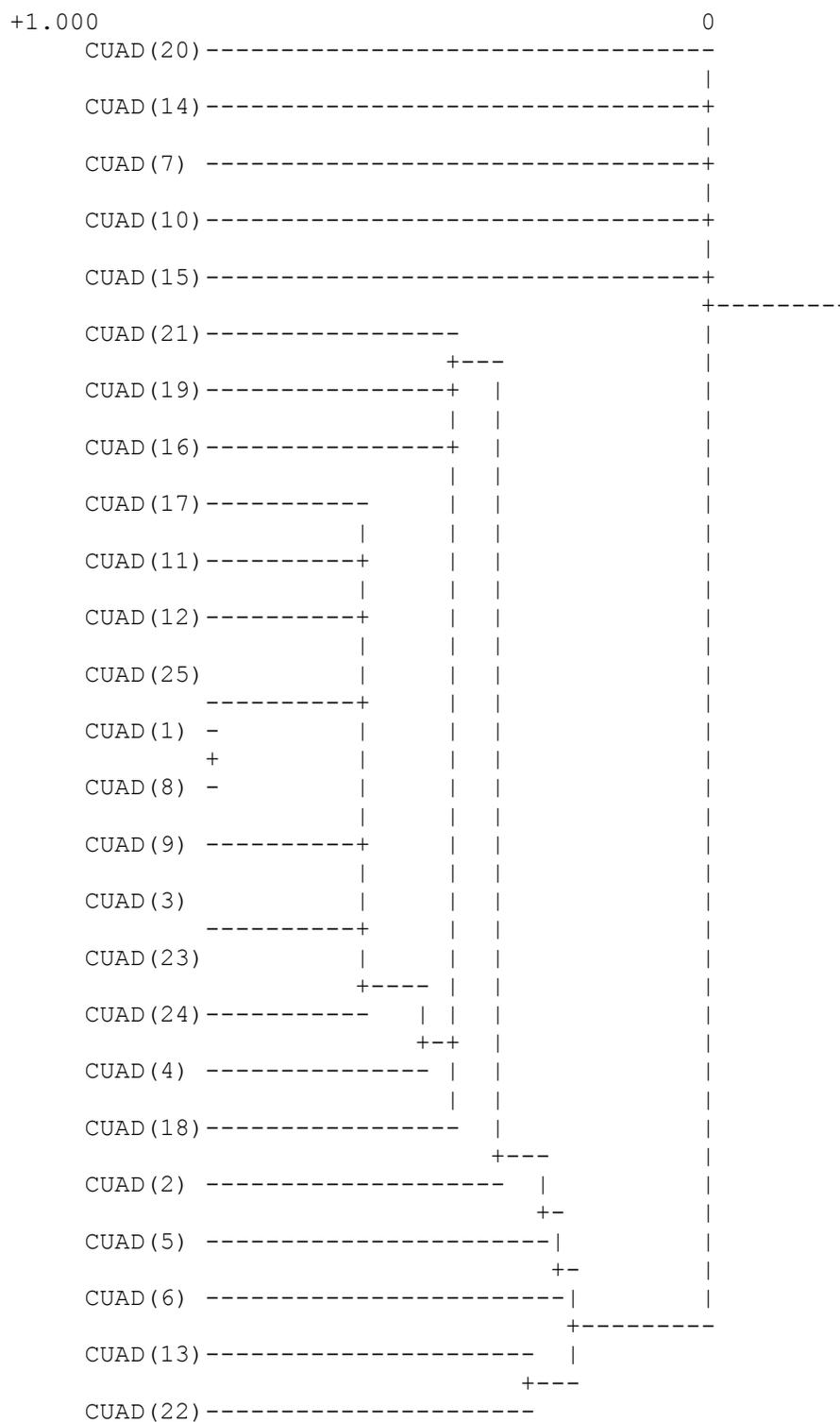


Figura.1. Análisis de conglomerados para las cuadrículas en Fila La Gamba, basado en el Índice de Sorensen y el método de unión simple.

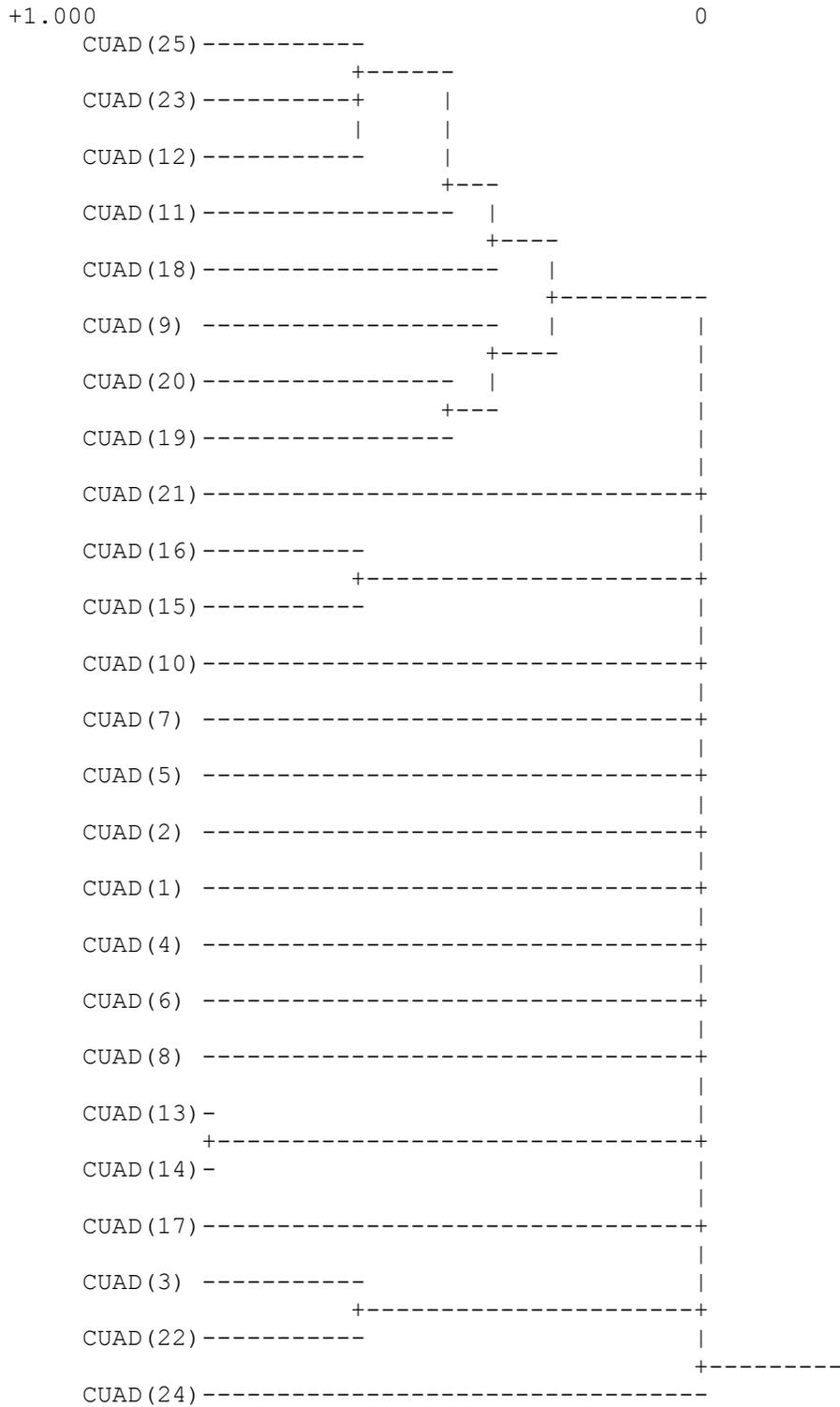


Figura.2. Análisis de conglomerados para las cuadrículas en Fila La Gamba, basado en el Índice de Sorensen y el método de unión simple.

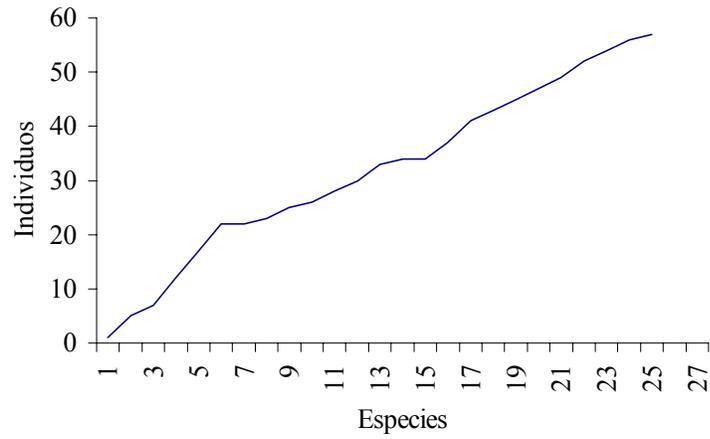


Figura 3. Acumulado de especies para la Fila.

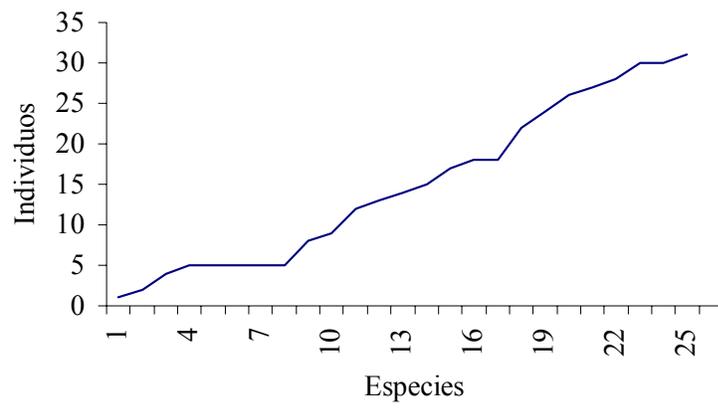


Figura 4. Acumulado de especies para la Quebrada.

Cuadro 2. Matriz para las especies muestreadas en Fila La Gamba. Cada columna es una cuadrícula, 1=presencia y 0= ausencia.

ESPECIES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	sum	
<i>Acacia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Apeiba tibourbou</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Apocynaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Aspidosperma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Castilla elastica</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3
<i>Cecropia</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chimarris parvifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Coussarea</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dendropanax sp</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Duroia costaricensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Famea</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Flacourtiaceae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3
<i>Guarea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hymenaea courbaril</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Inga</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Iriartea deltooides</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	14
Lauraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Licania</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mortoniendron anisophyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pouteria</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Protium</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pterocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Rubiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Rutiliocarpon caracolito</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
<i>Sorocea</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	4
<i>Sterculia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Tovomita</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichospermum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Virola koschnii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Xylosma</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SUMATORIA	1	4	2	5	5	5	0	1	2	1	2	2	3	1	0	3	4	2	2	2	2	3	2	2	1	57	
ACUMULADO	1	5	7	12	17	22	22	23	25	26	28	30	33	34	34	37	41	43	45	47	49	52	54	56	57		

Cuadro 3. Matriz de especies muestreadas en la Quebrada La Gamba. Cada columna es una cuadrícula, 1=presencia y 0=ausencia.

ESPECIES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	sum	
<i>Acacia</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Annonaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Castilla elastica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cecropia</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
<i>Coccoloba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Conostegia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cryosophylla</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Flacurtiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Guarea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Hymenaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Iriartea deltoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Marila</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Meliosma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Miconia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Mortoniendron anysophyllum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ocotea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pachira</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sloanea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tetrathylachium macrophyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Trichillia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Welfia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	4
SUMATORIA	1	1	2	1	0	0	0	0	3	1	3	1	1	1	2	1	0	4	2	2	1	1	2	0	1	31	
ACUMULADO	1	2	4	5	5	5	5	5	8	9	12	13	14	15	17	18	18	22	24	26	27	28	30	30	31		

Relación del tamaño de la comisura del pico de aves frugívoras con el tamaño de fruto y la diversidad de dieta

María Auxiliadora González

Editor: Daniel Barrantes, Coordinadora: Ana Pereira

Una gran variedad de aves tropicales depende total o parcialmente de frutos para compensar sus necesidades alimenticias. Muchos de estos frugívoros son también dispersadores potenciales de plantas. Así mismo, complementando esta diversidad de aves frugívoras existe una diversidad equivalente de frutos para su consumo (Howe y Estabrook, 1977).

Ante esta gran variedad de frutos, varios autores señalan que la capacidad para la repartición del recurso entre aves frugívoras, se da en función de la diversidad de tamaños, texturas, contenidos nutritivos y grados de asequibilidad de los diferentes frutos (Stiles, 1991).

La forma del pico del ave también puede ser un factor determinante en la selección de los frutos. Diferencias en el tamaño del pico entre varias especies de aves reflejan de manera significativa, diferencias en la naturaleza de su alimento (Schoener, 1965).

Cambios microevolutivos en los pinzones de las islas Galápagos parecen indicar que el tamaño del pico está en directa relación con el tamaño del fruto consumido por el ave (aves con picos grandes, pueden consumir frutos grandes, no disponibles para aves de pico menor) (Grant, 1991). De manera semejante, el tamaño de la comisura del pico podría presentar relación directa con la forma y tamaño de los frutos que consume el ave (Wheelwright, 1985; Martin, 1985; Roselli et al, 1985). Por lo tanto, aves con mayor comisura tendrían a su disposición una diversidad de frutos más amplia.

El objetivo de este trabajo es comprobar si existe relación entre el tamaño de la comisura del pico y la diversidad de dieta en aves frugívoras. En este caso se espera que exista una mayor variedad de frutos consumidos con un aumento en el tamaño de la comisura del pico.

MÉTODOS

El estudio se realizó del 21 al 22 de enero de 1999, en un sector del sitio conocido como El Naranjal, en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, provincia de Puntarenas.

En este periodo se realizaron transectos lineales con el fin de capturar muestras de aves de hábitos frugívoros de la zona. Para la captura de las aves se utilizaron 14 redes de niebla, distribuidas en dos sitios de muestreo (en la calle y el sendero hacia La Catarata), ambos en zonas abiertas. Las redes se abrieron desde las 7:30 de la mañana hasta las 11:30 esperando que las aves hubieran comido y así obtener muestras de heces para observar su contenido de semillas.

Las aves fueron capturadas y se dejaron por unos minutos en bolsas de tela para dar tiempo a que defecaran. Luego se pesaron y se les midió el alto, el ancho y la comisura del pico. Posteriormente se marcaron cortándoles un poco las plumas de la cola y se liberaron. No se tomaron en cuenta las especies insectívoras capturadas.

También se realizaron observaciones de aves que estuvieran alimentándose de frutos cercanos y se recolectaron muestras de los frutos disponibles en los alrededores.

A los frutos recolectados se les midió el ancho y se estimó un promedio de tamaño para cada especie. En los casos que fue posible se comparó las semillas presentes en las heces de las aves con las de los frutos recogidos en el campo y se determinó que planta se estaba alimentando el ave.

Se realizó una correlación de Pearson para observar la relación entre el tamaño de la comisura y el número de especies de frutos de los que se alimenta. También se realizó una prueba de chi-cuadrado para determinar si existen diferencias en los tipos de frutos consumidos, según diferentes categorías del tamaño de comisura. Además se realizó una correlación entre el tamaño estimado del fruto de cada especie de planta con el promedio de las comisuras de las aves que las frecuentan y pruebas de chi-cuadrado para determinar diferencias entre los tamaños de frutos y comisuras promedio de las aves asociadas a cada especie de planta.

RESULTADOS

No se encontró una correlación significativa entre el tamaño de la comisura y la variedad de frutos consumidos por cada especie de ave ($r=0.282$, $n=10$, $p=0.431$), esto quizá porque el número de frutos aumentó en relación con el número de individuos capturados para cada especie ($r=0.886$, $n=10$, $p=0.01$), es decir, que en la especie que se capturó más

individuos (*R. Costarricensis*) también se encontró mayor tipo de frutos consumidos; lo cual indica que el tamaño de la muestra pudo haber afectado el resultado esperado (cuadro 1).

Cuadro 1: Promedio de la comisura y tipos de frutos consumidos por algunas aves en El Naranjal

Espece de ave	Comisura del ave (mm)	ST (mm)	Tipos de frutos seleccionados	# de individuos de aves
<i>Manacus aurantiacus</i>	11.75	0	2	1
<i>Mionectes oleagineus</i>	10.88	0.2	2	4
<i>Pachyramphus polichopterus</i>	12.85	0	0	1
<i>Pipra coronata</i>	9.85	0.49	1	2
<i>Pipra mentalis</i>	12.14	1.75	2	4
<i>Ramphocelus costaricensis</i>	12.21	0.63	6	11
<i>Tangara larvata</i>	9.65	0.49	0	2
<i>Thraupis episcopus</i>	11.6	0	2	1
<i>Turdus grayi</i>	14.83	0	1	1
<i>Vireo philadelphicus</i>	8.15	0	0	1

El número de tipos de frutos consumidos fue similar para cada una de las categorías de tamaño de comisura ($X^2=5.667$, $gl=3$, $p=0.129$). Aves de comisuras de 8 mm e igualmente los de >14 mm de ancho consumieron un solo tipo de fruto. Es decir, que no se encontró una relación de mayor número de especies de frutos consumidos en aves de mayor tamaño de comisura, como se esperaba (cuadro 2).

Cuadro 2: Diversidad de frutos escogidos por categorías de tamaños de comisuras

CATEGORIAS DE COMISURA (mm)	SP DE AVES	SP DE FRUTOS
8.0-10.0	3	1
10.1-12.0	3	5
12.1-14.0	3	8
>14	1	1

Tampoco se encontró correlación entre el tamaño del fruto para cada especie de planta y el tamaño promedio de comisuras de las aves que se alimentaban de ellas ($r = -0.392$, $n=9$, $p=0.348$), ya que, no se encontró diferencias entre los tamaños promedio de comisuras de las aves que llegan a cada una de las plantas ($X^2=6$, $gl=9$, $p=0.99$), aunque si se encontró diferencias entre los tamaños promedio de frutos de cada planta ($X^2=20.3$, $gl=9$, $p=0.016$) (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

Los datos analizados no indican relación entre el tamaño de la comisura y el fruto consumido. Tampoco se observó una mayor diversidad de frutos consumidos en aves de comisuras mayores. Por lo tanto no puede asegurarse que exista tal relación.

Los resultados obtenidos quizá puedan explicarse basándose en los pocos datos recolectados. Aunque se trabajó con 10 especies de aves el número de individuos de cada una fue muy pequeño (para casi todas las especies tan sólo un individuo); sumado al hecho de que no se logró trabajar con todos los frutos que estaban consumiendo las aves ya que algunas muestras de semillas en las heces no lograron ser identificadas.

Cabe señalar que estudios similares llevados a cabo por otros investigadores si parecen indicar la existencia de tal relación. Rosselli y otros (1985), encontraron relación significativa entre tamaño de abertura de la boca y tamaño del fruto en una localidad de La Georgina (Cerro de la Muerte).

Cuadro 3: Tamaño de frutos (ancho) y comisuras de aves que los consumen en el Naranjal.

Especie	Ancho promedio(cm) del fruto	Desviación ST (cm)	Promedio de comisuras (mm)
Solanaceae 2	2.05	0.13	11.68
Ficus 2	1.04	0.07	12.14
Miconia sp	1.02	0.14	11.03
Melastomataceae	0.81	0.10	12.82
Ficus 1	0.79	0.07	12.21
Solanaceae 1	0.77	0.06	12.14
SP	0.66	0.06	12.21
Rubiaceae	0.60	0.05	11.75
Verbenaceae	0.35	0.04	12.21

Wheelwright (1985), en un amplio análisis de 5 años y 70 especies de aves, concluyó que aves con comisuras anchas consumen frutos de mayor tamaño que aves de comisura menor. Sin embargo, los frutos pequeños no se correlacionan con comisuras pequeñas necesariamente, si no que aves de comisuras grandes también se alimentan de frutos diminutos. Además, encontró que la dieta de ciertas aves de comisura grande favorece a frutos de tamaños intermedios. Finalmente concluyó que el tamaño de la comisura tiene limitaciones sobre la dispersión de semillas: plantas con frutos grandes atraerán pocas especies de aves que dispersen todos sus frutos. Más aún, especies de aves con mayor comisura, especializados para frutos de mayor tamaño, caen dentro de categorías de aves más generalistas, limitando más la dispersión de árboles con semillas grandes.

También Martin (1985), estudiando aves migratorias, observó que estas utilizan los árboles frutales, influenciadas por el tamaño del fruto relacionado con el tamaño de la comisura.

Es importante mencionar también que los resultados obtenidos podrían estar afectados por otra serie de circunstancias no contempladas en el análisis. Una de ellas puede ser la selección del fruto basado en su dureza, por aves de pico más duro (Davidar, 1987). Además, la época en que se lleva a cabo el estudio, que podría estar relacionada con la abundancia de insectos (Martin, 1985) la cual puede alterar las preferencias alimenticias demostradas. O con el tiempo de cría, pues podrían estar escogiendo diferente alimentación tanto para padres como para juveniles (Moston, 1973).

El tiempo de fructificación de las especies frecuentadas por las aves puede estar influyendo en la disponibilidad y variabilidad de los frutos (Howe and Estabrook, 1977). Además, la disponibilidad del fruto bajo ciertas condiciones como la accesibilidad en las ramas, el peso del fruto, la morfología del ave, entre otras situaciones que van en función de costos y beneficios para el ave, puede estar influyendo en la selección del fruto (Levey, et al, 1994; Howe et al, 1981).

Finalmente, dado que el tamaño de muestra utilizada influyó en los resultados obtenidos, para posteriores investigaciones sería recomendable aumentar el tiempo de muestreo con el fin de coleccionar una mayor cantidad de individuos (aves y tipos de frutos); así como para observar posibles variaciones temporales en los patrones de forrajeo.

BIBLIOGRAFÍA

- Davidar, P. 1987. Fruit structure in Two Neotropical Mistletoes and its Consequences for Fruit Dispersal. *Biotropica*. 19(2): 137-139.
- Grand, P.R. 1991. La Selección Natural y los Pinzones de Darwin. *Investigación y Ciencia*. Oct. 60-65.

- Howe, H.F. y Estabrook, G.F. 1977. On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111: 817-831.
- Howe, H.F. y Vande. A. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology*. 62(4): 1093-1106.
- Levey, D.J., Moermond, T. C. y Denslow, J. S. 1994. Frugivory: an overview. En *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Mc Dakc, L.A. et al (Ed). The University of Chicago press. Pp: 282-294.
- Martin, T. E. 1985. Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: an effect of fruit size and plant density? *Journal of Tropical Ecology*. 1:157-170.
- Morton, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in Tropical birds. *The Am. Natur.* 107: 8-22.
- Roselli, L. Roda, J. y Suarez, L. 1985. Relación entre el tamaño de los frutos y la apertura de la boca de las aves que habitan en los alrededores de la Georgina. *Curso Ecología de Poblaciones. OET. San José. Costa Rica*. Pp: 81-87.
- Schoener, T.W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*. 19: 189-213.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*. 66(3): 808-818.
- Stiles, F.G. 1991. Aves. En *Historia Natural de Costa Rica*. Janzen, D.H. (Ed). University of Chicago Press. Pp: 515- 629.

¿Protegen las hormigas *Azteca* (Formicidae: Dolichoderinae) del ataque de herbívoros a los árboles de mangle en que anidan?

Ximena Miranda

Editora: Yahaira Rojas, Coordinador: Paul Hanson

Azteca es un género neotropical de hormigas arborícolas, con por lo menos 25 especies en Costa Rica. Es muy común en zonas bajas (menos de 500 msnm), y se caracteriza por anidar en tallos huecos e irregularidades de troncos de árboles vivos o muertos (Longino y Hanson, 1995). En algunos casos, como el de las especies que viven en *Cecropia*, las *Azteca* protegen al árbol en que viven de herbívoros y plantas trepadoras. Los cuerpos mullerianos de este árbol, junto con la miel producida por algunos homópteros cuidados por las mismas hormigas, probablemente proveen la dieta completa de las *Azteca* (Hölldober y Wilson, 1990).

En especies de plantas protegidas por estas hormigas las poblaciones de herbívoros disminuyen, y las poblaciones de homópteros productores de miel aumentan aunque estos se alimenten de la planta, pero no en todos los casos es tan estrecha la relación hormiga-planta. Además de *Cecropia*, en Costa Rica las *Azteca* están asociadas a plantas como *Pithecellobium saman*, *Triplaris americana*, *Cocoloba caracasana*, *Terminalia lucida*, y *Cordia alliodora* (Carroll, 1991).

Las *Azteca* son muy abundantes en los manglares, y aparentemente es una sola especie la que domina este hábitat (Longino, com. pers.). Collins (1977) reporta la asociación de *Azteca* y algunas especies de manglar en Rincón, Península de Osa; enfatiza la relación de las hormigas con *Pelliciera rhizophorae*. Flores (1998) realizó un estudio en Golfito, Puntarenas, sobre las *Azteca* en cuatro especies de mangle. Sin embargo todavía se conoce poco sobre muchos aspectos de su comportamiento y la relación que tienen las hormigas con los árboles de mangle en que anidan.

El objetivo de este trabajo es determinar si las *Azteca* protegen del ataque de herbívoros a algunas especies de manglar de la Costa Pacífico Sur de Costa Rica. Los objetivos específicos del estudio son determinar si la presencia de hormigas en *Rhizophora racemosa* y en *Avicenia germinans* tiene algún efecto sobre la herbivoría de estos árboles, y determinar si en *Laguncularia racemosa* se da un aumento en la cantidad de psílicos productores de miel (Homoptera). Hasta el momento la fauna entomológica de los manglares es poco conocida (Jiménez, com. pers.); este proyecto también tiene como objetivo contribuir al conocimiento de los insectos del manglar.

MÉTODOS

El trabajo se realizó durante los días 10, 11 y 12 de enero de 1999. Los sitios de estudio fueron dos zonas de manglar localizadas en Golfito, Puntarenas. Una zona es conocida como La Purruja; en esta la especie de mangle más común es *Rhizophora racemosa*. La otra zona se localiza al costado del Depósito Libre de Golfito.

El 10 de enero se trabajó con *Rhizophora racemosa* en el manglar de La Purruja. Prácticamente todos los árboles en este manglar estaban colonizados por hormigas *Azteca*. Por lo tanto el procedimiento de selección de los árboles fue buscar primero un árbol que no tuviera hormigas, medirle a este el diámetro a la altura del pecho (D.A.P), y luego buscar un árbol de características parecidas que sí estuviera colonizado por hormigas. Para confirmar que las hormigas presentes en el árbol fueran del género *Azteca* se utilizó, en el campo, el olor característico de estas, y además se colectaron hormigas de cada árbol para identificarlas en el laboratorio con un estereoscopio. Se seleccionaron cinco árboles con hormigas y cinco árboles sin hormigas, y de cada árbol se cortó una rama de la cual se tomaron 50 hojas al azar para medir en ellas el daño causado por herbívoros.

El 11 de enero se trabajó en el mismo sitio con *Avicenia germinans*. Se siguió el procedimiento utilizado para *Rhizophora racemosa*; esta vez después de cortar una rama de cada árbol seleccionado se tomaron 25 hojas al azar. También a estas se les midió en el laboratorio el daño causado por herbívoros.

Se tomaron en cuenta tres tipos de herbivoría según la forma en que el insecto provocó el daño en la hoja: masticador, raspador y minador. Para medir el área removida por masticadores y raspadores se colocó cada hoja sobre papel cuadriculado (5 x 5 mm), y se contó el número de cuadritos en los que quedaba por lo menos la mitad dentro del área removida de la hoja. Para cuantificar el daño causado por minadores se contó el número de minas encontradas en cada hoja, descartando las minas de menos de 0,5 cm². Con esta información se sacó un promedio de área removida por hoja y de número de minas por hoja para cada árbol. Luego se comparó el daño por hoja promedio de los árboles con hormigas y árboles sin hormigas para cada especie de mangle. También se hizo una comparación entre *Avicenia germinans* y *Rhizophora racemosa*; se comparó el daño en árboles con hormigas entre las dos especies, y el daño en árboles sin hormigas entre las dos especies.

Debido a que no se contaba con el tiempo necesario para medir el área total de cada hoja a la cual se le medía la herbivoría, se tomaron 20 hojas al azar de cada especie para medir el área total de estas. Luego se calculó con estos datos el área foliar promedio de cada especie de mangle.

Para determinar si las hormigas *Azteca* en efecto atacan herbívoros presentes en el mangle que habitan, el 12 de enero se tomaron las hojas de *Avicenia* colectadas el día anterior, y se cuantificó el porcentaje de éxito del minador encontrado. Esto se determina observando la forma de la abertura que tiene la mina cuando el adulto del lepidóptero minador emerge con éxito deja una abertura semicircular, mientras que cuando la larva es atacada por hormigas u otros enemigos, la abertura es irregular. No se tomaron en cuenta las hojas muy viejas porque en estas es más probable encontrar minas dañadas por el viento y otros factores que no permiten determinar si el minador tuvo éxito.

Para determinar si las hormigas *Azteca* aumentan la población de psílidos (Homoptera) en *Laguncularia racemosa*, se tomaron 6 árboles con hormigas y 4 sin hormigas en el manglar que se encuentra al costado del Depósito Libre. En cada árbol se revisó el meristema apical para observar la presencia o ausencia de psílidos. Para no provocar un impacto muy fuerte en la población de *Laguncularia racemosa*, no se cortaron los meristemas y las observaciones se realizaron en el campo. Luego se comparó el porcentaje de éxito del minador en *A. germinans* y el porcentaje de presencia de homópteros en los ápices de *Laguncularia racemosa* entre árboles con hormigas *Azteca* y árboles sin estas.

Las pruebas estadísticas utilizadas fueron T de Student, y en los casos que la naturaleza de los datos lo requería se utilizó una prueba no paramétrica equivalente.

RESULTADOS

En *Rhizophora racemosa* se trabajó con árboles de 10-25 cm DAP. El promedio (\pm desviación estándar) de área foliar fue de 82.11 ± 17.09 cm² en nueve de los árboles; uno tenía hojas notablemente más pequeñas, por lo que se sacó para este un promedio por separado: 39.83 ± 8.97 cm². Todo el daño que se encontró en las hojas fue causado por masticadores (cuadro I). Uno de los herbívoros que provocan el tipo de daño clasificado como "masticador" es *Aratus pisonii*, un cangrejo herbívoro bastante abundante en el manglar (Jiménez 1994). En esta especie de mangle los insectos masticadores provocan un daño similar en los árboles colonizados por hormigas *Azteca* y los no colonizados por estas ($t=1.44$, g.l.=8, $p=0.189$).

En *Avicenia germinans* se obtuvo un promedio de área foliar de 68.78 cm², y se encontró herbivoría provocada por masticadores, raspadores, y minadores (cuadro I). Aparentemente las minas pertenecen a una sola especie de lepidóptero, posiblemente de la familia Gracillariidae. El raspador más común es un lepidóptero de la familia Pyralidae (ident. por E. Phillips). En esta especie de mangle el daño causado por masticadores es similar en los árboles que están colonizados por hormigas *Azteca* y en los árboles no colonizados por éstas ($t=1.56$, g.l.=8, $p=0.158$); lo mismo sucede con el daño provocado por minadores ($t=-1.11$, g.l.=8, $p=0.322$) y con el causado por raspadores ($t=0.02$, g.l.=8, $p=0.984$).

El promedio del daño provocado por los masticadores era mayor en *R. racemosa* que en *A. germinans* en árboles con hormigas ($t=3.32$, g.l.=8, $p=0.011$), pero en árboles sin hormigas el daño es similar ($t=2.17$, g.l.=8, $p=0.062$; cuadro I).

En *A. germinans* el éxito del minador encontrado fue, en promedio, de $45 \pm 0.1\%$ en árboles colonizados por *Azteca*. Este fue similar en árboles sin hormigas, con un promedio de $51 \pm 0.3\%$ de éxito, por lo tanto el éxito del minador no se ve afectado por la presencia de hormigas *Azteca* ($U_{\min}=13.50$, $n_1=5$, $n_2=5$, $p=0.834$).

En *Laguncularia* se trabajó con árboles de 10-40 cm. DAP. El porcentaje de presencia del psílido *Limbopsylla lagunculariae* (ident. por D. Hollis) en los ápices revisados fue de $46.7 \pm 27.1\%$ en árboles con hormigas y $35.0 \pm 10.8\%$ en árboles sin hormigas. Este porcentaje no se ve afectado por la presencia de hormigas *Azteca* ($U_{\min}=14.50$, $n_1=6$, $n_2=4$, $p=0.593$).

DISCUSIÓN

En *Rhizophora racemosa*, el hecho de que la herbivoría sea similar en los árboles colonizados por hormigas y los no colonizados por hormigas hace pensar que las *Azteca* en este caso no están protegiendo al árbol de herbívoros. Aparentemente mucho del daño fue provocado por *Aratus pisonii*, una especie de cangrejo que se encontró en forma abundante. Este cangrejo es un omnívoro que se alimenta principalmente de hojas de manglar; un solo cangrejo adulto puede consumir 35.5 cm² de las hojas por mes (Jiménez, 1994). Probablemente, aunque las *Azteca* atacaran los herbívoros que se alimentan en el manglar estas no tendrían efecto sobre *A. pisonii* por la diferencia de tamaños y la velocidad del cangrejo.

Al observar el promedio del área removida por hoja para los árboles de *Rhizophora* con y sin *Azteca*, es visible una tendencia, aunque no significativa, hacia una mayor herbivoría en árboles con hormigas, que sería inverso a lo esperado en este trabajo. Esta alta herbivoría en *Rhizophora* con hormigas hace que al compararla con el daño provocado en los *Avicenia*

colonizados por *Azteca*, haya más daño en *Rhizophora*. *Aratus pisonii*, además de hojas de manglar se alimenta de artrópodos arbóreos de manglar e insectos (Díaz y Conde, 1988), por lo que el cangrejo podría ser incluso un depredador de las hormigas. No se tiene evidencia de que el cangrejo se esté alimentando de las *Azteca*, pero si lo hiciera sería posible encontrar más herbivoría en los árboles colonizados por las hormigas. Sin embargo la varianza en el área removida en esta especie es bastante alta (cuadro I), y estos resultados también podrían ser consecuencia de una muestra poco representativa de la población.

En *Avicenia germinans* se tiene más evidencia que en *Rhizophora racemosa* de que la similitud en la herbivoría que se da en árboles colonizados y no colonizados por hormigas se debe a que las *Azteca* no están protegiendo al árbol de herbívoros, ya que en esta especie de mangle fue posible comparar varios tipos de daño. Las hormigas son, en teoría, capaces de atacar larvas de cuerpo suave como los lepidópteros raspadores y minadores de *Avicenia*; en el estudio realizado por Collins et. al. (1977) en *Pelliciera rhizophorae* se reporta que las *Azteca* atacan y desmiembran orugas colocadas en las ramas. Por lo tanto el hecho de que el daño provocado por masticadores, raspadores y minadores sea similar en árboles de *Avicenia* colonizados y no colonizados por hormigas, nos indica con más confiabilidad que en efecto las *Azteca* no están protegiendo a este mangle de herbívoros.

El hecho de que el éxito del minador en *Avicenia* no se vea afectado por la presencia de hormigas se suma a la evidencia que nos indica que las *Azteca* no están atacando los herbívoros. En especies como *Rhizophora racemosa* y *Avicenia germinans*, los árboles no presentan nectarios extraflorales y no dan directamente un recurso alimenticio para las hormigas, como los cuerpos mullerianos que se encuentran en otras plantas que sí tienen una relación más estrecha con las hormigas (Hölldober y Wilson, 1990). Esta podría ser la causa de que no se haya desarrollado un comportamiento agresivo hacia insectos que dañan la planta.

La igual proporción de *Limbopsylla lagunculariae* (Psilloidea) en árboles de *Laguncularia racemosa* con y sin *Azteca* podría deberse a que las hormigas estén aprovechando otros recursos alimenticios y no tengan una necesidad tan alta de criar homópteros para aprovechar los azúcares que estos secretan. Sin embargo, se observaron hormigas *Azteca* cuidando homópteros de la familia Coccidae, lo que indica que sí están aprovechando el recurso proporcionado por los homópteros secretores de miel. Cabe la posibilidad de que los resultados no sean muy válidos por haber realizado las observaciones buscado insectos tan pequeños como este psílido sin la ayuda de una lupa.

En este estudio se concluye que las *Azteca* no protegen a *Rhizophora racemosa* y *Avicenia germinans* de herbívoros; simplemente están aprovechando el árbol como substrato para construir el nido. El cangrejo *Aratus pisonii* como herbívoro y posible depredador de insectos en manglares hace interesante dar seguimiento a los estudios con esta especie. En *Laguncularia racemosa* aparentemente las *Azteca* no aumentan la población de *Limbopsylla lagunculariae* (Psilloidea), pero para determinarlo con mayor certeza se recomienda utilizar lupas en futuros proyectos.

BIBLIOGRAFÍA

- Carroll, C.R. 1991. *Azteca* (Hormiga Azteca, Azteca Ants, Cecropia Ants). En: Janzen, D. Historia Natural de Costa Rica. Editorial U.C.R. 822 pp.
- Collins, J.P. C. Berkelhamer, y M. Mesler, 1977. Notes on the mangrove *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. (Theaceae). *Brenesia* 10/11: 17-29.
- Díaz, H. y J.E. Conde, 1988. On the Food Sources for the Mangrove Tree Crab *Aratus pisonii* (Brachyura: Grapsidae). *Biotropica* 20(4):348-350.
- Flores, C. 1998. Hormigas del género *Azteca* (Formicidae: Dolichoderinae) en el manglar. En: Stoner, K., D. Briceño y J. Lobo. Libro del III Curso de Biología de Campo, Universidad de Costa Rica; mimeografiado.
- Hölldober, B. y Wilson E.O. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 pp.
- Jiménez, J.A. 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. Editorial Fundación UNA, Heredia, Costa Rica. 336 pp.
- Longino, J. y P.E. Hanson. 1995. *The Ants*. En: Hanson, P.E. y Gauld, I.D. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press. 893 pp.

Cuadro I. Promedio (\pm desviación estándar) del área dañada por hoja por árbol (cm^2) y del número de minas por hoja (minas/h) en árboles de *Rhizophora racemosa* y *Avicenia germinans* colonizados y no colonizados por *Azteca*.

Especie de mangle	Con <i>Azteca</i>	Sin <i>Azteca</i>
<i>Rhizophora racemosa</i> Masticadores	$6.2 \pm 3.7 \text{ cm}^2$	$3.4 \pm 2.1 \text{ cm}^2$
<i>Avicenia germinans</i> Masticadores	$0.5 \pm 0.8 \text{ cm}^2$	$1.2 \pm 0.8 \text{ cm}^2$
Raspadores	$1.2 \pm 0.4 \text{ cm}^2$	$1.2 \pm 0.8 \text{ cm}^2$
Minadores	$0.5 \pm 0.7 \text{ minas/h}$	$0.2 \pm 0.1 \text{ minas/h}$

Apéndice 1. Promedio del área dañada por hoja por árbol (cm^2) y de minas por hoja por árbol para *Avicenia germinans* y *Rhizophora racemosa*.

Especie	Arbol	Con (C) o sin (S) Hormigas	Tipo de Herbívoro	Area dañada/hoja (cm^2) o minas/ hoja
<i>Avicenia</i>	1	S	Masticador	0,36
<i>Avicenia</i>	2	S	Masticador	1,11
<i>Avicenia</i>	3	S	Masticador	2,08
<i>Avicenia</i>	4	S	Masticador	1,97
<i>Avicenia</i>	5	S	Masticador	0,67
<i>Avicenia</i>	6	C	Masticador	0,16
<i>Avicenia</i>	7	C	Masticador	0,17
<i>Avicenia</i>	8	C	Masticador	1,88
<i>Avicenia</i>	9	C	Masticador	0,04
<i>Avicenia</i>	10	C	Masticador	0,10
<i>Avicenia</i>	1	S	Minador	0,20
<i>Avicenia</i>	2	S	Minador	0,04
<i>Avicenia</i>	3	S	Minador	0,24
<i>Avicenia</i>	4	S	Minador	0,24
<i>Avicenia</i>	5	S	Minador	0,16
<i>Avicenia</i>	6	C	Minador	0,12
<i>Avicenia</i>	7	C	Minador	1,48
<i>Avicenia</i>	8	C	Minador	0,00
<i>Avicenia</i>	9	C	Minador	0,84
<i>Avicenia</i>	10	C	Minador	0,00
<i>Avicenia</i>	1	S	Raspador	0,32
<i>Avicenia</i>	2	S	Raspador	1,11

Apéndice 1. (Continuación)

Especie	Arbol	Con (C) o sin (S) Hormigas	Tipo de Herbívoro	Area dañada/hoja (cm²) o minas/ hoja
<i>Avicenia</i>	3	S	Raspador	2,08
<i>Avicenia</i>	4	S	Raspador	1,97
<i>Avicenia</i>	5	S	Raspador	0,67
<i>Avicenia</i>	6	C	Raspador	0,61
<i>Avicenia</i>	7	C	Raspador	1,25
<i>Avicenia</i>	8	C	Raspador	1,57
<i>Avicenia</i>	9	C	Raspador	1,26
<i>Avicenia</i>	10	C	Raspador	1,42
<i>Rhizophora</i>	1	S	Masticador	1,07
<i>Rhizophora</i>	2	S	Masticador	6,44
<i>Rhizophora</i>	3	S	Masticador	4,32
<i>Rhizophora</i>	4	S	Masticador	3,08
<i>Rhizophora</i>	5	S	Masticador	2,09
<i>Rhizophora</i>	6	C	Masticador	11,14
<i>Rhizophora</i>	7	C	Masticador	2,96
<i>Rhizophora</i>	8	C	Masticador	7,79
<i>Rhizophora</i>	9	C	Masticador	6,91
<i>Rhizophora</i>	10	C	Masticador	1,93

Apéndice 2. Porcentaje de éxito del minador por árbol en *Avicenia germinans* colonizados y no colonizados por *Azteca*.

Con <i>Azteca</i>	Sin <i>Azteca</i>
33%	17%
40%	25%
43%	50%
50%	75%
57%	89%

Apéndice 3. Porcentaje de presencia de *Limbopsylla lagunculariae* (Psilloidea) por árbol en *Laguncularia racemosa* colonizados y no colonizados por *Azteca*.

Con <i>Azteca</i>	Sin <i>Azteca</i>
10%	20%
30%	35%
35%	40%
50%	45%
75%	
80%	

Efecto de la alteración humana y el sustrato en la distribución y abundancia de macroinvertebrados acuáticos en tres quebradas

Floria Mora

Editora: María Auxiliadora González, Coordinadora: Monika Springer

Aunque menos del 3% de todas las especies de insectos tiene estadios acuáticos, en algunos ambientes de agua dulce los insectos pueden representar más del 95% del total de individuos o especies de macroinvertebrados (Ward, 1992). Estos organismos han desarrollado diversas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les han permitido su presencia en gran cantidad de hábitats.

Los patrones de distribución resultantes de la selección de hábitat por una especie de insectos acuáticos reflejan el traslape óptimo entre las condiciones físicas del ambiente que componen el hábitat y las adaptaciones que esta especie posee (Merritt y Cummins, 1984). Otro factor importante en la distribución de estos insectos es la disponibilidad de alimento que generalmente se encuentra distribuido en forma agrupada.

Según Vison y Hawkins (1998), la riqueza y composición de taxa varía dentro de diferencias específicas en la estructura de un hábitat. Otros factores determinantes en la composición y distribución de macroinvertebrados es el balance hídrico y de iones con el medio, temperatura, pH e intensidad de luz (Merritt y Cummins, 1984).

Los ecosistemas acuáticos son los que más han sufrido los impactos causados por la actividad humana en las últimas décadas (Roldán, 1988). Tanto las comunidades biológicas de los ríos como la composición y distribución del sustrato están influenciadas por la contaminación orgánica a la que se encuentran expuestas.

El objetivo principal de este trabajo es determinar la distribución de macroinvertebrados según sustrato en tres quebradas con diferente intervención del hombre y el efecto de la contaminación urbana en estas.

MÉTODOS

El estudio se realizó durante los días 14, 15, y 16 de enero en tres quebradas con diferentes condiciones. La Quebrada Gamba se ubica en un bosque primario. La Quebrada Cañaza presenta una mayor intervención antropogénica y La Purruja cuya quebrada está rodeada de viviendas y sus aguas contaminadas de sedimentos orgánicos.

Cada día se trabajó en una quebrada diferente, en la que se efectuaron ocho réplicas, tanto en piedra como en hojarasca. El tiempo de muestreo fue de 20 minutos en cada sustrato y para minimizar el sesgo de muestreo se alternaron las personas con cada réplica.

Para tomar la muestra en cada sustrato se hizo colecta directa. En el caso de piedras, estas se levantaron y se utilizó un tamiz contracorriente para evitar pérdidas en el muestreo. También se tomó hojarasca y se colocó en una bandeja blanca con agua para así coleccionar todos los individuos.

Se tomaron datos de temperatura, pH, conductividad para medir sales e iones libres en el agua y se realizó una descripción general del sitio. Para esta última las variables utilizadas fueron: color y olor del agua, incidencia de luz y presencia de algas y musgos (Cuadro 1).

Los individuos fueron fijados en alcohol de 70% y clasificados en su mayoría hasta nivel de género con ayuda de claves y un estereoscopio (Springer en preparación). Los insectos colectados se depositarán en la colección de insectos acuáticos del Museo de Zoología de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Se realizó un análisis de grupos de unión simple basado en el índice de Similitud de Morisita entre réplicas y sitios. Se determinó la diversidad de cada sitio usando el índice de Shannon en base 2 y se obtuvieron pseudovalores de diversidad para cada sitio con Jackknife (Krebs, 1989) con los que se efectuó un análisis de varianza de dos vías según sitio y sustrato para comparar diversidad, número de taxa y abundancia. También se obtuvieron los promedios de estos pseudovalores (Krebs, 1989) según sitio y sustrato.

RESULTADOS

Se encontró un total de 50 géneros de insectos distribuidos en 9 órdenes, 34 familias, un grupo de tricládidos y dos grupos de decápodos (Cuadro 2).

En la Gamba se obtuvieron 779 individuos distribuidos en 7 órdenes, 28 familias y 44 géneros siendo la quebrada con mayor número de géneros (Cuadro 3). Los órdenes más abundantes fueron Ephemeroptera, Diptera y Coleoptera. Los

géneros con mayor cantidad de individuos fueron los efemerópteros *Thraulodes*, *Leptohyphes* y el díptero *Simulium* (Cuadro 2).

En la Cañaza se encontraron 576 individuos pertenecientes a 9 órdenes, 26 familias y 36 géneros (Cuadro 3). Los órdenes más comunes fueron Coleoptera, Trichoptera y Ephemeroptera siendo este último el que presentó un mayor número de individuos pertenecientes a *Thraulodes* y *Leptohyphes* (Cuadro 2).

Para La Purruja se encontró un total de 1181 individuos siendo la quebrada con mayor número de individuos distribuidos en 34 géneros y 24 familias pertenecientes a 8 órdenes (Cuadro 3). Los órdenes con mayor abundancia fueron Ephemeroptera, Lepidoptera y Diptera. Los géneros con mayor número de individuos fueron *Simulium*, el lepidóptero *Petrophila* y los efemerópteros *Camelobaetidius* y *Baetodes* (Cuadro 2).

Según substrato, se observa una mayor cantidad de individuos en hojarasca que en piedra en las tres quebradas estudiadas. Para cada una de estas, más del 60% del total de insectos acuáticos se encontró en hojarasca ($X^2=30.22$, g.l.=2, $P=0.00$).

La diversidad no difiere entre los sitios ($F=1.27$, g.l.=2/44, $P=0.29$, Cuadro 3), pero es mayor en piedras que en hojarasca ($F=61.24$, g.l.=1/44, $P=0.00$). En el caso de número de taxa no hubo diferencias significativas según sitio ($F=2.32$, g.l.=2/44, $P=0.110$, Cuadro 3) ni en el substrato ($F=1.93$, g.l.=1/44, $P=0.172$). El número de individuos difiere entre las quebradas ($F=8.50$, g.l.=2/44, $P=0.00$, Cuadro 3) y es mayor en hojarasca que en piedra ($F=17.25$, g.l.=1/44, $P=0.00$).

No se observaron diferencias grandes entre los promedios según diversidad y número de taxa pero sí en abundancia según sitio (Cuadro 4). Hay una mayor abundancia promedio de individuos en hojas que en piedras en las tres quebradas. También hay un mayor número de individuos en promedio en La Purruja respecto a las otras dos quebradas (Cuadro 4).

Hay una mayor similitud según el uso de substrato que según quebradas en el caso de La Cañaza y La Gamba. La Purruja presenta la menor similitud en ambos substratos y respecto a las otras dos quebradas (Fig. 1.).

DISCUSIÓN

En las tres quebradas estudiadas el grupo más abundante y representativo fue Ephemeroptera. Estos organismos en su mayoría son filtradores y se alimentan de algas y materia orgánica (Roldán, 1988). Tanto los dípteros *Simulium* como tricópteros también presentaron gran número de individuos, siendo estos también en su mayoría filtradores.

Tal dominancia se podría relacionar con la disponibilidad de alimento más que a cierto substrato. Según Ward (1992), muy pocos insectos acuáticos se encuentran restringidos a un substrato específico. La asociación cercana de una especie particular con un substrato dado podría reflejar preferencias y necesidades alimenticias, respiratorias y de refugio en lugar de indicar afinidad a este recurso en particular.

Los sistemas lóticos son predominantemente heterotróficos y una fuente principal de energía es el detritus (Smith, 1986). Mucha de esta materia orgánica proviene de hojas que al caer al agua se acumulan y quedan expuestas a degradación y son una fuente principal de alimento para muchos macroinvertebrados acuáticos (Short y Maslin, 1977).

De esta forma, la distribución y diversidad de ciertos insectos acuáticos se encuentran muy relacionadas con la vegetación terrestre circundante (Cummins et al., 1973), lo que concuerda con la predominancia en el número de individuos en hojarasca en las tres quebradas. Este substrato presenta posibilidad de alimento y al encontrarse en acumulaciones tiene una menor probabilidad de ser dispersadas por factores por lluvia o un aumento en la corriente (Springer, com. pers.) El número de taxa encontrado fue mayor en La Gamba la cual está rodeada de bosque primario.

Solera (1998) encontró una mayor cantidad de tricópteros en las mismas quebradas. Dentro de los tricópteros más abundantes se encontró *Chimarra* cuyos individuos viven debajo de piedras en zona de corriente y *Smicridea* que también vive en este substrato (Roldán, 1988). Debe tomarse en cuenta que para los días en que se efectuaron los muestreos se dieron lluvias fuertes que movilizaron gran cantidad de piedras. Otro factor a considerar es la influencia de la deriva en la distribución de los insectos. Según Ward (1992), cambios en la descarga de agua aumentan el número de insectos acuáticos que se mueven corriente abajo.

Conforme aumentó el grado de intervención antropogénica en las diferentes quebradas a la vez incrementó la conductividad, cantidad de algas y mayor contaminación del agua. También el aumento en el número de individuos coincidió con estos factores.

En la Purruja se encontró la mayor cantidad de individuos. Esta quebrada es la que presenta más influencia antropogénica por lo que hay mayor cantidad de desechos. También se observa una mayor conductividad lo que reflejaría la cantidad de nutrientes en el agua (Mónica Springer, com. pers.) Al haber mayor cantidad de sedimentos se da un aumento en el recurso y la cantidad de individuos filtradores como *Simulium* y *Camelobaetidius* son superiores en esta quebrada.

Este incremento de sedimentos podría influenciar la calidad del agua de esta quebrada. Sin embargo se dio la presencia de un número considerable de individuos de géneros que viven en aguas relativamente limpias como *Simulium* y *Petrophila*. También se encontraron insectos con una mayor tolerancia como *Baetodes* y *Leptohyphes* que son indicadores

de aguas limpias aunque puede vivir en ríos con cierto grado de contaminación orgánica (Roldan ,1988). Tal distribución de organismos de aguas limpias (oligotróficas) indica que aunque esta quebrada es la más contaminada e intervenida por el hombre, sus condiciones todavía permiten la presencia de estos individuos .

La Purruja también presenta menos cobertura vegetal, por lo tanto el sol incide de una forma más directa lo que favorecería un aumento en la fotosíntesis. La cantidad de perifiton es mayor sobre rocas y troncos expuestos al sol por lo que presenta una gran cantidad de individuos raspadores como *Baetodes* y *Petrophila* . (Mónica Springer, com. pers.).

Tanto en La Cañaza como La Gamba hay una mayor similitud entre substratos que entre estos sitios propiamente. Esto se debe a que las dos son quebradas rodeadas de bosque por lo que la presencia de hojarasca es similar. La diferencia entre sitios está relacionada con que La Cañaza se encuentra más intervenida por el hombre. La Purruja se diferencia de las demás quebradas por la disminución en cobertura vegetal, mayor grado de contaminación e incidencia de luz, lo que tiene una influencia directa sobre los recursos disponibles y por lo tanto en la distribución de los macroinvertebrados.

BIBLIOGRAFÍA

- Cummins, K.W., R.C. Petersen, y F. Howard.1973.The utilization of leaf litter by stream detritivores. Ecology, Vol 54, N. 2:336-345.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, Publishers, New York. P 336-339 y 464.
- Merritt, R.W. y K.W. Cummins.1984. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company.U.S.A. 722p.
- Roldán, R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia. Editorial Presencia. Bogotá. 217 p.
- Short, R. y P.E. Maslin. 1977. Processing of leaf litter by a stream detritivore: effect on nutrient availability to collectors. Ecology 58:935-938.
- Smith, R.L. 1986. Elements of Ecology. Harper & Row Publishers, New York. Segunda Edición. 667 p.
- Solera, P.M. 1998. Distribución, diversidad, composición y funcionalidad de macroinvertebrados acuáticos, en sol y sombra para tres quebradas en Golfito. En Briceño, Lobo y Stoner (Ed). Curso Biología de Campo. Golfito. Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. P 47-5
- Springer, M. (ed) (en preparación). Guía para la identificación de los artrópodos de agua dulce de Costa Rica.
- Vinson, M.R. y C.P. Hawkins. 1998. Biodiversity of stream insects : Variation at local, basin and regional scales. Annual Review of Entomology. 43:271-293.
- Ward, J.V. 1992. Aquatic Insect Ecology. John Wiley & Sons, Inc. 438 p.

Cuadro 1. Variables físicas y caracterización general de tres quebradas, Golfito, 1999.

	La Gamba	La Cañaza	La Purruja
PH	7.5	7	7.5
Temp (°C)	24.4	24	26
Conductividad	120	140	185
Algas	Ausentes	pocas	Muchas
Musgo	Presente	presente	Ausente
Color agua	Clara	clara	Clara
Olor agua	Neutral	neutral	Fecal
Ambiente	Bosque primario	Bosque secundario	Basura,casas,poca vegetación
Sol/Sombra	40/60	60/40	90/10

Cuadro 2. Lista de géneros y número de individuos según sustrato para cada quebrada

	Gamba		Cañaza		Purruja	
	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras
O. COLEOPTERA						
Fam. Dryopidae						
<i>c.f. Pelonomus</i>	2					
Fam. Dytiscidae						
Gen indet			1			
Fam. Elmidae						
<i>Disersus</i>			8		6	1
<i>Heterelemis</i>	13				5	
<i>Macrelmis</i>		2		2	1	
<i>Microcylloepus</i>	4				1	1
<i>Neoelmis</i>		1	15			
<i>Phanocerus</i>	16				32	
Fam. Lutrochidae						
<i>Lutrochus</i>					1	
Fam. Lymnichidae						
Gen ind	1		1			
Fam. Psephenidae						
<i>Psephenops</i>		37	25	24	1	5
Fam. Ptilodactylidae						
<i>Anchytarsus</i>	8	1	7	7	3	4
Fam. Scirtidae						
<i>Scirtes</i>			2		1	
Fam. Staphilinidae						
Gen indet 1	1	2	1		9	
O. DIPTERA						
Fam. Chironomidae						
Gen indet	6				14	23
Fam. Empididae						
<i>Hemerodro</i>		1				
Fam. Psychodidae						
<i>Maruina</i>		10		3		4
Fam. Simuliidae						
<i>Simulium</i>	92	21	32	1	311	28
Fam. Stratiomyidae						
Gen indet	2		2			
Fam. Tipulidae						
<i>Hexatoma</i>	1			1		
<i>Limonia</i>		1				
O. EPHEMEROPTERA						
Fam. Baetidae						
<i>Baetodes</i>	13	17	11	35	80	81
Camelobaetidius		2			69	92
gen indet	29	1	16	1	16	11
Fam. Leptohyphidae						
<i>Haplohyphes</i>	3	4	1			
<i>Leptohyphes</i>	161	5	163	16	44	5
<i>Tricorythodes</i>		4		2	6	3
Fam. Leptophlebiidae						
<i>Farrodus</i>		1	3	1		

Cuadro 2. (Continuación)

	Gamba		Cañaza		Purruja	
	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras
<i>Terpides</i>	5	3			1	2
<i>Thraulodes</i>	171	31	34	29	11	4
O. HEMIPTERA						
Fam.Naucoridae						
<i>Ambrysus</i>			1			
O. LEPIDOPTERA						
Fam.Pyralidae						
<i>Petrophila</i>		15		20		81
Gen indet			1			
O. MEGALOPTERA						
Fam.Corydalidae						
Gen indet				1		
<i>Corydalus</i>						3
<i>Chloronia</i>						2
O. ODONATA						
Fam.Calopterigidae						
<i>Hetaerina</i>	1					
Fam.Coenagrionidae						
<i>Argia</i>						2
<i>Gomphidae</i>						
<i>Perigomphus</i>					1	
Fam.Megapodagrionidae						
<i>Heteragrion</i>	1	1		1		
Fam.Platysticidae						
<i>Palemnema</i>		3		3		1
Fam.Polytoridae						
<i>Cora</i>	1	1				
O. PLECOPTERA						
Fam.Perlidae						
<i>Anacroneuria</i>	8		15	1	16	2
O. TRICHOPTERA						
Fam.Calamoceratidae						
<i>Phylloicus</i>	1				1	
Fam.Glossostomatidae						
Gen indet		2		9		15
Fam.Helichopsychidae						
<i>Helichopsyche</i>						1
Fam Hydropsychidae						
<i>Leptonema</i>		5		14	23	15
<i>Smicridea</i>	21	26	23	13	43	35
Fam.Hydroptilidae						
<i>c.f.Leucotrichia</i>		4		3		11
gen indet 1		1				
Fam.Leptoceridae						
<i>Nectopsyche</i>	1		3			
Fam.Philopotamidae						
<i>Chimarra</i>		4		3		
Fam.Xiphocentronidae						
<i>Xiphocentrus</i>		6		7		2
O. TRICLADIDA						

Cuadro 2 (Continuación)

	Gamba		Cañaza		Purruja	
	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras
Fam. Planariidae						
<i>Dugesia</i>		1			6	5
<i>Hidracarina</i>	2					
O. DECAPODA						
Cangrejo		2	1	1		
Camarón			10		3	2

Cuadro 3. Valores de diversidad según Shannon, número de individuos y taxa para las tres quebradas.

	# Taxa	# individuos	H	J
Gamba	44	779	3.59	0.66
Cañaza	36	576	3.75	0.73
Purruja	34	1181	3.52	0.69

Cuadro 4. Promedio de pseudovalores (\pm Err std.) de jackknife para diversidad, abundancia y número de taxa según sustrato y sitio

	Gamba		Cañaza		Purruja	
	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras	Hojas	Piedras
Diversidad	2.93 \pm 0.08	4.24 \pm 0.11	3.18 \pm 0.19	3.93 \pm 0.14	3.06 \pm 0.14	3.70 \pm 0.13
#Taxa	11.00 \pm 0.80	9.88 \pm .03	11.25 \pm 0.94	8.88 \pm 0.55	11.87 \pm 0.85	12.13 \pm .37
Abundancia	70.50 \pm 12.46	26.87 \pm 4.71	47.13 \pm 6.82	24.88 \pm 3.13	88.38 \pm 12.45	59.25 \pm 11.93

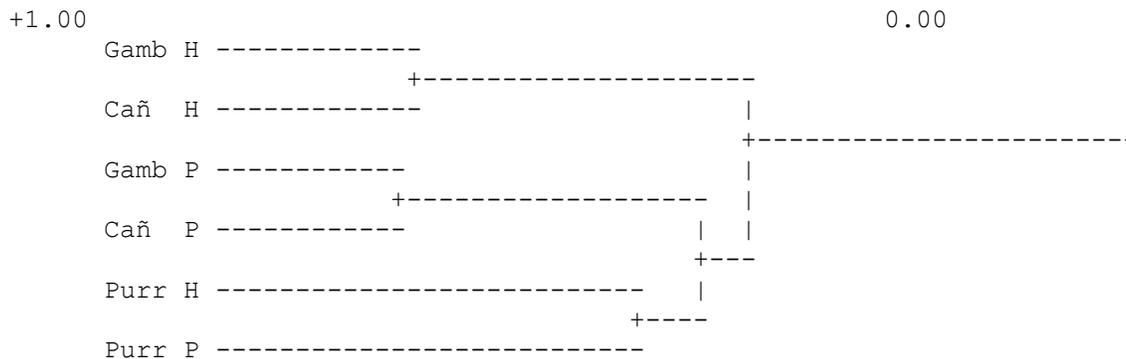


Fig 1. Índice de Similitud de Morisita según sitio y sustrato

Efecto de la contaminación en la presencia de perifiton

Marco V. Retana

Editor: Pablo Aguilar, Coordinador: Gerardo Umaña

La contaminación del agua por parte del hombre podría atentar contra los sistemas ecológicos y organismos vivientes de las aguas de los ríos. La presencia de contaminantes como fosfatos, nitratos y otros residuos domésticos como los detergentes, abonos agrícolas, cloro, metales, materia oxidable y agentes patógenos influyen en los ecosistemas acuáticos, disminuyendo las comunidades bénticas, incluida la de perifiton (Mason, 1984). Las comunidades bénticas también están sujetas a cantidades variables de sedimentación dependiendo de la velocidad de la corriente, que varía entre los hábitats (Pringle y Hamazaki, 1997). También la presencia de sedimentos en suspensión en el agua afecta la dispersión y penetración de la luz, desfavoreciendo a los organismos fotosintéticos en su hábitat (Murgel, 1984).

El perifiton o "Aufwuchs" es un término que involucra a las comunidades dependientes de los macrófitos, las cuales viven sujetas a sustratos rocosos, vegetales o cualquier material que se encuentre sumergido en el agua, destacándose una variedad de diatomeas y algas verdes dentro de un enorme grupo de organismos (Margalef, 1983). Estos organismos han sido considerados como indicadores de características ambientales relacionándolos con salinidad, grado de eutrofia, concentración de materia orgánica, pH, concentración de oxígeno disuelto (Margalef, 1983), además de ser utilizados como indicadores de contaminación de aguas (Drake *et al*, 1993).

El objetivo del trabajo pretende determinar si la contaminación que ejerce el Barrio Ureña sobre la Quebrada La Cañaza afecta la cobertura de perifiton presentes en dicho afluente, además de medir posibles variaciones en los parámetros físico-químicos del agua.

MÉTODOS

El trabajo se efectuó el día 23 de enero en la quebrada Cañaza desde las 08:00 hasta las 12:00 horas. Se tomaron 4 sitios al azar a lo largo de la Quebrada (Fig. 1), para cada sitio se realizaron 6 transectos perpendiculares de 2 m desde la orilla de la quebrada con una cinta métrica para obtener el porcentaje de cobertura de perifiton, manteniendo entre ellos una distancia de 5 m. Se midieron, temperatura con termómetro; concentración de oxígeno con un oxigenómetro Hanna, pH, concentración de fosfatos; concentración de nitratos y dureza del agua con equipo de revelación química marca La Motte, en cada transecto se midió la velocidad de la corriente (método del flotador utilizando un frasco plástico a medio llenar, unido a una cuerda de un metro de longitud) en tres puntos a lo largo del mismo, los cuales luego se promediaron para obtener un valor por transecto. El perifiton se colectó raspando el sustrato con un cepillo para dientes y colocando el residuo en viales para su identificación en diatomeas, algas verdes y cianobacterias.

Se utilizó un ANDEVA para comparar la cobertura de perifiton entre sitios, una correlación de Spearman para ver si existe una relación entre la cobertura y los parámetros medidos.

RESULTADOS

No se encontraron diferencias significativas respecto a los parámetros medidos en los sitios (Cuadro 1). Se mantuvo una presencia constante de Diatomeas en los cuatro sitios, algas verdes en los últimos dos sitios después del Barrio Ureña y únicamente la presencia de cianobacterias en un sitio (Cuadro 2).

No hubo diferencias significativas en cuanto al porcentaje de cobertura de perifiton adherida al sustrato entre los sitios muestreados ($F=0,672$, $gl= 3$, $p=0,579$) (Cuadro 2).

No hay diferencias significativas respecto a cobertura de perifiton y la velocidad de la corriente en los sitios (Cuadro 1), aunque hay presencia de perifiton en zonas de baja velocidad de corriente, contrario a lo que indica Murgel (1984) pero también hay presencia de perifiton en tres sustratos de alta velocidad de corriente (Fig. 2).

DISCUSIÓN

La cobertura del perifiton no varió entre los sitios muestreados, debido probablemente a que en los sitios se mantuvieron constantes los parámetros físico-químicos, además de un sustrato favorable que permitió la sujeción y proliferación de perifiton (Porter *et al.*, 1993).

Los ríos pueden transportar cantidades variables de partículas que tienden a sedimentar en su lecho en los tramos de menor velocidad de caudal, logrando ejercer efectos nocivos directos sobre la flora y fauna de los ríos (Murgel, 1984), por lo que se esperaría que en partes del caudal donde la corriente tenía poca velocidad, la presencia de perifiton fuera menor, ya que el sedimento se acumula fácilmente y no permite la proliferación del perifiton. El efecto de las corrientes con alta velocidad es remover diatomeas débilmente sujetadas por lo que la comunidad podría cambiar de diatomeas a algas verdes. Por otro lado la acción abrasiva o de fricción contra el sustrato por parte de los sólidos en suspensión estaría influyendo en algunos tipos de organismos más sensibles (Murgel, 1984). Así mismo el sustrato podría estar afectando la cobertura del perifiton; por ejemplo, un sustrato de arena, grava o piedras pequeñas puede ser removido por la corriente más fácilmente a diferencia de un sustrato de mayor peso y tamaño.

La presencia de diatomeas en una zona es utilizada como indicadores de recuperación o no contaminación de un lugar (Mason, 1984) por lo que se asume que la Quebrada La Cañaza no se encuentra contaminada aún, aunque podría indicarse que los posibles contaminantes presentes en las aguas de la quebrada no ejercen un efecto notorio sobre la presencia de perifiton en los sitios muestreados.

Las diatomeas fueron capaces de mantenerse presentes en todos los sitios y esto posiblemente atribuido a una mayor área superficial provista por la acumulación de granos de arena, que resultó en más sitios de soporte para diatomeas; el hecho de que diatomeas móviles pueden reposicionarse ellas mismas en la superficie de un material sedimentario acumulado y la capacidad de las diatomeas de estabilizar sedimentos al formar una estera de diatomeas que se extiende en una red interconectada de frustulas silíceas y secreciones mucilaginosas (Pringle y Hamazaki, 1998).

Las cianobacterias necesitan de aguas eutróficas para alcanzar su dominancia (Peinador, 1995), por lo que la disminución y presencia de estas en el río se deba a que estas aumentan conforme se incrementa la contaminación y disminuyen si el grado de contaminación baja, haciéndose menos frecuentes y dominantes, dando lugar posteriormente a las diatomeas conforme las aguas se van volviendo más claras y menos ricas en compuestos complejos (oligotróficas) (Peinador, 1995). Cabe destacar que posiblemente el medio no les favorece para sobrevivir y reproducirse la mayor parte del tiempo o no pueden competir eficientemente con otros organismos en ese medio haciéndose difícil su permanencia en la Quebrada.

El análisis del perifiton se debería de enfocar más a su composición y no tanto a la cobertura, a la vez se necesita un muestreo más exhaustivo para obtener una muestra suficientemente grande. Efectuar medidas constantes de los diferentes parámetros físico-químicos para así poder definir la tendencia que estos podrían seguir y como podrían estar afectando directa o indirectamente la cobertura del perifiton.

Se deberían estudiar con mayor intensidad los lugares limpios con especies sensibles a la contaminación, las cuales distinguen estos sitios de los que están contaminados (Michels, 1996). Otros aspectos para tomar en cuenta en un futuro que podrían estar afectando la comunidad béntica de un lugar, podrían ser los efectos mediados por el sedimento (directo e indirecto), de los macroconsumidores sobre la comunidad de perifiton, la erosión natural de los sedimentos acumulados, el consumo de diatomeas por parte de insectos bentónicos, la presencia de grandes cantidades de hojas en los ríos; pueden provocar una desoxigenación del agua provocando así una disminución de los organismos presentes en el afluente (Mason, 1984) y un alto forrajeo de larvas de camarón y peces raspadores. Los peces reducen el volumen de las diatomeas, y aumentan el volumen de algas filamentosas verdes, aumentando así la tasa de algas verdes ante diatomeas. En cambio los camarones reducen el volumen de las diatomeas, pero en contraste con los peces, no poseen un efecto significativo en el volumen de las algas verdes. En ausencia de peces y camarones, las diatomeas dominan sobre las algas (Pringle y Hamazaki, 1998).

BIBLIOGRAFÍA

- Drake, N.L., M. Mizak, C.R. Preuss y M. Seandel. 1993. Aquatic invertebrates as a bioindicator of river water quality in Coto Brus, Costa Rica. *Darmouth studies in tropical ecology*. Darmouth College. Dept. of Biological Sciences.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España.
- Mason, C.F. 1984. *Biología de la contaminación del agua dulce*. Editorial Alhambra, S.A. Madrid, España. 289 p.
- Michels, A. 1996. Untersuchungen zur Diatomeenvegetation tropischer Fließgewässer und ihre Entwicklung unter dem Einfluß von Abwasser in Costa Rica, Mittelamerika. *Albert-Ludwigs-Universität*. 120 p.
- Murgel, S. 1984. *Limnología sanitaria, estudio de la polución de aguas continentales*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washintogton, D.C. 120 p.
- Peinador, M. 1995. *Potencial Impacto del Turismo Masivo sobre el Tratamiento de Aguas Residuales en las ciudades de Cañas y Liberia, Guanacaste*. Universidad de Costa Rica. 97 p.
- Porter, D., Cuffney, T., Gurtz, M. 1993. *Methods for Collection Algal Samples as Part of the National Water-Quality Assessment Program*. North Carolina. U.S.A. 39 p.

- Pringle. C. M. y Hamazaki. T. 1997. Effects of fishes on algal response to storms in a tropical stream. *Ecology* 78 8: 2432-2442.
- Pringle. C. M. y Hamazaki. T. 1998. The role of omnivory in a neotropical stream: Separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology* 79 1:269-280.

Cuadro 1. Correlaciones de Spearman entre la cobertura de perifiton y los parámetros físico-químicos muestreados en la Quebrada la Cañaza Golfito 1999.

Parámetro	R	gl	p
Temp	-0.0808	23	0,707
PH	0.0844	23	0,695
[O ₂]	-0.0323	23	0,881
[NO ₃]	-0,1948	23	0,190
[PO ₄]	-0,0682	23	0,751
Conduct	-0,0808	23	0,707
Dureza ppm	-0,0256	23	0,905
Corriente	0,3651	23	0,079

Cuadro 2. Organismos que compone la cobertura de perifiton en los sitios muestreados en la Quebrada la Cañaza Golfito 1999.

Sitio	Diatomeas	Algas verdes	Cianobacterias	% perifiton
1	x			44.6
2	x		x	31.3
3	x	X		25.2
4	x	x		32.8

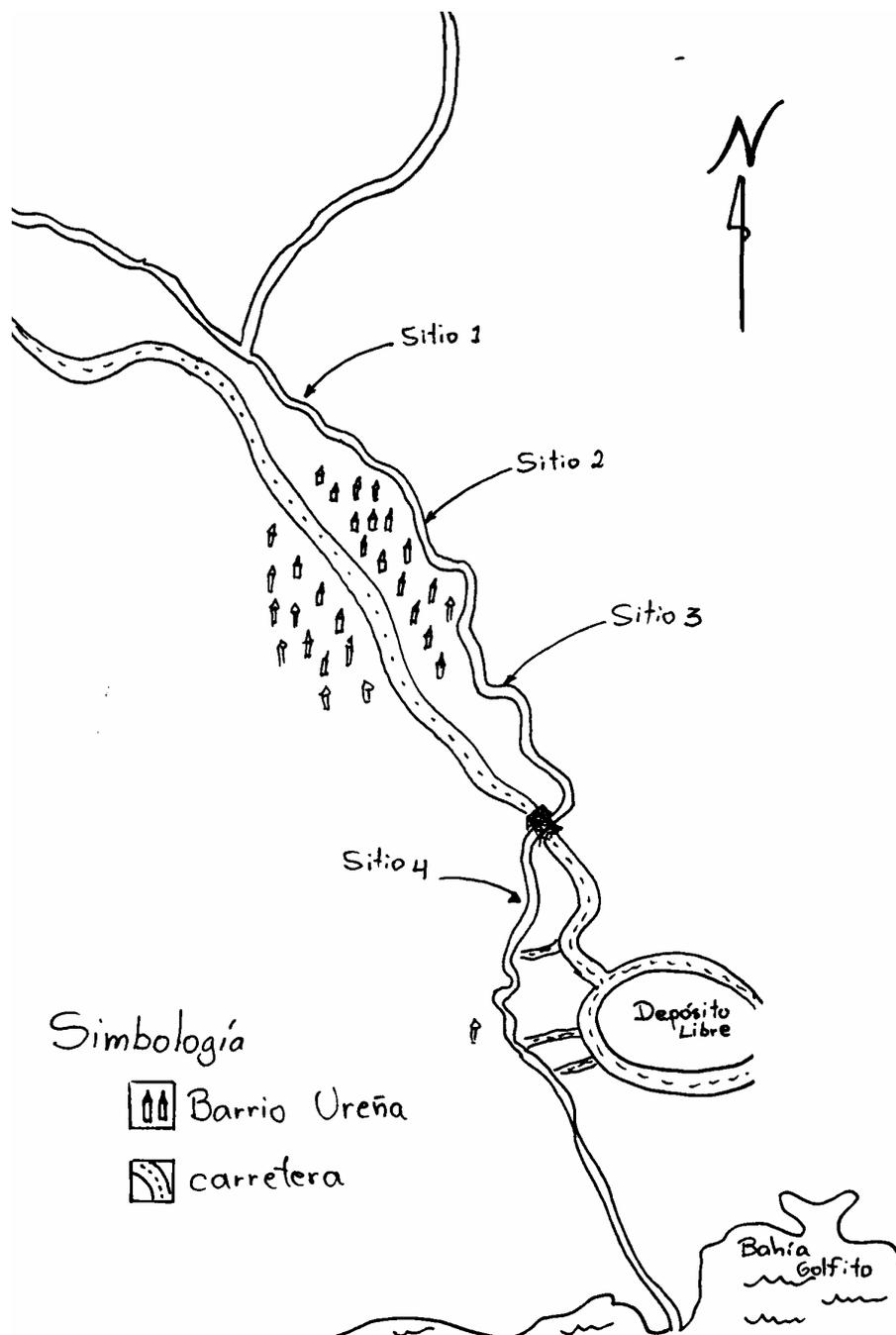
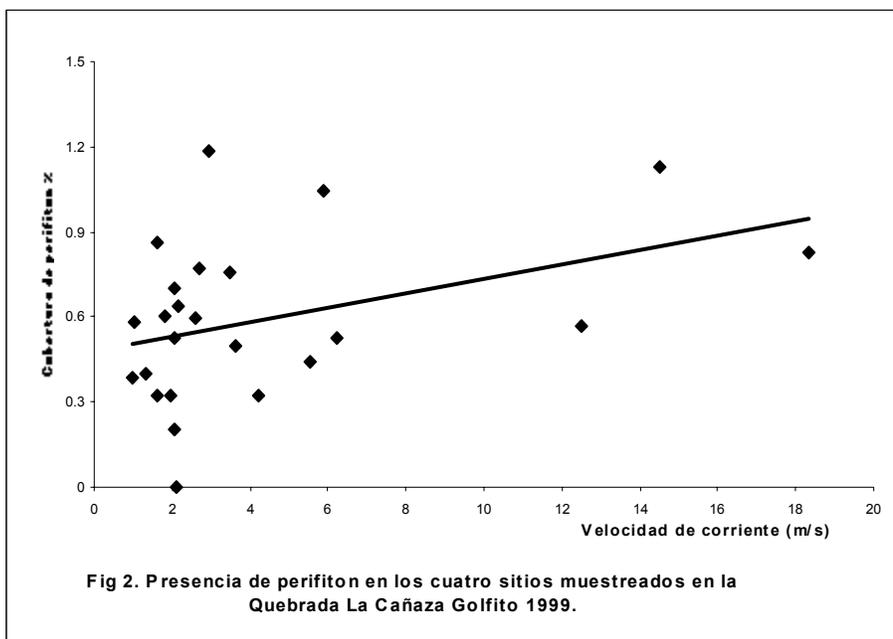


Fig. 1: Ubicación de los sitios de muestreo en la Quebrada Cañaza, Golfito, 1999



Apéndice 1.

Sitio	Transecto	% Perifitum	Corriente X	Temp.	PH	Cn O2	Cn NO3	Cn PO4	Conductiv	Dureza
1	1	85.6	2.93	24	8	8.83	< 0.2	0.2	210	64
1	2	10	1.97	24	8	8.83	< 0.2	0.2	210	64
1	3	75	5.86	24	8	8.83	< 0.2	0.2	210	64
1	4	47	3.48	24	8	8.83	< 0.2	0.2	210	64
1	5	25	2.04	24	8	8.83	< 0.2	0.2	210	64
1	6	25	6.22	24	8	8.83	< 0.2	0.2	210	64
2	1	81.95	14.5	26	8	9.09	0.2	0.5	270	64
2	2	31.3	2.61	26	8	9.09	0.2	0.5	270	64
2	3	41.35	2.07	26	8	9.09	0.2	0.5	270	64
2	4	10	1.6	26	8	9.09	0.2	0.5	270	64
2	5	0	2.13	26	8	9.09	0.2	0.5	270	64
2	6	23	3.63	26	8	9.09	0.2	0.5	270	64
3	1	10	4.2	26.5	7.5	8.26	0.2	0.5	280	67
3	2	35.5	2.18	26.5	7.5	8.26	0.2	0.5	280	67
3	3	4	2.04	26.5	7.5	8.26	0.2	0.5	280	67
3	4	54.5	18.34	26.5	7.5	8.26	0.2	0.5	280	67
3	5	29	12.49	26.5	7.5	8.26	0.2	0.5	280	67
3	6	18.2	5.54	26.5	7.5	8.26	0.2	0.5	280	67
4	1	15	1.3	27.5	7.5	7.74	0.2	0.6	315	72
4	2	30	1.03	27.5	7.5	7.74	0.2	0.6	315	72
4	3	14	0.96	27.5	7.5	7.74	0.2	0.6	315	72
4	4	32	1.82	27.5	7.5	7.74	0.2	0.6	315	72
4	5	57.5	1.6	27.5	7.5	7.74	0.2	0.6	315	72
4	6	48.52	2.68	27.5	7.5	7.74	0.2	0.6	315	72

Variación espacial y producción de fitoplancton en la bahía de Golfito

Leonora Rodríguez

Editor: Óscar Chaves, Coordinadora: Margarita Silva

La medida de la producción primaria y la respiración es esencial para definir el estatus trófico de los ambientes pelágicos. La producción fotosintética es cuantitativamente el proceso autótrofo más importante en el mar. La respiración da una medida simple y directa de la actividad heterótrofa y es un indicador clave de la energía usada por los consumidores de CO₂. (Jensen et al. 1990, Iriarte et al. 1996)

Los procesos biológicos que se realizan en la columna de agua son afectados por diversos factores. La producción primaria es la primera en ser afectada y su relación con la respiración depende, entre otros factores, de: la turbidez del agua, la luz, los nutrientes, la oxidación de la materia orgánica producida in situ, la entrada de oxígeno desde el exterior hasta la zona pelágica, la proporción de biomasa que es consumida en la columna de agua y la que se sedimenta al fondo o es exportada. Asimismo, las olas, el viento y las salidas de agua dulce ayudan a mezclar la columna de agua verticalmente, provocando gran variación en las concentraciones de nutrientes y en la exposición del fitoplancton a la gradiente de luz. Por ende, las respuestas del fitoplancton ocurren en una escala de horas a días. (Iriarte et al. 1996, Delgado-Hinojosa et al. 1997, Irigoien y Castel 1997)

El objetivo de este trabajo es determinar la producción de biomasa del fitoplancton y ver su variación espacial en tres sitios distintos dentro de la bahía de Golfito, aplicando diversas metodologías.

MÉTODOS

El Golfo Dulce se encuentra al suroeste de Costa Rica (8°30'N, 83°16'O). Presenta una depresión interna muy profunda (215 m) con una pendiente muy pronunciada y una depresión externa menos profunda (70 m). La costa tiene partes bordeadas por pendientes cubiertas de bosque, otras están cerca de arrecifes de coral. También se encuentran manglares, aunque son poco desarrollados debido a las fuertes pendientes y a que los ríos que desembocan son pequeños. (Wolff et al. 1996)

El trabajo se realizó en enero de 1999 en tres zonas de la bahía de Golfito, Puntarenas (8°40'N, 83°10'O): El día 14 en el manglar de Purruja, el día 15 mar adentro hacia el exterior al golfo Dulce (zona profunda) y el día 16 junto al muelle (zona somera). En cada zona se midió la temperatura del agua al iniciar el muestreo, la salinidad y la profundidad a la cual se extingue la luz usando el disco de Secchi. Luego se calcularon las profundidades a las cuales llegaban 100% (superficie), 50% (multiplicando la profundidad de Secchi por 0.4) y 25% (multiplicando la profundidad de Secchi por 0.81) de la intensidad lumínica. En las tres zonas se aplicaron tres metodologías para medir biomasa.

I. Método de botellas claras y oscuras.-- En cada profundidad (100%, 50% y 25% de luz) se tomó una muestra de agua con una botella de Niskin, de la cual luego se sacaron ocho submuestras en botellas de Winkler. Dos botellas iniciales se fijaron con hidróxido de manganeso y yoduro de potasio inmediatamente después de llenadas y tres botellas claras (frasco blanco) y tres oscuras (frasco negro) se fijaron con los mismos compuestos luego del período de incubación de todas (incluyendo las iniciales) de tres horas aproximadamente. La incubación se realizó en las respectivas profundidades en que fueron tomadas las muestras usando una cuerda marcada, fija a una boya en la superficie y con un peso de lastre. Posteriormente, se agregó ácido sulfúrico a las muestras y se valoraron en el laboratorio con tiosulfato de sodio utilizando una tinción de yodo como indicador para calcular la concentración de oxígeno disuelto y luego la productividad primaria neta (PPN), la productividad primaria bruta (PPB) y la respiración (R).

II. Conteo de fitoplancton.-- Se realizó un arrastre horizontal durante cinco minutos a un nudo de velocidad con una red de 25 micras para obtener una muestra de plancton y determinar los grupos fotosintetizadores existentes.

III. Análisis de clorofila y feopigmentos.-- Tanto para la zona de manglar como para la zona de mar adentro se tomaron tres muestras de agua a una sola profundidad (a dos metros el día dos) utilizando una botella de Niskin y se sacaron tres submuestras de un litro; luego se filtraron 250 mL de la primera submuestra, 500 mL de la segunda y 1000 mL de la tercera. En la zona del muelle se tomaron tres muestras en las profundidades de 100%, 50% y 25% de intensidad lumínica y se filtraron 1000 mL de cada una. Los filtrados fueron tratados con acetona para extraer la clorofila y luego se determinaron las extinciones a 750 y 663 nm con un espectrofotómetro para calcular la concentración de clorofila. Después se agregó ácido clorhídrico y se volvieron a calcular las extinciones a las mismas longitudes de onda para determinar la concentración de feopigmentos.

Análisis estadístico.-- Para determinar si existen diferencias en PPN, PPB y R entre zonas y entre profundidades con diferente grado de entrada lumínica se aplicó un ANDEVA de dos vías. Se usó la correlación de Pearson para determinar la relación entre la PPN y PPB con la R en cada zona. Para ver si la diversidad y la abundancia de los grupos de fitoplancton varían entre zonas se utilizó el índice de diversidad y equidad de Shannon con logaritmo de base dos y la t de Shannon para compararlos. También se utilizó un ANDEVA de una vía para comparar la concentración de clorofila y feopigmentos entre las tres zonas. Por último se aplicó la prueba de correlación de Pearson para determinar si existe relación entre la cantidad de organismos de fitoplancton y la concentración de clorofila y feopigmentos.

RESULTADOS

La hora a la que se realizaron los muestreos es semejante para las zonas del segundo y tercer día, pero el primer día se inició más tarde. Los demás factores y profundidades siguen ese patrón de semejanza entre días, a excepción de la temperatura que es igual para las zonas del primer y segundo día. Las condiciones ambientales, las horas del muestreo, las profundidades de Secchi y las profundidades con diferentes grados de luminosidad se muestran en el cuadro 1.

Cuadro 1. Condiciones ambientales, tiempo de muestreo y profundidades con diferente grado de intensidad lumínica de las tres zonas de Golfito, Puntarenas. 1999.

	Manglar	Mar adentro	Muelle
Temperatura del agua (°C)	27.5	27.5	26.5
Salinidad (ppmillón)	10	26	26
Hora de inicio de la incubación	1145	0830	0800
Hora de término de la incubación	1500	1200	1100
Profundidad de Secchi (m)	0.70	2.87	3.13
Profundidad: 100% de luz (m)	0	0	0
Profundidad: 50% de luz (m)	0.28	1.15	1.25
Profundidad: 25% de luz (m)	0.57	2.32	2.53

En el cuadro 2 se muestran las concentraciones de oxígeno en las botellas de Winkler. En el manglar las botellas iniciales presentaron las cantidades mayores de O_2 a todas las profundidades. En la zona de mar adentro la concentración mayor las tenían las botellas oscuras en 100% de luz, las claras en 50% y las iniciales en 25%; respectivamente, en el muelle eran las oscuras, luego las iniciales y por último las claras. También se ve que en el manglar el O_2 de las tres clases de botellas aumenta con la profundidad, mientras que mar adentro y en el muelle eso solo sucede hasta cierto grado con las botellas iniciales y claras.

En la zona del manglar de Purruja se encontró que no se produjo O_2 (PPN negativa) en ninguna profundidad, pero sí CO_2 (R positiva); la PPB resultó negativa en la superficie y al 50% de entrada de luz, y solo a 25 % se obtuvo un valor positivo aunque muy pequeño. Pero la R siempre es mayor que la PPB. Mar adentro se produjo O_2 al 100% y 50% de luz pero el resultado bruto resultó siendo positivo solo en la profundidad media. En el muelle, al mismo tiempo se produjo bastante O_2 y CO_2 , pero se obtuvo una PPB positiva en las profundidades con 50% y 25% de luz. (Cuadro 3)

A pesar de esas variaciones a simple vista, los análisis estadísticos indican que no hay diferencias significativas entre las zonas ni entre las profundidades con diferente grado de entrada lumínica en la PPN, PPB y R (Cuadro 4).

Las correlaciones de Pearson entre la PPN y la R en cada zona son muy cercanas a la unidad negativa indicando que estos factores crecen de forma inversa, pero no hay significancia: manglar ($r=-0.9896$, $n=3$, $p=0.0917$), mar adentro ($r=-0.9243$, $n=3$, $p=0.2493$) y muelle ($r=-0.9837$, $n=3$, $p=0.1151$). Las relaciones entre la PPB y la R se alejan más de la

unidad pero tampoco presentan significancia alguna: Manglar ($r=-0.7783$, $n=3$, $p=0.4321$), mar adentro ($r=-0.0168$, $n=3$, $p=0.9843$) y muelle ($r=0.4334$, $n=3$, $p=0.7146$).

Cuadro 2. Concentración de O_2 presente en las botellas de Winkler a lo largo de la columna de agua en las tres zonas de Golfito, Puntarenas. 1999.

Intensidad lumínica O_2 (mg/L)	100% X +- DE	50% X +- DE	25% X +- DE
	Manglar		
Iniciales	*6.13 +- 0.33	*6.92 +- 0.44	*7.73 +- 0.66
Claras	4.58 +- 0.45	6.56 +- 0.88	7.09 +- 0.40
Oscuras	4.82 +- 2.36	6.61 +- 0.55	7.06 +- 0.39
	Mar adentro		
Iniciales	6.01 +- 0.019	7.14 +- 0.61	*9.52 +- 0.71
Claras	7.09 +- 1.57	*8.43 +- 0.60	7.24 +- 0.54
Oscuras	*7.85 +- 0.74	7.75 +- 0.71	7.75 +- 0.00
	Muelle		
Iniciales	5.08 +- 0.32	*9.50 +- 2.71	7.28 +- 0.81
Claras	7.54 +- 0.26	7.43 +- 0.67	*8.03 +- 0.32
Oscuras	*7.64 +- 0.00	7.17 +- 0.47	7.23 +- 0.086

*Mayor concentración por profundidad.

Cuadro 3. Productividad y respiración ($mg O_2/m^3$) en las tres zonas de Golfito, Puntarenas. 1999.

% Luz	Manglar			Mar adentro			Muelle		
	PPN	PPB	R	PPN	PPB	R	PPN	PPB	R
100	-1546	-244	1302	1081	-756	-1838	2459	-103	-2562
50	-356	-52	304	1288	674	-614	-2068	261	2329
25	-640	33	673	-2272	-502	1770	758	804	45

Cuadro 4. Valores del ANDEVA de dos vías para comparar la productividad y la respiración entre los distintos grados de intensidad lumínica en la columna de agua y entre las tres zonas de Golfito, Puntarenas. 1999.

	Zonas			Intensidad lumínica		
	F	g.l.	P	F	g.l.	P
PPN	0.30	2/4	0.7564	0.39	2/4	0.7021
PPB	0.97	2/4	0.4545	1.53	2/4	0.3219
R	0.26	2/4	0.7820	1.00	2/4	0.4449

En las muestras de fitoplancton de los tres días se encontraron 14 grupos que incluyen diatomeas, dinoflagelados y cianofíceas. En todas las zonas los tres géneros con mayor número de individuos pertenecen a las diatomeas: *Skeletonema*, *Chaetoceros* y *Stephanopyxis*. Los índices de diversidad de Shannon varían significativamente entre las tres zonas: manglar - mar adentro ($t=109.80$, $g.l.=227$, $p<0.00001$), manglar - muelle ($t=74.38$, $g.l.=212$, $p<0.00001$), mar adentro

- muelle ($t=143.31$, $g.l.=819$, $p<0.00001$). El manglar es el sitio más homogéneo en cuanto al número de organismos por grupo, contrario a mar adentro y al muelle. (Cuadro 5)

Las concentraciones de clorofila y feopigmentos resultaron muy bajas en las tres zonas. En el manglar no se obtuvo clorofila del todo, pero tiene la mayor cantidad de feopigmentos. En los otros dos sitios los feopigmentos fueron los dominantes, aunque sí había clorofila. Sin embargo, significativamente no hay diferencias entre zonas en las concentraciones de ningún pigmento. (Cuadro 6)

Las correlaciones de Pearson indican que existe una relación positiva muy cercana a la unidad entre la cantidad de individuos fotosintetizadores de cada zona y la concentración de clorofila ($r=0.9979$, $n=3$, $p=0.0416$). Esta situación no se da al relacionar los organismos autótrofos con la concentración de feopigmentos ($r=-0.2421$, $n=3$, $p=0.8444$).

Cuadro 5. Organismos productores e índices de diversidad y equidad de Shannon de las tres zonas de Golfito, Puntarenas. 1999.

Grupo	Manglar	Mar adentro	Muelle
<i>Coscinodiscus</i>	30	0	12
<i>Basteriatum</i>	3	7	0
<i>Skeletonema</i>	25	322	418
<i>Nitzschia</i>	4	0	3
<i>Stephanopyxis</i>	38	1	88
<i>Chaetoceros</i>	64	155	621
<i>Peridinium</i>	8	0	7
<i>Gymnodinium</i>	4	0	4
<i>Ceratium</i>	22	3	13
<i>Anabaena</i>	7	0	3
<i>Rhizosolenia</i>	0	0	19
<i>Navicula</i>	0	1	4
<i>Asterionella</i>	0	1	0
Cianoficeae	0	1	0
Total de individuos	205	491	1192
Total de grupos	10	8	11
H	2.76	1.13	1.67
J	83%	38%	48%

Cuadro 6. Concentraciones de clorofila y feopigmentos ($\mu\text{g/L}$) y valores del ANDEVA de una vía para las tres zonas de Golfito, Puntarenas. 1999.

	Manglar X +- ES	Mar adentro X +- ES	Muelle X +- ES	F	g.l.	P
Clorofila	0 +- 0	0.20 +- 0.20	0.89 +- 0.32	3.16	2	0.1503
Feopigmentos	2.45 +- 1.98	0.69 +- 0.69	1.67 +- 1.24	0.27	2	0.7775

DISCUSIÓN

Idealmente, las botellas iniciales deberían tener mayor concentración de O_2 que las claras y menor que las oscuras. Esto es porque existe un punto donde el exceso de luz es estresante; para arriba de 10 m de profundidad y hasta la superficie tiende a inhibirse la fotosíntesis. Pero se supone que las botellas oscuras no alcanzan ese punto de estrés y, más bien, se favorece la producción de las algas. En las iniciales, como son fijadas desde el principio, se supone que el tiempo no es suficiente para llegar al pico de producción de O_2 . (M. Silva comunicación personal)

Probablemente, los resultados de este trabajo no siguieron ese patrón en ningún sitio ni profundidad debido a errores en la metodología. Strickland y Parsons (1972) y Thiele (1998) mencionan varias posibilidades que afectan la concentración de O₂ en las botellas: La bolsa de plástico negra que cubre las botellas oscuras no es cien por ciento eficaz para evitar la entrada de luz, al llenar las botellas se debe tener cuidado de que no queden burbujas de aire, al valorar las botellas tampoco debe entrar aire y el tiempo de las botellas fuera del agua no debe sobrepasar los 15 minutos.

En el manglar y en algunos casos en los otros dos sitios se vio que la cantidad de O₂ en un mismo tipo de botella aumenta con la profundidad, lo cual contrasta con los resultados obtenidos hace un año por Thiele (1998) quien encontró que la concentración de O₂, la PPN y la PPB disminuyen conforme aumenta la profundidad. La situación nuestra puede deberse a que las aguas poco profundas son más revueltas y muchos organismos autótrofos pueden moverse hacia abajo por ese movimiento de aguas; también, para evitar el estrés por exceso de luz, las algas prefieren irse hacia abajo. (M. Silva comunicación personal)

Las correlaciones entre la PPN y la R indican una correlación inversa muy alta pero no es significativa, posiblemente, por el bajo número de muestra (tres en cada zona). Esto indica que entre más fotosíntesis hay, menor es la respiración. Por su parte, la relación de la PPB con la R no es ni fuerte ni significativa, ya que la primera es un producto de la relación de la PPN y la R.

Al ser la R mayor que la PPB, se deduce que el manglar es un ecosistema no productivo y heterótrofo (Duarte y Agustí 1998). Esto muestra que la turbidez del agua ahí no se debe al fitoplancton, sino a materia orgánica en suspensión (G. Umaña comunicación personal). Como es un lugar abierto, salen muchos nutrientes y los que entran son de materia en descomposición. En tal caso, el metabolismo bacteriano excede la producción de fitoplancton en aguas no productivas (Duarte y Agustí 1998). Cabe mencionar que cerca del manglar desemboca un río que carga mucha contaminación. También se debe tomar en cuenta que puede haber carbono orgánico provisto verticalmente por afloramientos a la superficie o depositado por la atmósfera (Duarte y Agustí 1998). El conteo de fitoplancton refuerza esta idea pues se encontraron 10 géneros pero con muy pocos individuos cada uno. El análisis de pigmentos termina de reforzar la no productividad del manglar pues no se encontró nada de clorofila, solo feopigmentos, o sea que no hay fotosintetizadores.

En las zonas de mar adentro y contiguo al muelle se obtuvieron valores de R negativos. Esto indica que algo ajeno a lo planeado pasó en nuestros ecosistemas y se favoreció la producción de O₂. Una posibilidad es que hubo fotosíntesis dentro de los frascos oscuros por entradas de luz accidentales.

Mar adentro la PPB es mayor que la R en la superficie y a 50% y menor a 25% de luminosidad. Dado que en la superficie la PPB es negativa y que significativamente no hay diferencias entre zonas, podría decirse que este también es un ecosistema no productivo. Sin embargo, se encontraron bastantes organismos fotosintetizadores en las muestras. Aunque la cantidad de feopigmentos es mayor, siempre existe un poco de clorofila.

El muelle se puede definir como no productivo por la misma razón de que no hay significancia para los diferentes valores de productividad y respiración entre sitios. La PPB es mayor que la R en la superficie (a pesar de ser negativa) y a 25% de luz. A 50% la R es mayor y su valor es casi tres veces el valor de la PPB a 25%. Al igual que en la zona anterior, se vieron muchos organismos autótrofos y los feopigmentos sobrepasan a la clorofila.

En otras palabras, en la zona de mar adentro y en el muelle hay productividad pero es mayor la tasa a la que se genera, entra y/o circula el CO₂.

El ser los tres sitios muestreados no productivos coincide con lo expresado por Fernández (1997) de que en Golfo existe un ambiente bastante homogéneo en cuanto a su diversidad. Este autor dice que posiblemente el movimiento de la marea moviliza suficiente cantidad de agua como para que se estén dando las mismas condiciones. Incluso, dos de los géneros de fitoplancton más abundantes de este trabajo son los mismos del año pasado: *Chaetoceros* y *Skeletonema*.

Sin embargo, los análisis de la diversidad de fitoplancton muestran que las tres zonas difieren significativamente. Así, el manglar posee la diversidad mayor lo cual se debe a que su homogeneidad es la mayor, a pesar de que no tiene el mayor número de individuos. La zona de mar adentro posee los valores menores debido a que tiene dos grupos muy grandes pero los otros casi llegan a cero; la cantidad de individuos es intermedia entre las otras zonas. El muelle tiene el mayor número de individuos y grupos, y su diversidad no es la muy baja ya que su equidad alcanza casi el 50%. La correlación significativa con las concentraciones de clorofila refuerzan este patrón y se ve que entre mayor sea la cantidad de individuos, mayor es la cantidad de clorofila. Con los feopigmentos no se encontró relación, demostrando que esa concentración depende de otros aspectos y organismos.

Se debe tomar en cuenta que existen otros factores que afectan el crecimiento y la distribución del fitoplancton y que no se tomaron en cuenta en este trabajo, como: nutrientes limitantes (P, N y SiO₂), la corriente, la viscosidad, la velocidad, la tasa de crecimiento y las interacciones (Round 1973, Thiele 1998).

Se deben considerar varias fuentes de error que pueden estar afectando grandemente los resultados. Primero, los métodos de botellas y pigmentos son muy analíticos y se prestan para errores humanos, especialmente cuando cambia la persona que hace las lecturas todos los días. Segundo, el análisis de pigmentos requiere de más tiempo para extraer las sustancias; podría ser el caso de que la concentración de clorofila aumente dejando un día entero o más las muestras con

los químicos respectivos y no solo una hora. Tercero, las muestras de clorofila fueron tomadas con diferente patrón los tres días: los dos primeros se tomaron en una misma profundidad y el tercer día se tomaron en tres profundidades distintas.

BIBLIOGRAFÍA

- Delgadillo-Hinojosa, F., G. Gaxiola-Castro, J.A. Segovia-Zavala, A. Muñoz-Barbosa y M.V. Orozco-Borbón. 1997. The effect of vertical mixing on primary production in a bay of the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 45:135-148.
- Duarte, C.M. y S. Agusti. 1998. The CO₂ balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science*. 281:234-236.
- Fernández, L. 1997. Composición y diversidad del fitoplancton de Golfito. Segundo Curso Biología de Campo. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Iriarte, A., I. de Madariaga, F. Diez-Garagarza, M. Revilla y E. Orive. 1996. Primary plankton production, respiration and nitrification in a shallow temperate estuary during summer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 208:127-151.
- Irgoien, X. y J. Castel. 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: the Gironde (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 44:507-517.
- Jensen, L.M., K. Sand-Jensen, S. Marcher y M. Hansen. 1990. Plankton community respiration along a nutrient gradient in a shallow Danish estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 61:75-85.
- Round, F.E. 1973. The biology of the algae. Edward Arnold Ltd. London, England. 278 p.
- Strickland, J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Fisheries Research Board of Canada. Ottawa. 310 p.
- Thiele, G. 1998. Factores que afectan la productividad primaria del fitoplancton en Golfito. Tercer Curso Biología de Campo. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Wolff, M., H.J. Hartmann y V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 44(3):215-231.

Apéndice A.

Datos crudos para la determinación de O₂ en las botellas de Winkler, productividad primaria neta, productividad primaria bruta y respiración.

Trat	Sitio	Luz	Prof	Bot	V Bot	V Tiosu	O ₂	X O ₂	DS O ₂	PPN	PPB	R
I	Manglar	100	0	211	300	11.20	5.89	6.13	0.33	-1546.43	-244.48	1301.95
I	Manglar	100	0	212	300	12.10	6.36					
C	Manglar	100	0	30	147.16	3.95	4.26	4.58	0.45			
C	Manglar	100	0	10	142.66	4.40	4.90					
O	Manglar	100	0	0	146.16	6.90	7.49	4.82	2.36			
O	Manglar	100	0	20	153.12	3.80	3.94					
O	Manglar	100	0	40	146.25	2.80	3.04					
I	Manglar	50	0.28	180	148.21	6.75	7.23	6.92	0.44	-356.11	-52.13	303.98
I	Manglar	50	0.28	190	153.71	6.40	6.61					
C	Manglar	50	0.28	70	147.28	6.95	7.49	6.56	0.88			
C	Manglar	50	0.28	90	146.68	5.30	5.74					
C	Manglar	50	0.28	110	146.28	5.95	6.46					
O	Manglar	50	0.28	80	151.60	6.05	6.33	6.61	0.55			
O	Manglar	50	0.28	60	145.71	5.75	6.27					
O	Manglar	50	0.28	100	147.93	6.75	7.24					
I	Manglar	25	0.57	200	148.49	6.80	7.27	7.73	0.66	-639.88	33.12	673.00
I	Manglar	25	0.57	240	64.90	3.30	8.20					
C	Manglar	25	0.57	140	148.01	6.30	6.76	7.09	0.40			
C	Manglar	25	0.57	160	148.64	6.55	6.99					
C	Manglar	25	0.57	120	146.46	6.95	7.53					
O	Manglar	25	0.57	150	145.90	6.65	7.24	7.06	0.39			
O	Manglar	25	0.57	170	147.54	6.15	6.62					
O	Manglar	25	0.57	130	146.16	6.75	7.33					
I	Mar aden	100	0	211	300.00	11.45	6.02	6.01	0.019	1081.45	-756.06	-1837.51
I	Mar aden	100	0	212	300.00	11.40	5.99					
C	Mar aden	100	0	50	146.24	7.55	8.20	7.09	1.57			
C	Mar aden	100	0	70	147.28	5.55	5.98					
O	Mar aden	100	0	150	145.90	6.55	7.13	7.85	0.74			
O	Mar aden	100	0	60	145.71	7.90	8.61					

Apéndice A. (Continuación)

Trat	Sitio	Luz	Prof	Bot	V Bot	V Tiosu	O2	X O ₂	DS O2	PPN	PPB	R
O	Mar aden	100	0	170	147.54	7.25	7.80					
I	Mar aden	50	1.15	210	64.97	3.05	7.57	7.14	0.61	1288.23	673.88	-614.35
I	Mar aden	50	1.15	90	146.68	6.20	6.71					
C	Mar aden	50	1.15	110	146.28	7.35	7.98	8.43	0.60			
C	Mar aden	50	1.15	180	148.21	8.50	9.10					
C	Mar aden	50	1.15	190	153.71	7.95	8.21					
O	Mar aden	50	1.15	40	146.25	7.90	8.58	7.75	0.71			
O	Mar aden	50	1.15	130	146.16	6.75	7.33					
O	Mar aden	50	1.15	20	153.12	7.10	7.36					
I	Mar aden	25	2.32	240	64.90	4.55	11.31	9.52	2.53	-2272.35	-502.53	1769.83
I	Mar aden	25	2.32	220	65.74	3.15	7.72					
C	Mar aden	25	2.32	30	147.16	7.15	7.71	7.24	0.54			
C	Mar aden	25	2.32	160	148.64	6.90	7.37					
C	Mar aden	25	2.32	140	148.01	6.20	6.65					
O	Mar aden	25	2.32	80	151.60	7.40	7.75	7.75	0.00			
I	Muelle	100	0	190	153.71	4.70	4.85	5.08	0.32	2458.94	-102.64	-2561.59
I	Muelle	100	0	90	146.68	4.90	5.30					
C	Muelle	100	0	160	148.64	7.30	7.80	7.54	0.26			
C	Muelle	100	0	70	147.28	7.00	7.54					
C	Muelle	100	0	200	148.49	6.80	7.27					
O	Muelle	100	0	170	147.54	7.10	7.64	7.64	0.00			
I	Muelle	50	1.25	210	64.97	4.60	11.42	9.50	2.71	-2067.73	261.19	2328.92
I	Muelle	50	1.25	240	64.90	3.05	7.58					
C	Muelle	50	1.25	10	142.66	7.30	8.13	7.43	0.67			
C	Muelle	50	1.25	120	146.46	6.80	7.37					
C	Muelle	50	1.25	30	147.16	6.30	6.80					
O	Muelle	50	1.25	20	153.12	6.90	7.15	7.17	0.47			
O	Muelle	50	1.25	100	147.93	6.25	6.71					
O	Muelle	50	1.25	40	146.25	7.05	7.65					
I	Muelle	25	2.53	220	65.74	3.20	7.85	7.28	0.81	758.57	803.97	45.40
I	Muelle	25	2.53	140	148.01	6.25	6.70					
C	Muelle	25	2.53	180	148.21	7.20	7.71	8.03	0.32			
C	Muelle	25	2.53	50	146.24	7.40	8.03					
C	Muelle	25	2.53	110	146.28	7.70	8.36					
O	Muelle	25	2.53	0	146.16	6.60	7.17	7.23	0.086			
O	Muelle	25	2.53	150	145.90	6.70	7.29					

Apéndice B.

Datos crudos para la determinación de la concentración de clorofila y feopigmentos.

SITIO	V Muestra	663a	750a	663d	750d	663a-750a	663d-750d	CLOROF	FEOPIG
Manglar	250	0.245	0.235	0.25	0.24	0.01	0.01	0	0.46725
Manglar	500	0.245	0.24	0.25	0.245	0.005	0.005	0	0.46725
Manglar	1000	0.01	0	0.02	0	0.01	0.02	-2.67	6.408
Mar aden	250	0.135	0.13	0.1556	0.1567	0.005	-0.0011	0.407175	-0.458572
Mar aden	500	0.17	0.17	0.18	0.18	0	0	0	0
Mar aden	1000	0.235	0.23	0.231	0.225	0.005	0.006	-0.267	1.3884
Muelle	1000	0.012	0	0.009	0.001	0.012	0.008	1.068	0.4272
Muelle	1000	0.018	0	0.018	0.001	0.018	0.017	0.267	2.9103
Muelle	1000	0.07	0.06	0.08	0.075	0.01	0.005	1.335	-0.4005

Composición y abundancia de zooplancton marino en dos sitios: un análisis metodológico

Yahaira Rojas

Editor: Oltan Alfaro, Coordinador: Alvaro Morales

La población animal flotante y arrastrada por corrientes de agua, conocida como zooplancton, no puede con precisión ser delimitada de otra gran comunidad pelágica en el ambiente marino, el necton. Sin embargo, el plancton es usualmente considerado como diferente al necton por su poco o inexistente poder de migración horizontal independiente (Banse, 1964; Vinogradov, 1962, 1968, 1972; en Raymont, 1983).

El plancton es capaz de migrar verticalmente (Sameoto, 1986), habitando todas las capas del océano hasta la mayor profundidad muestreada (Banse, 1964; Vinogradov, 1962, 1968, 1972; en Raymont, 1983).

Según el tamaño de los organismos, el zooplancton es clasificado como nanoplancton ($< 2 \mu\text{m}$), ultramicroplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm), mesoplancton (200-2000 μm) y megaplancton ($> 2000 \mu\text{m}$) (Dussart, 1965; en Raymont, 1983). Debido a este gran rango de tamaños, es imposible estimar por un único método de muestreo, la cantidad total de zooplancton. De tal forma que es muy importante la selección del método más adecuado según los intereses del investigador, siendo el tamaño del poro de la red un factor crítico en la selección de los organismos (Raymont, 1983).

El objetivo del presente trabajo es comparar el efecto producido por diversas formas de muestreo (redes y arrastres diferentes) sobre la composición y abundancia de organismos zooplanctónicos en dos estaciones.

MÉTODOS

El estudio fue realizado durante los días 14, 15 y 16 de enero de 1999. Durante los dos primeros días se trabajó en dos estaciones, una frente a Puerto Golfito, provincia de Puntarenas, denominada así Estación Golfito (EG). La otra fue ubicada dentro del Golfo Dulce, aproximadamente a 500 m de Punta Larga, siendo este nombre tomado para la estación (EP). En ambos días se realizaron en cada sitio dos formas de arrastre en la superficie del agua: circular y lineal, siendo utilizada en el primer día una red cónica con abertura de 0.1885 m², longitud de 2.5 m y un tamaño de poro de 280 μm . Para el segundo día se utilizó una red rectangular con 0.5 m² de abertura, 3.5 m de largo y un poro de 1000 μm . Los arrastres fueron realizados durante 5 minutos a una velocidad de aproximadamente un nudo, a excepción del arrastre lineal en EG durante el primer día, donde por error el tiempo fue un poco menor (4.75 min.).

En el tercer día se trabajó únicamente en la EP, efectuándose dos arrastres verticales, uno para cada tipo de red, desde 20 m de profundidad hasta la superficie.

En estos tres días, previo al muestreo de zooplancton, se midieron diversas condiciones ambientales (cuadro 1), empleando un refractómetro para la obtención de la salinidad y un disco de Secchi para estimar la penetrancia de luz o claridad del agua. La nubosidad se estimó en términos de octavos.

En el campo, las muestras fueron fijadas en formalina aproximadamente al 5%. Posteriormente en el laboratorio fueron preservadas en alcohol al 70%. El siguiente paso fue la toma de submuestras, para lo que se utilizó un separador de plancton Folsom. Las fracciones finales variaron entre 1/8 y 1/64 de la muestra original, tomando como criterio la densidad de zooplancton observada en ellas.

Los organismos fueron identificados y cuantificados por taxa, para luego calcular su abundancia por m³ filtrado.

Para analizar la similitud en cuanto a presencia o ausencia de los diversos grupos en las muestras, se utilizó el Índice de Jaccard y para determinar si diferían significativamente en cuanto a la abundancia de los distintos taxa fue empleada la prueba de Chi-cuadrado.

RESULTADOS

Las condiciones ambientales durante el tiempo de muestreo son indicadas en el cuadro 1 junto con la forma o tipo de arrastre y la hora en que se efectuaron.

En cuanto a la abundancia por m³, en la EG con la red de 280 μm , fueron los copépodos, seguidos por los cladóceros, los predominantes en el arrastre lineal (fig. 1a). En el arrastre lineal con la red de 1000 μm Copepoda es de nuevo el grupo más abundante, seguido por las larvas de decápodos (zoeas de cangrejo y larvas de camarón). Estos dos grupos pero en orden invertido fueron los de mayor abundancia en el arrastre circular con la misma red (fig. 2 a). En este mismo tipo de arrastre, se aprecia la gran abundancia de moluscos con la red de poro menor. Le siguen Copepoda y las

larvas de decápodos, siendo los cladóceros menos abundantes. En esta estación los moluscos, abundantes para la red de poro más pequeño, se ausentan por completo para la red de poro mayor (figs. 4 y 5 c). Existe una gran diferencia también de cladóceros cuando se comparan las redes (figs. 1 y 2 a).

En la EP, los ostrácodos y copépodos predominan en la red de 280 μm , tanto para el arrastre circular como el lineal (figs. 1 y 2 b), disminuyendo en la de mayor poro, de manera drástica para el primer grupo. Ambos taxos son desplazados por Mollusca en el caso del arrastre vertical con la red de 280 μm (fig. 3 a), estando estos últimos organismos ausentes en el arrastre horizontal con ambas redes (fig. 3 a y b).

Es en esta estación en la que se dan las mayores diferencias por forma de arrastre, siendo los grupos Chaetognatha, Ostracoda y Copepoda los que mayor difieren en las muestras recolectadas con red de poro 1000 μm . La situación anterior se repite para el segundo y tercer grupo junto con los cladóceros con la red de 280 μm (cuadro 2) y para los ostrácodos cuando se comparan ambas redes según la forma de arrastre (cuadro 3).

Con la red de 1000 μm son los copépodos los que predominan en los tres arrastres, seguido por los ostrácodos en arrastre circular y vertical y por los chaetognatos en el lineal. Son los moluscos para el arrastre vertical con esta red, el tercer grupo en abundancia.

La clasificación "Otros", la cual incluye larvas de poliquetos, de equinodermos, de sipuncúlidos, de braquiópodos, de espiónidos, bivalvos, radiolarios, huevos y larvas de pez, resultó ser mucho menos abundante con la red de 1000 μm comparada con la de 280 μm , sin importar las otras variables. Cada taxa que conforma esta agrupación, se puede observar en detalle en el apéndice de este documento.

Los urocordados (salpas y apendicularias) a excepción de los dos arrastres verticales fueron siempre raros en las muestras (figs 1, 2 y 3). El zooplancton gelatinoso fue también relativamente raro.

Las larvas de Decapoda y de otros crustáceos (Stomatopoda, Cirripedia e Isopoda) resultaron más abundantes en EG. Chaetognatha, aunque menos frecuente en la red de mayor poro, siempre estuvo presente.

La diferencia entre sitios en cuanto a abundancia de moluscos y ostrácodos fue bastante grande en ambas formas de arrastre con la red de 280 μm (cuadro 4).

Cuando se compararon los tipos de arrastre (vertical y horizontal), todos los grupos mostraron ser significativamente diferentes con la red de poro menor y casi todos con la red de 1000 μm (cuadro 5).

En términos generales, con la red de 280 μm , en EG hubo más plancton, seguido por EP con esta misma red. En tercer lugar está EG con la malla más grande, siendo así la menor abundancia por m^3 la obtenida en EP con poro de 1000 μm .

Referente a la composición de las muestras, la mayor similitud (100 %) fue para las muestras obtenidas con diferente forma de arrastre en EG con la red de 1000 μm (cuadro 6), mientras que en EP con arrastre lineal y diferente red esta similitud fue de un 40%.

DISCUSIÓN

Muestras de zooplancton marino frecuentemente contienen animales de muy diferentes tamaños (George y White, 1985). Sin embargo, el zooplancton de los mares tropicales está determinado por formas pequeñas, menores a 500 μm (A. Morales, com.pers.). Bajo estas circunstancias, una red de poro de 280 μm es capaz de atrapar más organismos que una red de 1000 μm . Además, la eficiencia de una red depende no sólo de su porosidad sino del área superficial de filtración. Según Raymont (1983), las redes cónicas, en ausencia de otros factores complicantes, poseen una alta eficiencia de filtración. Así, ambos factores se pudieron combinar para producir la marcada diferencia en abundancia de zooplancton al muestrear con estos dos tipos de redes.

La cantidad de zooplancton el cual podría pasar a través de una red es variable, dependiendo de muchos factores: elasticidad de la red, velocidad de arrastre, cantidad de obstáculos, la forma de los animales y otras características de las especies como posesión de espinas, apéndices y su capacidad para evadir la red, variable difícil de cuantificar (Raymont, 1983). Es difícil también comparar los resultados de captura de diferentes tipos de red, particularmente con redes de anillo (circulares), las cuales son mucho menos eficientes en capturar zooplancton (Sameoto, 1986).

Algunos posibles factores que influyen la distribución vertical de amplias categorías taxonómicas son depredación generalista (no selectiva), temperatura y distribución de biomasa de fitoplancton (Greenblatt, 1982). Según Davis y Wiebe (1985), la distribución vertical de biomasa de zooplancton es grandemente controlada por factores tróficos. Mencionan por ejemplo que dentro de una región conocida como "thermostad" en el Golfo Dulce, el zooplancton más pequeño (hervívoros y omnívoros) incluyendo copépodos, larvas de crustáceos y eufásidos fueron dominantes. Mientras que más abajo, grandes carnívoros como medusas, ctenóforos, peces y decápodos dominan.

Copepoda fue un grupo muy abundante en ambos sitios. Con pocas excepciones este taxa es el constituyente dominante del plancton (Raymont, 1983). Cladocera tomó relevancia en la EG comparada con la EP. Según Raymont

(1983), este grupo puede ser de gran importancia en aguas costeras. Los cladóceros son susceptibles a la salinidad, no tolerando concentraciones muy altas. Esta es una posible razón por la que están en mayor abundancia en EG, donde los niveles de sal son menores debido a una mayor influencia del aporte de agua dulce de los ríos cercanos (A. Morales, com. pers.). Los datos del cuadro 1 no dan el apoyo suficiente a esta hipótesis, debido a la puntualidad de los mismos. Posiblemente la diferencia en la salinidad entre sitios aumente con un mayor muestreo.

Es muy probable que los mayores porcentajes de las larvas de decápodos en EG se deban al papel del manglar como criadero para estos crustáceos, mientras que la mayor abundancia de moluscos para este sitio con la red de 280 μm en arrastre circular quizás se deba a un agrupamiento de estos organismos formando un parche sobre el cual la red fue lanzada. Estudios previos no dejan duda que el plancton tiene una distribución agregada o en parches (Greenblatt, 1982). Esto no sucedió con la red de 1000 μm debido posiblemente a que el tamaño del poro no permite la captura de muchos de los organismos.

Los ostrácodos son frecuentemente el segundo grupo más abundante en los trópicos, después de los copépodos (Boltovskoy, 1981). Este grupo fue mucho más abundante en EP que en EG, contrario a lo que se esperaba basado en el hecho de que este grupo es en gran parte detritívoro (A. Morales, com. pers.), siendo este recurso más abundante en EG. Tal vez esto se debe a una alta competencia con los copépodos u otro grupo dominante en dicha estación. Numerosos estudios en aguas costeras y oceánicas han mostrado que el zooplancton es heterogéneamente distribuido con la profundidad (Vinogradov, 1970 en Fragopoulou y Lykakis, 1990). Las razones de esto incluye tanto comportamiento activo del zooplancton (por ejemplo la migración vertical y ontogenética) como respuestas pasivas a la hidrografía cambiante (Fragopoulou y Lykakis, 1990).

La mayoría de los moluscos colectados eran terópodos, grupo que migra verticalmente a través de la columna de agua. Se ha observado el comportamiento natatorio de algunas de las especies, destacándose la reacción ante estímulos externos, la cual es la retracción y el consecuente hundimiento (Boltovskoy, 1981). Según este autor, tal movimiento pasivo podría sugerir que la evasión de redes horizontales puede ser mayor a las verticales. La anterior explicación podría ser válida también para los urocordados, grupo muy poco frecuente en las muestras tomadas en la superficie.

La poca diferencia en la abundancia de ostrácodos al comparar tipos de arrastre (vertical y horizontal) efectuados con la red de 280 μm y la gran diferencia para la misma comparación pero con la red de 1000 μm , crea sospecha de una distribución diferencial de tamaños en la columna de agua. Con la red de menor poro se pueden atrapar tanto adultos como juveniles, mientras que la de mayor tamaño de poro es más eficaz para atrapar los adultos, que al parecer por los resultados son de mayor escasez en la superficie que en niveles más abajo.

Los quetognatos quizás no fueron tan abundantes debido a su alta movilidad y capacidad de migración vertical, la cual debe ser tomada en consideración al interpretar los resultados ya que permite a los pláncteres evadir las redes (Boltovskoy, 1981). Sin embargo, fue en la red de apertura más pequeña donde resultaron más frecuentes; red que supuestamente permite más sus escapatorias (Boltovskoy, 1981). En la red de 1000 μm es menor la evasión, pero una mayor cantidad de individuos pasan a través del poro. Al parecer en la captura de este grupo fue más importante el tamaño de la malla, posiblemente por la existencia de muchos juveniles.

Con base en estos muestreos, se puede concluir que cuando se comparan tipos o formas de arrastre, es mejor utilizar una red de poro pequeño ya que al aumentar el número de individuos que se pueden atrapar, las diferencias observadas son efecto principalmente del arrastre y no del poro utilizado.

Es posible que la abundancia mayor de zooplancton en EG se deba a la utilización de ciertos sectores costeros como el manglar para sitio de desove y criadero de muchas especies de crustáceos. También la mayor cantidad de detritus en las aguas de esta estación, debido a la cercanía con la costa puede aumentar la abundancia de organismos que explotan tal recurso, así como de depredadores de estos detritívoros.

BIBLIOGRAFÍA

- Boltovskoy, D. (ed). 1981. Atlas del zooplancton marino del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación especial de INIDEP, Argentina. 936 p.
- Davis, C. S. Y P.H. Wiebe. 1985. Macrozooplankton Biomass in a Warm-Core Gulf Stream Ring: Time Series Changes in Size Structure, Taxonomic Composition, and Vertical Distribution. *Journal of Geophysical Research*, 90:8871-8884.
- Fragopoulou, N. y J.J. Lykakis. 1990. Vertical distribution and nocturnal migration of zooplancton in relation to the development of the seasonal thermocline in Patraikos Gulf. *Marine Biology*, 104:381-387.
- George, D.G. y N.J. White. 1985. The relationship between settled volume and displacement volume in samples of freshwater zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 7:411-414.
- Greenblatt, P.R. 1982. Small-Scale Horizontal Distributions of Zooplankton Taxa. *Marine Biology*, 67:97-111.
- Raymont, J.E.G. 1983. Plankton and Productivity in the Oceans. Vol. II. Zooplankton. Pergamon Press. 824 p.

Sameoto, D.D. 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical of mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Marine Biology*, 93:267-279.

Cuadro 1. Condiciones ambientales durante el periodo de muestreo.

Estación	Golfito		Golfito		Punta Larga		Punta Larga		Punta Larga	
Día	1		2		1		2		3	
Salinidad (ppm)	26		25		29		28		27	
Nubosidad	2/8		1/8		5/8		5/8		1/8	
Cn O2 (mg/l)	5.85		4.36		6.21		6.13		4.31	
% Saturación O2	85		65		85		93.5		65.3	
Temperatura agua (°C)	29		28.9		29		29.5		29.7	
Transparencia (m)	2.6		3		5.2		3.37		5.3	
Tipo de arrastre	Lineal	Circular	Lineal	Circular	Lineal	Circular	Lineal	Circular	Vertical	Vertical
Hora de muestreo	9:00	9:10	8:08	8:16	8:30	8:40	7:40	7:30	7:30	7:40
Oleaje	No	no	no	no	no	no	moderado	moderado	ND	ND
Distancia (min)	1n/4.75	1n/5	1n/5	1n/5			1n/5	1n/5	ND	ND
Corriente	Suave	suave	suave	suave	suave	suave	fuerte	Fuerte	ND	ND

ND: No Determinado

Cuadro 2. Valores de la prueba Chi-cuadrado obtenidos en la comparación de la abundancia por m³ de los grupos según forma de arrastre (lineal vs circular). 1 g.l.

Red Estación Grupo	1000 µm				280 µm			
	Punta Larga		Golfito		Punta Larga		Golfito	
	Valor	p	Valor	p	valor	P	valor	p
Ostracoda	16.000	6E-05	1.195	0.274	267.655	0.000	0.145	0.704
Copepoda	21.029	5E-06	49.706	0.000	12.423	0.000	6.455	0.011
Cladocera			0.077	0.782	33.500	0.000	115.003	0.000
Gelatinoso	3.571	0.059	2.778	0.096			9.175	0.002
Chaetognatha	33.800	0.000	0.490	0.484	2.777	0.096	2.958	0.085
Mollusca	2.000	0.157	1.000	0.317	3.000	0.083	68.503	0.000
Urochordata	1.000	0.317	1.000	0.317	0.000	1.000	1.621	0.203
Larvas Decapoda	2.711	0.100	2.273	0.132	0.016	0.899	2.685	0.101
Larvas otros crustáceos	1.000	0.317	12.448	0.000			43.088	0.000
Otros	10.000	0.002	5.000	0.025	2.113	0.146	8.238	0.004
TOTAL	91.111	0.000	75.967	0.000	321.484	0.000	257.871	0.000

Cuadro 3. Valores de la prueba Chi-cuadrado obtenidos en la comparación de la abundancia por m³ de los grupos según tipo de red (280 µm vs 1000 µm). 1 g.l.

Forma arrastre Estación Grupo	Lineal				Circular			
	Punta Larga		Golfito		Punta Larga		Golfito	
	valor	p	valor	P	valor	P	valor	P
Ostracoda	6106.597	0.000	62.091	0.000	2084.124	0.000	94.875	0.000
Copepoda	384.523	0.000	748.474	0.000	430.421	0.000	876.002	0.000
Cladocera			1519.563	0.000	344.178	0.000	416.073	0.000
Gelatinoso	0.584	0.445	35.732	0.000	0.195	0.659	1.363	0.243
Chaetognatha	50.881	0.000	17.027	0.000	118.327	0.000	3.284	0.070
Mollusca	0.584	0.445	789.549	0.000	20.214	0.000	1772.260	0.000
Urochordata	30.822	0.000			24.732	0.000	5.581	0.018
Larvas Decapoda	4.764	0.029	138.438	0.000	19.317	0.000	186.411	0.000
Larvas otros crustáceos	0.097	0.755	281.276	0.000			0.898	0.343
Otros	626.712	0.000	292.119	0.000	713.978	0.000	179.795	0.000
TOTAL	7205.564	0.000	3884.269	0.000	3755.487	0.000	3536.541	0.000

Cuadro 4. Valores de la prueba Chi-cuadrado obtenidos en la comparación de la abundancia por m³ de los grupos según sitio (Estación Golfito vs Estación Punta Larga). 1 g.l.

Forma arrastre	Lineal				Circular			
	280 µm		1000 µm		280 µm		1000 µm	
Red	valor	P	valor	p	valor	P	Valor	p
Grupo								
Ostracoda	495.245	0.000	12.800	0.000	158.404	0.000	1.508	0.219
Copepoda	35.518	0.000	0.388	0.533	60.963	0.000	4.235	0.000
Cladocera	304.788	0.000	12.000	0.001	40.666	0.000	14.000	0.000
Gelatinoso	9.591	0.002	0.250	0.617			10.563	0.001
Chaetognatha	2.037	0.154	0.532	0.466	3.924	0.048	13.838	0.000
Mollusca	155.591	0.000	1.143	0.285	666.462	0.000	1.000	0.317
U rochordata	2.815	0.093			0.250	0.617	0.250	0.617
Larvas Decapoda	77.488	0.000	116.095	0.000	189.142	0.000	192.272	0.000
Larvas otros crustáceos	61.810	0.000	6.750	0.009	14.000	0.000	48.000	0.000
Otros	0.067	0.796	10.000	0.002	17.979	0.000	5.000	0.025
TOTAL	1144.952	0.000	159.957	0.000	1151.789	0.000	300.555	0.000

Cuadro 5. Valores de la prueba Chi-cuadrado obtenidos en la comparación de la abundancia por M³ de los grupos según tipo de arrastre (Vertical vs Horizontal). 1 g.l.

Red	280 µm		1000 µm	
	valor	P	valor	p
Grupo				
Ostracoda	867.664	0.000	442.127	0.000
Copepoda	958.423	0.000	1.176	0.278
Cladocera	99.009	0.000	94.750	0.000
Gelatinoso	13.312	0.000	33.009	0.000
Chaetognatha	56.074	0.000	2.678	0.102
Mollusca	2167.378	0.000	403.346	0.000
Urochordata	363.739	0.000	319.781	0.000
Larvas Decapoda	46.790	0.000	8.102	0.004
L arvas otros crustáceos	6.656	0.010	1.844	0.174
Otros	91.050	0.000	65.141	0.000
TOTAL	4570.094	0.000	1371.954	0.000

Cuadro 6. Porcentajes de similitud de zooplancton según sitio, arrastre y tipo de red obtenidos utilizando el índice de Jaccard (S_j).

Por sitio	%	Por arrastre	%	Por red	%
GC280-PC280	76.9	GC280-GC280	68.7	GL280-GL1000	50.0
GL280-PL280	46.7	GL1000-GC1000	100.0	GC280-GC1000	42.7
GC1000-PC1000	50.0	PL280-PC280	63.6	PL280-PL1000	40.0
GL1000-PL1000	62.5	PL1000-PC1000	57.1	PC280-PC1000	66.7
		PV280-PH280	58.3		
		PV1000-PH1000	50.0		

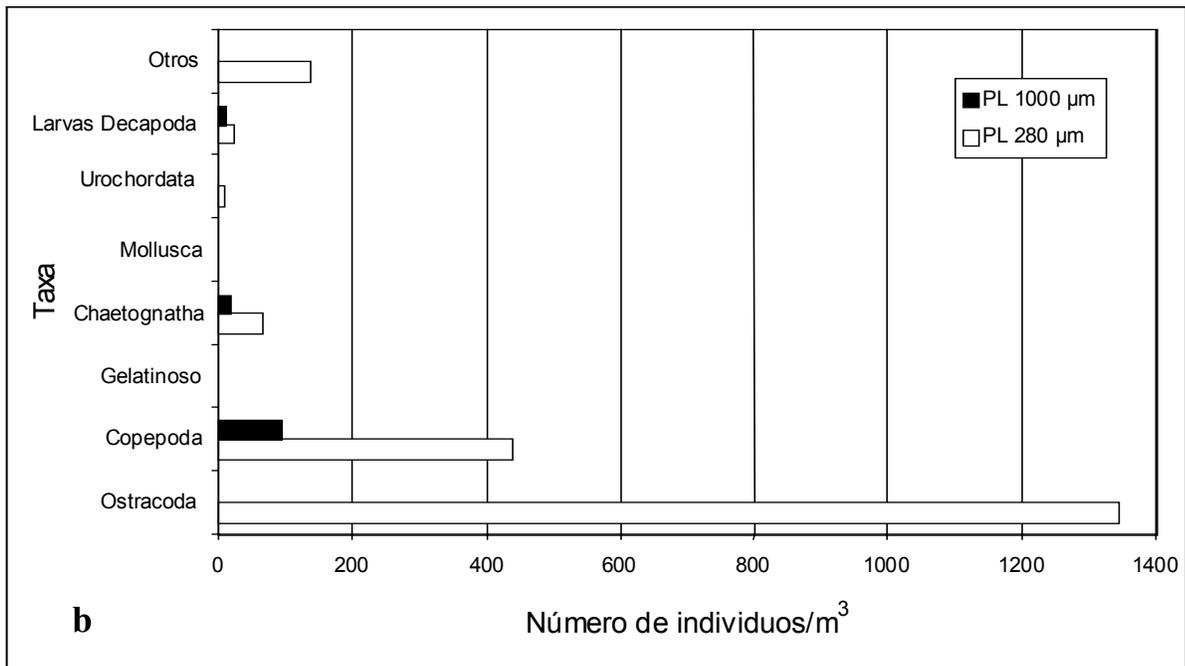
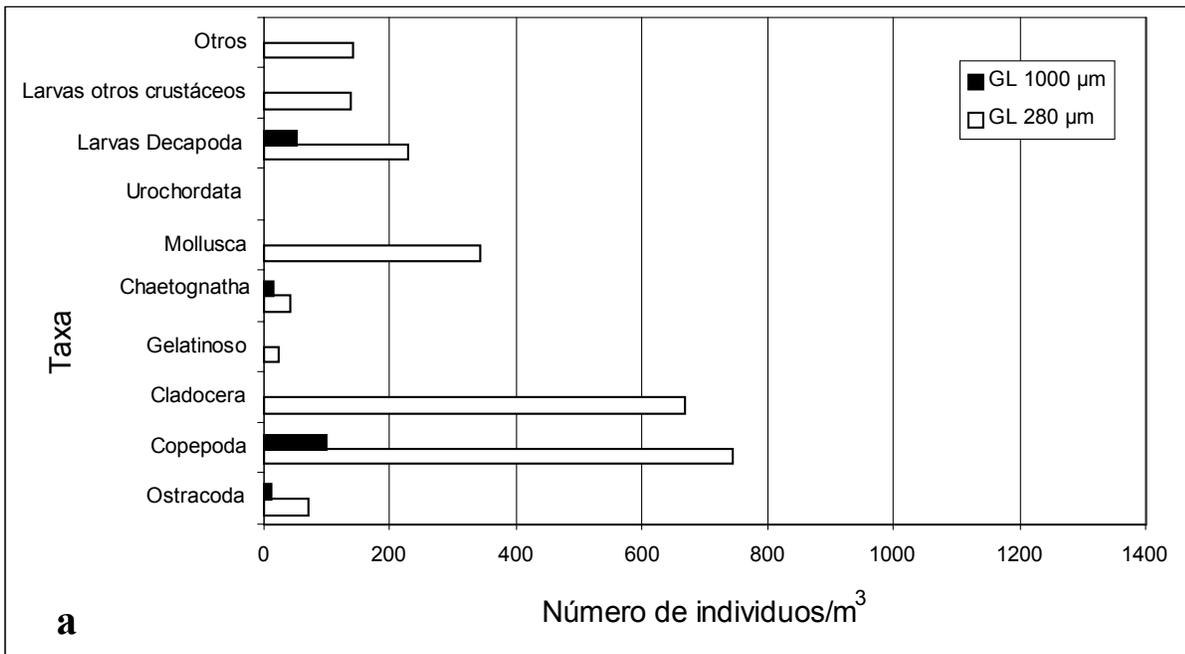


Fig. 1. Abundancia de individuos por m³ de agua filtrada según sitio y tamaño del poro de la red, enero de 1999. GL=Estación Golfito arrastre lineal, PL=Estación Punta Larga arrastre lineal.

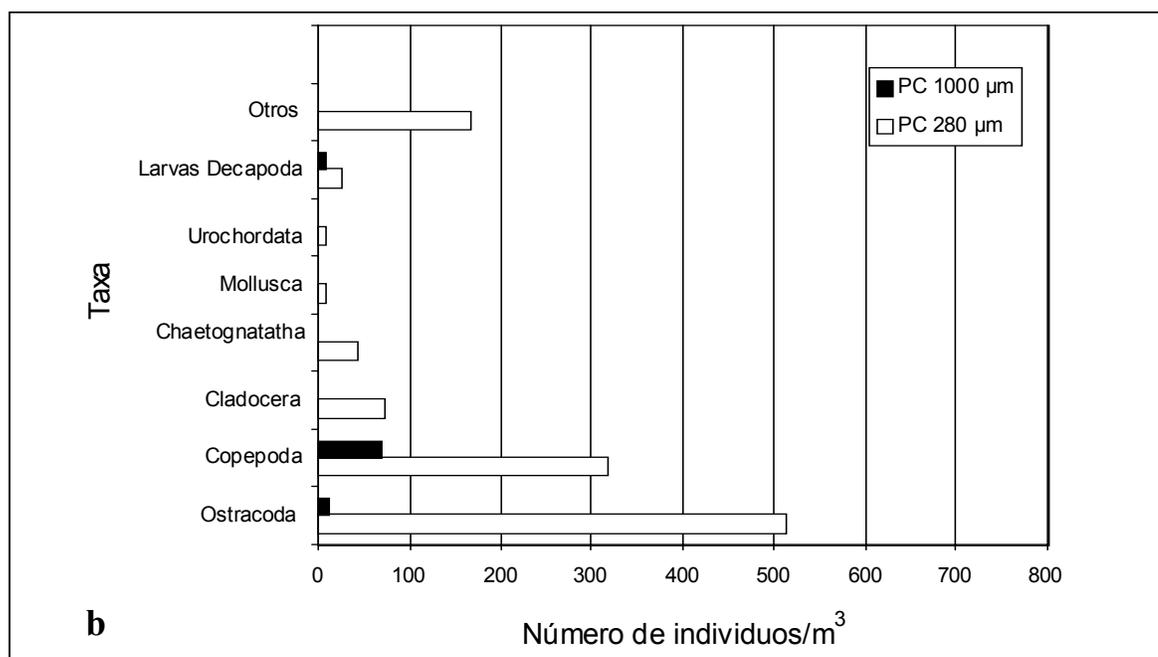
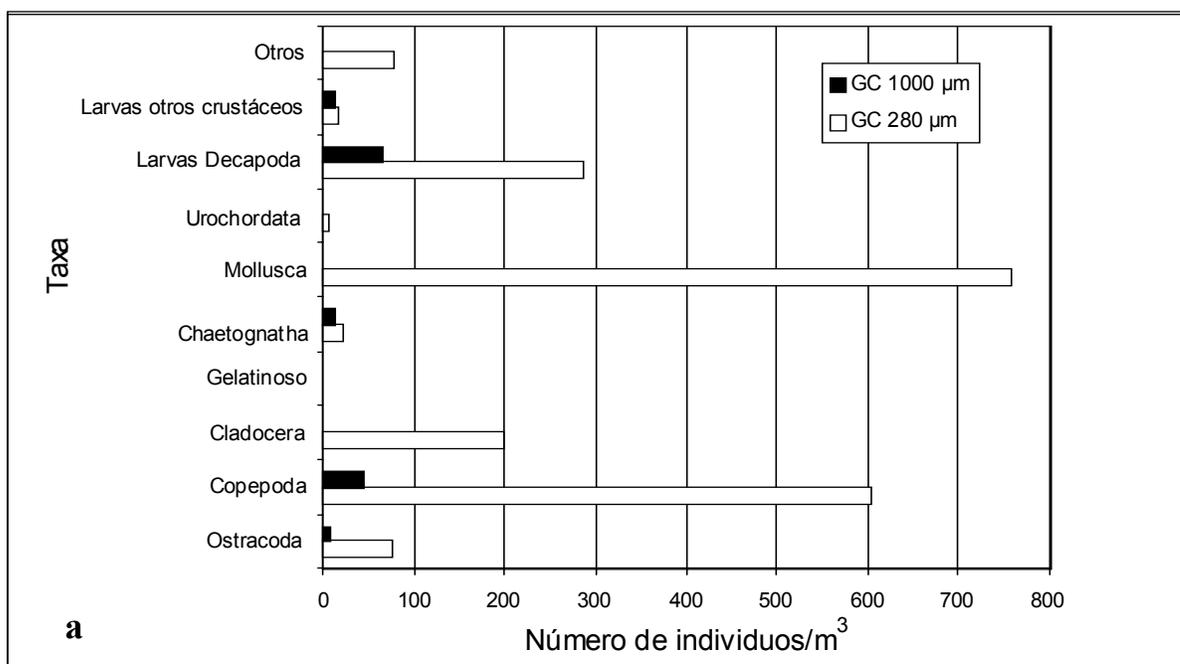


Fig. 2. Abundancia de individuos por m^3 de agua filtrada según sitio y tamaño del poro de la red, enero de 1999. GC=Estación Golfito arrastre circular, PC=Estación Punta Larga arrastre circular.

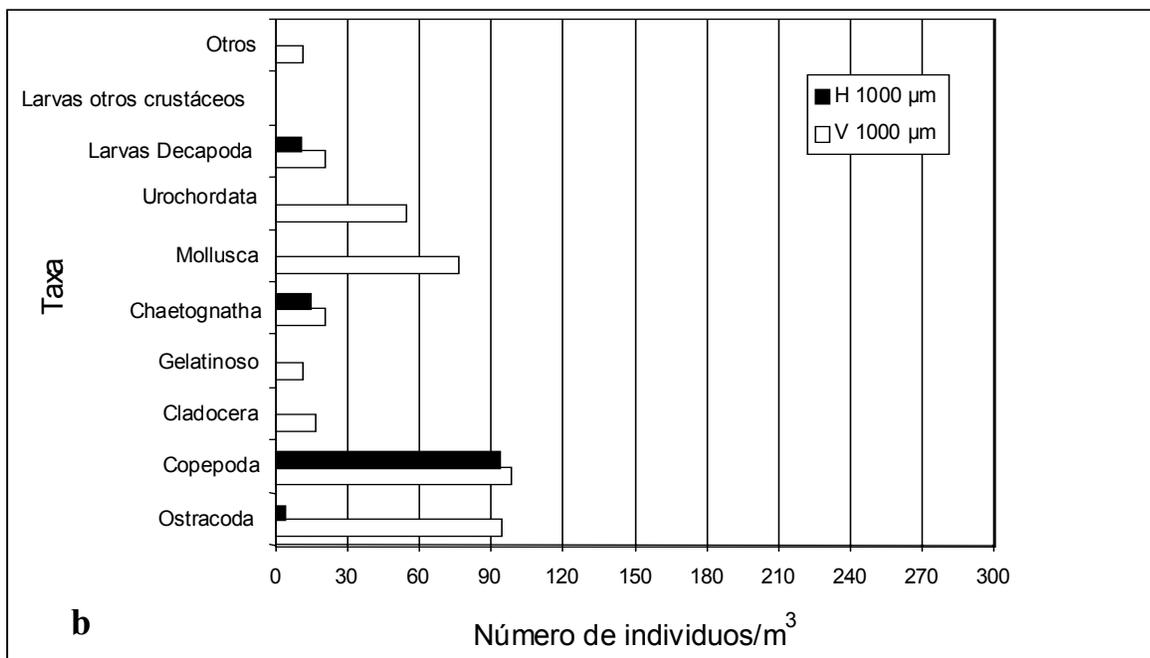
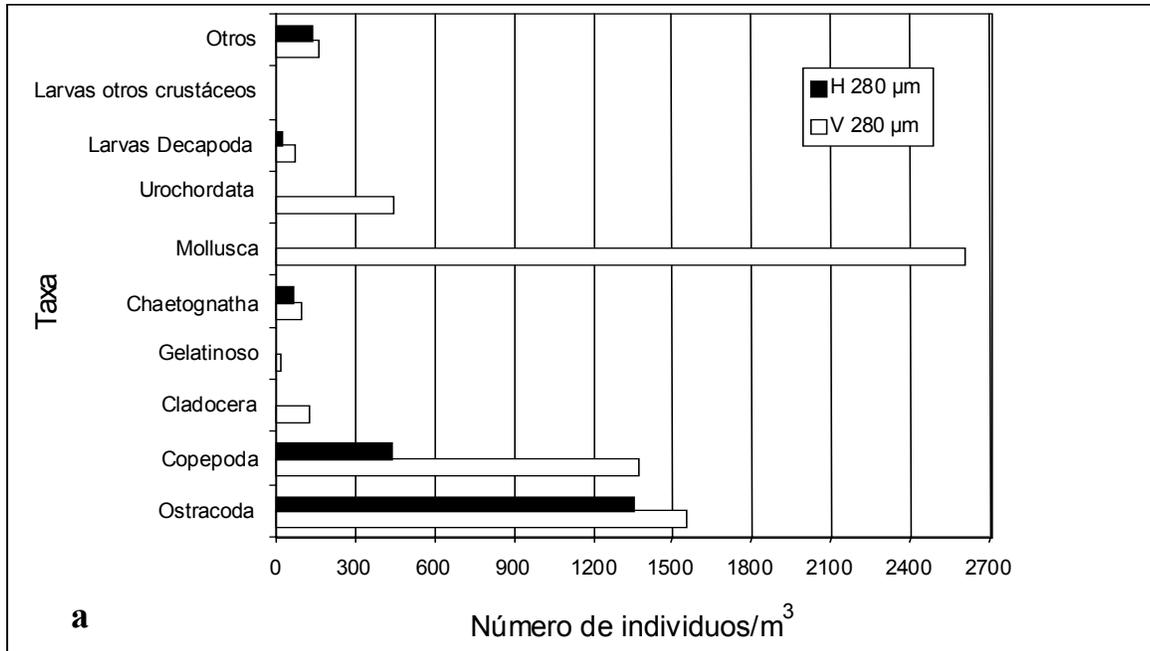


Fig. 3. Abundancia de individuos por m³ de agua filtrada según tipo de arrastre y tamaño del poro de la red, Estación Punta Larga, enero de 1999. V=arrastre vertical, H=arrastre horizontal.

APENDICE

pl=Punta Larga, g=Golfito, l=lineal, c=circular, v=vertical

día	red (μm)	estación	arrastre	grupo	# indvs	vol filtrado	alícuota	# indvs/m ³
1	280	pl	l	Ostracoda	613	29,2	1/64	1343,56164
1	280	pl	l	<i>Corycaeus</i>	19	29,2	1/64	41,6438356
1	280	pl	l	<i>Oithona</i>	3	29,2	1/64	6,57534247
1	280	pl	l	Calanidae	156	29,2	1/64	341,917808
1	280	pl	l	Chaetognatha	28	29,2	1/64	61,369863
1	280	pl	l	Apendicularia	2	29,2	1/64	4,38356164
1	280	pl	l	<i>Oncaea</i>	21	29,2	1/64	46,0273973
1	280	pl	l	<i>Salpa</i>	1	29,2	1/64	2,19178082
1	280	pl	l	Zoeae	3	29,2	1/64	6,57534247
1	280	pl	l	Larva pez	3	29,2	1/64	6,57534247
1	280	pl	l	Larva camarón	7	29,2	1/64	15,3424658
1	280	pl	l	Larva Cirripedia	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Larva Decapoda	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Larva Brachiopoda	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Larva espionido	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Ctenophora	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Larva Polichaeta	3	29,2	1/64	6,57534247
1	280	pl	l	Huevos	55	29,2	1/64	120,547945
1	280	pl	l	Cangrejos	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Pteropoda	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Gastropoda	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Cladocera	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Larva Estre. Frag.	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Hidromedusas	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Bivalva	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	Larva Sipunculida	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	<i>Euterpina</i>	0	29,2	1/64	0
1	280	pl	l	TOTAL	914	29,2	1/64	2003,28767
1	280	pl	c	Ostracoda	466	29,2	1/32	510,684932
1	280	pl	c	<i>Corycaeus</i>	45	29,2	1/32	49,3150685
1	280	pl	c	<i>Oithona</i>	1	29,2	1/32	1,09589041
1	280	pl	c	Calanidae	240	29,2	1/32	263,013699
1	280	pl	c	Chaetognatha	37	29,2	1/32	40,5479452
1	280	pl	c	Apendicularia	5	29,2	1/32	5,47945205
1	280	pl	c	<i>Oncaea</i>	1	29,2	1/32	1,09589041
1	280	pl	c	<i>Salpa</i>	1	29,2	1/32	1,09589041
1	280	pl	c	Zoeae	19	29,2	1/32	20,8219178
1	280	pl	c	Larva pez	11	29,2	1/32	12,0547945
1	280	pl	c	Larva camarón	2	29,2	1/32	2,19178082
1	280	pl	c	Larva Cirripedia	0	29,2	1/32	0
1	280	pl	c	Larva Decapoda	0	29,2	1/32	0
1	280	pl	c	Larva Brachiopoda	0	29,2	1/32	0
1	280	pl	c	Larva espionido	0	29,2	1/32	0
1	280	pl	c	Ctenophora	0	29,2	1/32	0
1	280	pl	c	Larva Polichaeta	0	29,2	1/32	0
1	280	pl	c	Huevos pez	132	29,2	1/32	144,657534
1	280	pl	c	Cangrejos	0	29,2	1/32	0

APENDICE (continuación)

día	red (μ m)	estación	arrastre	grupo	# indvs	vol filtrado	alícuota	# indvs/m ³
1	280	PI	c	Pteropoda	4	29,2	1/32	4,38356164
1	280	PI	c	Gastropoda	2	29,2	1/32	2,19178082
1	280	PI	c	Cladocera	67	29,2	1/32	73,4246575
1	280	PI	c	Larva Estre. Frag	0	29,2	1/32	0
1	280	PI	c	Hidromedusas	0	29,2	1/32	0
1	280	PI	c	Bivalva	8	29,2	1/32	8,76712329
1	280	PI	c	Larva Sipunculida	1	29,2	1/32	1,09589041
1	280	PI	c	<i>Euterpina</i>	1	29,2	1/32	1,09589041
1	280	PI	c	TOTAL	1043	29,2	1/32	1143,0137
1	280	G	l	Ostracoda	29	27,4	1/64	67,7372263
1	280	G	l	<i>Corycaeus</i>	85	27,4	1/64	198,540146
1	280	G	l	<i>Oithona</i>	5	27,4	1/64	11,6788321
1	280	G	l	Calanidae	228	27,4	1/64	532,554745
1	280	G	l	Chaetognatha	17	27,4	1/64	39,7080292
1	280	G	l	Apendicularia	0	27,4	1/64	0
1	280	G	l	<i>Oncaea</i>	0	27,4	1/64	0
1	280	G	l	<i>Salpa</i>	0	27,4	1/64	0
1	280	G	l	Zoeae	40	27,4	1/64	93,4306569
1	280	G	l	Larva pez	10	27,4	1/64	23,3576642
1	280	G	l	Larva camarón	58	27,4	1/64	135,474453
1	280	G	l	Larva Cirripedia	58	27,4	1/64	135,474453
1	280	G	l	Larva Decapoda	0	27,4	1/64	0
1	280	G	l	Larva Brachiopoda	1	27,4	1/64	2,33576642
1	280	G	l	Larva espionido	0	27,4	1/64	0
1	280	G	l	Ctenophora	1	27,4	1/64	2,33576642
1	280	G	l	Larva Polichaeta	3	27,4	1/64	7,00729927
1	280	G	l	Huevos	32	27,4	1/64	74,7445255
1	280	G	l	Cangrejos	2	27,4	1/64	4,67153285
1	280	G	l	Pteropoda	90	27,4	1/64	210,218978
1	280	G	l	Gastropoda	56	27,4	1/64	130,80292
1	280	G	l	Cladocera	286	27,4	1/64	668,029197
1	280	G	l	Larva Estre. Frag	1	27,4	1/64	2,33576642
1	280	G	l	Hidromedusas	8	27,4	1/64	18,6861314
1	280	G	l	Bivalva	12	27,4	1/64	28,0291971
1	280	G	l	Larva Sipunculida	0	27,4	1/64	0
1	280	G	l	<i>Euterpina</i>	0	27,4	1/64	0
1	280	G	l	TOTAL	1022	27,4	1/64	2387,15328
1	280	G	l	Ostracoda	34	29,2	1/64	74,5205479
1	280	G	c	<i>Corycaeus</i>	155	29,2	1/64	339,726027
1	280	G	c	<i>Oithona</i>	0	29,2	1/64	0
1	280	G	c	Calanidae	120	29,2	1/64	263,013699
1	280	G	c	Chaetognatha	9	29,2	1/64	19,7260274
1	280	G	c	Apendicularia	2	29,2	1/64	4,38356164
1	280	G	c	<i>Oncaea</i>	0	29,2	1/64	0
1	280	G	c	<i>Salpa</i>	0	29,2	1/64	0
1	280	G	c	Zoeae	94	29,2	1/64	206,027397
1	280	G	c	Larva pez	1	29,2	1/64	2,19178082
1	280	G	c	Larva camarón	36	29,2	1/64	78,9041096
1	280	G	c	Larva Cirripedia	6	29,2	1/64	13,1506849

APENDICE (continuación)

día	red (μm)	estación	arrastre	grupo	# indvs	vol filtrado	alícuota	# indvs/m ³
1	280	G	c	Larva Decapoda	1	29,2	1/64	2,19178082
1	280	G	c	Larva Brachiopoda	0	29,2	1/64	0
1	280	G	c	Larva espionido	3	29,2	1/64	6,57534247
1	280	g	c	Ctenophora	0	29,2	1/64	0
1	280	g	c	Larva Polichaeta	3	29,2	1/64	6,57534247
1	280	g	c	Huevos	13	29,2	1/64	28,4931507
1	280	g	c	Cangrejos	0	29,2	1/64	0
1	280	g	c	Pteropoda	230	29,2	1/64	504,109589
1	280	g	c	Gastropoda	115	29,2	1/64	252,054795
1	280	g	c	Cladocera	90	29,2	1/64	197,260274
1	280	g	c	Larva Estre. Frag	0	29,2	1/64	0
1	280	g	c	Hidromedusas	0	29,2	1/64	0
1	280	g	c	Bivalva	15	29,2	1/64	32,8767123
1	280	g	c	Larva Sipunculida	0	29,2	1/64	0
1	280	g	c	<i>Euterpina</i>	0	29,2	1/64	0
1	280	g	c	TOTAL	927	29,2	1/64	2031,78082
2	1000	pl	l	Ostracoda	16	75	1/16	3,41333333
2	1000	pl	l	Copepoda	447	75	1/16	95,36
2	1000	pl	l	Cladocera	0	75	1/16	0
2	1000	pl	l	ZoopGelatinoso	6	75	1/16	1,28
2	1000	pl	l	Chaetognatha	66	75	1/16	14,08
2	1000	pl	l	Mollusca	6	75	1/16	1,28
2	1000	pl	l	Urochordata	0	75	1/16	0
2	1000	pl	l	Larva Decapoda	49	75	1/16	10,45333333
2	1000	pl	l	Larva otros crust.	1	75	1/16	0,21333333
2	1000	pl	l	TOTAL	591	75	1/16	126,08
2	1000	pl	c	Ostracoda	48	75	1/16	10,24
2	1000	pl	c	Copepoda	320	75	1/16	68,2666667
2	1000	pl	c	Cladocera	0	75	1/16	0
2	1000	pl	c	ZoopGelatinoso	1	75	1/16	0,21333333
2	1000	pl	c	Chaetognatha	14	75	1/16	2,98666667
2	1000	pl	c	Mollusca	2	75	1/16	0,42666667
2	1000	pl	c	Urochordata	1	75	1/16	0,21333333
2	1000	pl	c	Larva Decapoda	34	75	1/16	7,25333333
2	1000	pl	c	Larva otros crust.	0	75	1/16	0
2	1000	pl	c	Larva Polichaeta	10	75	1/16	2,13333333
2	1000	pl	c	TOTAL	430	75	1/16	91,73333333
2	1000	G	l	Ostracoda	24	75	1/32	10,24
2	1000	G	l	Copepoda	235	75	1/32	100,266667
2	1000	G	l	Cladocera	6	75	1/32	2,56
2	1000	G	l	ZoopGelatinoso	2	75	1/32	0,85333333
2	1000	G	l	Chaetognatha	28	75	1/32	11,9466667
2	1000	G	l	Mollusca	1	75	1/32	0,42666667
2	1000	G	l	Urochordata	0	75	1/32	0
2	1000	G	l	Larva Decapoda	125	75	1/32	53,33333333
2	1000	G	l	Larva otros crust.	5	75	1/32	2,13333333
2	1000	G	l	Larva Polichaeta	5	75	1/32	2,13333333
2	1000	G	l	TOTAL	431	75	1/32	183,8933333
2	1000	G	c	Ostracoda	17	75	1/32	7,25333333

APENDICE (continuación)

día	red (μm)	estación	arrastre	grupo	# indvs	vol filtrado	alícuota	# indvs/m ³
2	1000	G	c	Copepoda	105	75	1/32	44,8
2	1000	G	c	Cladocera	7	75	1/32	2,98666667
2	1000	G	c	ZoopGelatinoso	7	75	1/32	2,98666667
2	1000	G	c	Chaetognatha	23	75	1/32	9,81333333
2	1000	G	c	Mollusca	0	75	1/32	0
2	1000	G	c	Urochordata	1	75	1/32	0,42666667
2	1000	G	c	Larva Decapoda	150	75	1/32	64
2	1000	G	c	Larva otros crust.	24	75	1/32	10,24
2	1000	G	c	TOTAL	334	75	1/32	142,506667
3	280	PI	v	Terópodo	298	3,77	1/32	2529,44297
3	280	PI	v	Copepoda	161	3,77	1/32	1366,57825
3	280	PI	v	Ostracoda	183	3,77	1/32	1553,31565
3	280	PI	v	<i>Limacina</i>	9	3,77	1/32	76,3925729
3	280	PI	v	Apendicularia	50	3,77	1/32	424,403183
3	280	PI	v	Zoea	5	3,77	1/32	42,4403183
3	280	PI	v	Chaetognatha	11	3,77	1/32	93,3687003
3	280	PI	v	Larva camarón	3	3,77	1/32	25,464191
3	280	PI	v	Cladocera	14	3,77	1/32	118,832891
3	280	PI	v	Larva Stomatopoda	0	3,77	1/32	0
3	280	PI	v	Larva pez	0	3,77	1/32	0
3	280	PI	v	Ciponophora	0	3,77	1/32	0
3	280	PI	v	Larva Polichaeta	6	3,77	1/32	50,928382
3	280	PI	v	Ctenophora	1	3,77	1/32	8,48806366
3	280	PI	v	Hidromedusa	1	3,77	1/32	8,48806366
3	280	PI	v	Salpas	2	3,77	1/32	16,9761273
3	280	PI	v	Nauplius copépodos	1	3,77	1/32	8,48806366
3	280	PI	v	Huevos pez	13	3,77	1/32	110,344828
3	280	PI	v	Radiolaria	0	3,77	1/32	0
3	280	PI	v	TOTAL	758	3,77	1/32	6433,95225
3	1000	PI	v	Pteropoda	93	10	1/8	74,4
3	1000	PI	v	Copepoda	122	10	1/8	97,6
3	1000	PI	v	Ostracoda	117	10	1/8	93,6
3	1000	PI	v	<i>Limacina</i>	2	10	1/8	1,6
3	1000	PI	v	Apendicularia	68	10	1/8	54,4
3	1000	PI	v	Zoeae	14	10	1/8	11,2
3	1000	PI	v	Chaetognatha	25	10	1/8	20
3	1000	PI	v	Larva camarón	11	10	1/8	8,8
3	1000	PI	v	Cladocera	20	10	1/8	16
3	1000	PI	v	Larva Stomatopoda	1	10	1/8	0,8
3	1000	PI	v	Larva pez	6	10	1/8	4,8
3	1000	PI	v	Ciponophora	4	10	1/8	3,2
3	1000	PI	v	Larva Polichaeta	5	10	1/8	4
3	1000	PI	v	Ctenophora	5	10	1/8	4
3	1000	PI	v	Hidromedusa	5	10	1/8	4
3	1000	PI	v	Salpas	0	10	1/8	0
3	1000	PI	v	Nauplius copépodos	0	10	1/8	0
3	1000	PI	v	Huevos pez	0	10	1/8	0
3	1000	PI	v	Radiolaria	2	10	1/8	1,6
3	1000	PI	v	TOTAL	500	10	1/8	400

Distribución espacial y tamaño de los individuos de una población de *Bufo melanochloris*

César Sánchez

Editor: Ricardo Valverde, Coordinadora: Susy Segura

La distribución de una población en un hábitat está determinado por la disponibilidad de recursos necesarios que permiten la supervivencia de sus individuos (Begon et.al. 1990), como por ejemplo alimento, tanto para crecimiento como para reproducción, sitios de protección, cuerpos de agua (Zug 1993). Sin embargo, dicha distribución puede estar fuertemente influenciada en cierto tiempo por un único recurso (Begon et.al. 1990). Para los anfibios y especialmente sapos, un recurso escaso son parejas (especialmente hembras), por lo que la competencia para alcanzarlas requiere de un alto costo energético (Halliday y Tejedo 1995, Mathis, et.al. 1995).

La lluvia parece ser uno de los principales factores extrínsecos que controlan la actividad reproductiva de ranas, y así como muchas especies tropicales pueden reproducirse alrededor de todo el año, otras requieren condiciones especiales para hacerlo (Duellman y Trueb 1986). Algunas especies que utilizan quebradas para reproducirse lo hacen cuando la cantidad de lluvia que cae es menor, y por ende el nivel del agua es mas bajo y la corriente menos intensa (Duellman y Trueb 1986). *Bufo melanochloris* (Savage y Villa 1986) es una especie que se reproduce durante los meses mas secos del año, y utiliza quebradas para poner sus huevos (Segura 1995). La mayoría de especies de anfibios que depositan sus huevos en charcos y algunas que utilizan quebradas forman congregaciones durante la época reproductiva (Duellman y Trueb 1986). En el caso de *Bufo melanochloris*, los machos se agrupan a cantar en playones a las orillas de las quebradas, a escasos centímetros del agua, con el fin de atraer hembras (obs. pers.).

En este proyecto estudiamos la distribución espacial de *Bufo melanochloris* a nivel de individuos, a lo largo de un sector de la quebrada Cañaza, además tratamos de determinar si dicha distribución se debe a diferencias en tamaño, para lo cual realizamos mediciones de los individuos, o si está determinado por las condiciones físicas de la quebrada.

MÉTODOS

La toma de datos se realizó los días 27, 28 y 29 de Enero de 1999 en la Quebrada La Cañaza. Se trabajó en tres segmentos divididos en 7 zonas, cada una subdividida en 5 transectos de 10 m de largo, mas un único transecto (8.1) en la zona 8. Los dos primeros segmentos presentaban cierta cobertura boscosa, ya sea sobre la quebrada, o en sus orillas, mientras que el tercero atravesaba crecimiento netamente secundario, incluyendo pastizales en ciertas áreas.

Los censos se realizaron a partir de las 19:15 hrs, y concluyeron al finalizar el recorrido de los transectos (aprox 21:00 hrs.). Para buscar los sapos se caminaba dentro del agua, para no espantarlos, ya que ellos prefieren estar en las orillas de playones.

A cada individuo capturado se le midió y marcó. Las marcas se realizaron cortando uno o varios dedos de alguna de sus extremidades, a excepción de los dedos índices de las manos. Cada una de estas marcas representan un código distinto. Se midió la longitud hocico - ano (LHA), con el fin de determinar la edad de los individuos (el crecimiento en anfibios es indeterminado (Halliday y Tejedo 1995).

Se realizó una tabla de contingencia para determinar la asociación entre la presencia – ausencia de playones y sapos, además un análisis de varianza para determinar si existían diferencias de tamaño entre zonas. Para los análisis estadísticos no se tomó en cuenta la hembra atrapada, debido a que las hembras en sapos generalmente son mas grandes que los machos (Heatwole 1995 y Stebbins and Cohen 1995), y por ser la única captura de dicho sexo

RESULTADOS

En total se capturaron 44 individuos (Cuadro 1), de los cuales únicamente 1 fue una hembra (Apéndice). Hubo 6 recapturas. La presencia de sapos en una zona está determinada por la presencia de playones. Se encontró una alta asociación entre la presencia de playones y la presencia de sapos ($\phi = 0.661$, $p = 0.222$); en 7 zonas se encontraron sapos en los playones; por el contrario únicamente en una zona se encontró un sapo fuera de un playón (Cuadro 1 y 2).

El tamaño de los individuos no se relaciona con las condiciones de cada microhábitat de la zona. No se encontraron diferencias para la longitud hocico - ano de los machos atrapados entre zonas ($f = 0.291$, $g.l. = 7$, $p = 0.931$), ni entre transectos de una misma zona ($f = 0.304$, $g.l. = 3$, $p = 0.822$). Fig 1.

A pesar del esfuerzo realizado para la captura, el número de individuos capturados fue relativamente bajo, esto debido principalmente a las condiciones climáticas imperantes durante el estudio (Cuadro 3). La primer noche se capturaron

6 individuos; durante el día hubo bastante nubosidad, y por la noche hubo luna llena y además una llovizna leve. El segundo día tuvo condiciones similares, aunque la noche estuvo mas nublada; se capturaron 10 sapos. A lo largo del tercer día el cielo estuvo completamente despejado, con temperaturas muy altas (obs. pers.), durante la noche estuvo nublado y a partir de las 19:25 hrs, hubo lluvia muy fuerte que se prolongó por casi tres horas, que provocó que la quebrada aumentara su caudal y en cuestión de 30 minutos aproximadamente, se cubrieron todos los playones. Antes de que lloviera se atraparon 19 individuos, y durante el aguacero 9.

DISCUSIÓN

Con los datos obtenidos es imposible determinar que zonas son preferidas por los machos. Aunque si se determinó que la presencia de los playones es fundamental para estos individuos. Estas áreas están localizadas en zonas donde la corriente es poco turbulenta y la pendiente del cauce es poca. Dichas características son buscadas por las hembras para depositar sus huevos, y por ende los machos se posesionan allí para atraer hembras – las cuales son muy escasas (Segura com. pers.). El transecto en donde se capturaron la mayor cantidad de individuos (8.1), presenta condiciones muy abiertas y playones tanto en las orillas como en medio de la quebrada.

No se encontró relación entre el tamaño de los sapos y la distribución a lo largo de la quebrada. Sullivan (82,83) demostró que el tamaño y la edad de machos de *Bufo woodhousei*, no están relacionadas con el acceso a mejores perchas; ni tampoco existe una relación entre el tamaño y la accesibilidad a hembras. Dada la poca información sobre la historia natural de *B. melanochloris*, no es factible afirmar que este sea el caso de dicha especie. Sin embargo, dado que no existen diferencias de tamaño entre sitios, se proponen tres hipótesis que pueden explicar este comportamiento y que además dictan la accesibilidad a hembras. 1-Únicamente los machos mas agresivos conseguirán a las hembras, 2- existen otros factores (ej: canto, condiciones de la percha, etc) que dictarán la accesibilidad, y 3-serán las hembras quienes escojan al macho. No se intenta dejar por fuera la posibilidad de que sean otras condiciones las que prevalezcan, ni tampoco una combinación de situaciones.

Aunque entre los objetivos de este trabajo no se quería analizar el efecto del clima sobre la actividad de los sapos, quedó demostrado que ellos requieren ciertas condiciones para activarse. En solo 5 minutos de captura de un día soleado, en un solo transecto, se capturaron mas individuos que en dos noches con días parcialmente nublados (Cuadro 3), a lo largo de toda el área de estudio. Esto nos indica que dicha especie es muy susceptible a los cambios climáticos, aún en espacio de pocas horas, así como se ha demostrado para otras especies de batracios (Duellman 1986).

Sin embargo hacen falta mas estudios sobre esta especie, para poder llegar a conclusiones mas sólidas. Además la importancia de estudiar esta especie radica en el poco conocimiento que se tiene de ella –y en general de las especies del Neotrópico (Heatwole 1995) – e inclusive está en duda si la población estudiada pertenece a otra especie aún no descrita (Segura 1995, Bolaños com. pers.).

BIBLIOGRAFÍA

- Begon, M., Harper, J., Townsens, C. 1990. Ecology: Individuals, populations, communities. Blackwell Scientific Publications. USA. p
- Duellman, W.E., Trueb, L. 1986. Biology of Amphibians. John Hopkins University Press. Baltimore. 670 p.
- Halliday, T.R., Tejedo, M. Intrasexual selection and alternative mating behaviour. En: Heatwole, H. (ed). Amphibian Biology. Survey Beatty & Sons. Australia. pp:432-445.
- Heatwole, H. (ed). 1995. Amphibian Biology. Survey Beatty & Sons. Australia. pp: 665-669.
- Mathis, A.R., Jaeger, G., Keen, W.H., Jucey, P., Walls, S.C., Buchanan, B.W. 1995. Agresion and Territoriality by salamanders and a comparison with the territorial behaviour of frogs. En: Heatwole, H. ed). Amphibian Biology. Survey Beatty & Sons. Australia. pp: 665-669.
- Pounds, J.A., Crump, M.L. 1994. Amphibian declines and climate disturbance : the case of the Golden Toad and Harlequin Frog. Conservation Biology 8: 72-85.
- Roberts, W.E. 1994. Evolution and ecology of arboreal egg-laying frogs. Dissertation. Ph.D. University of California. 217 p.
- Savage, J.M., Villa, R. 1986. Herpetofauna of Costa Rica. Cushing – Malloy, Inc. New York.
- Segura, S. 1995. Preferencia por sitios que aumentan el éxito reproductivo en *Bufo melanochloris* (Anura, Bufonidae) en la quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas, 1995. En: Bolaños, F. y Briceño, D. (ed.). Curso: Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica. p:176-183.
- Stebbins, R.C., Cohen, N.W. 1995. A natural history of amphibians. Princeton University Press. New Jersey. 316 p.
- Sullivan, B.K. 1982. Sexual Selection in Woodhouse toad (*Bufo woodhousei*) I. Chorus Organization. Animal Behaviour 30: 680-686.

- Sullivan, B.K. 1983. Sexual Selection in Woodhouse toad (*Bufo woodhousei*) II. Female Choice. *Animal Behaviour* 30:11-1017.
- Zug, G.R. 1993. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press. USA. 527 p.

Cuadro 1. Abundancia de individuos de *Bufo melanochloris* por zona y transecto. Golfito 1999.

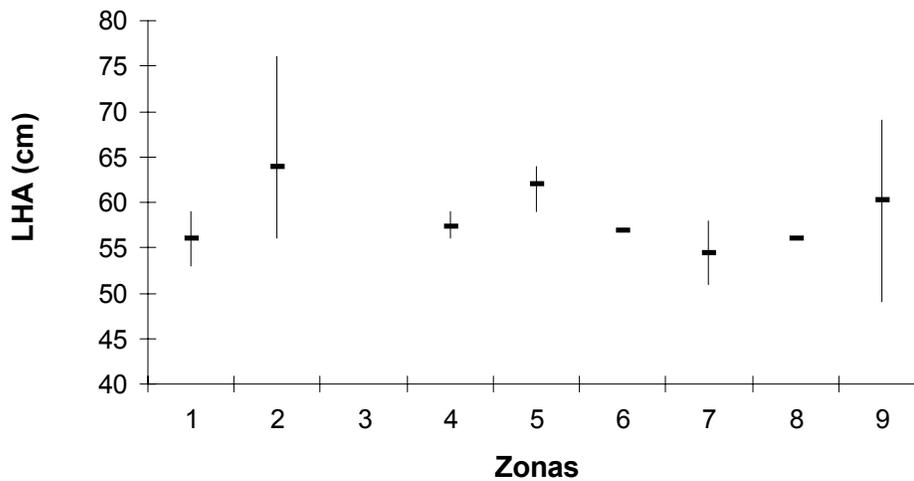
		Transectos						total
		0	1	2	3	4	5	
Zonas	0	3	0	0	0	0	0	3
	1	0	4	1	1	0	0	6
	2	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	1	0	0	2	3
	4	0	0	1	0	0	3	4
	5	0	0	0	2	0	1	3
	6	0	0	1	0	0	1	2
	7	0	0	0	1	0	0	1
	8	0	22	-	-	-	-	22
total	3	26	4	4	0	7	44	

Cuadro 2. Características de las zonas de estudio. Golfito 1999.

Zona	Vegetación	Sustrato	Playón
1	cerrada	con piedra	presente
2	cerrada	con piedra	ausente
3	abierta	ambos	presente
4	abierta	piedra	presente
5	abierta	arena	ausente
6,7,8,0	abierta	arena	presente

Cuadro 3. Condiciones climáticas imperantes durante el estudio.

Fecha	Día	Noche
27/1/99	parcialmente nublado	parcialmente nublado
28/1/99	parcialmente nublado	nublado
29/1/99	despejado	lluvia



F=0.291, g.l. 7, p = 0.931

Fig.1 . Promedio +/- desviación estándar de la longitud hocico – ano entre zonas para una población de *Bufo melanochloris*. Golfito, 1999.

Apéndice. Datos recopilados durante el estudio. INDIVIDUO: código de extremidades, LONGHA: longitud hocico – ano (cm), C/R: captura o recaptura.

INDIVIDUO	ZONA	TRANSEC	FECHA	LONGHA	SEXO	HORA	C/R
MI3-PD3	1	3	27/01/1999	56	m	19:40	R
MI3-PD3	1	2	28/01/1999	56	m	19:30	R
MI1-D2-PI5-D1	3	5	27/01/1999	57	m	19:58	C
MI2-D2-PI5-D1	6	2	27/01/1999	58	m	20:24	C
MI3-D2-PI5-D1	6	5	27/01/1999	51	m	20:30	C
MI1-D3-PI5-D1	0	0	27/01/1999	53	m	20:43	C
MI2-D3-PI5-D1	0	0	27/01/1999	59	m	20:48	C
MI3-D3-PI5-D1	8	1	28/01/1999	57	m	19:18	C
MI1-D1-PI1-D2	8	1	28/01/1999	56	m	19:21	C
MI2-D1-PI1-D2	3	2	28/01/1999	59	m	19:55	C
MI3-D1-PI1-D2	3	5	28/01/1999	56	m	20:01	C
MI1-D2-PI1-D2	4	2	28/01/1999	59	m	20:14	C
MI2-D2-PI1-D2	5	5	28/01/1999	57	m	20:18	C
MI3-D2-PI1-D2	7	3	28/01/1999	56	m	20:30	C
MI1-D3-PI1-D2	0	0	28/01/1999	61	m	20:41	C
MD3	8	1	28/01/1999	70	m	19:42	R
MI2-D3-PI1-D2	8	1	29/01/1999	61	m	19:20	C
MI3-D3-PI1-D2	8	1	29/01/1999	58	m	19:20	C
MI1-D1-PI2-D2	8	1	29/01/1999	56	m	19:20	C
MI2-D1-PI2-D2	8	1	29/01/1999	66	m	19:20	C
MI3-D1-PI2-D2	8	1	29/01/1999	54	m	19:20	C

INDIVIDUO	ZONA	TRANSEC	FECHA	LONGHA	SEXO	HORA	C/R
MI1-D2-PI2-D2	8	1	29/01/1999	61	m	19:20	C
MI2-D2-PI2-D2	8	1	29/01/1999	61	m	19:20	C
MI3-D2-PI2-D2	8	1	29/01/1999	56	m	19:20	C
MI1-D3-PI2-D2	8	1	29/01/1999	49	m	19:20	C
MI2-D3-PI2-D2	8	1	29/01/1999	49	m	19:20	C
MI3-D3-PI2-D2	8	1	29/01/1999	65	m	19:20	C
MI1-D1-PI3-D2	8	1	29/01/1999	69	m	19:20	C
MI2-D1-PI3-D2	8	1	29/01/1999	59	m	19:20	C
MI3-D1-PI3-D2	8	1	29/01/1999	64	m	19:20	C
MI1-D1-PI1-D2	8	1	29/01/1999		m	19:20	R
MI1-D2-PI3-D2	8	1	29/01/1999	65	m	19:20	C
MI2-D2-PI3-D2	8	1	29/01/1999	66	m	19:20	C
MI3-D2-PI3-D2	8	1	29/01/1999	69	m	19:20	C
MI1-D3-PI3-D2	8	1	29/01/1999	65	m	19:20	C
MI2-D3-PI3-D2	1	1	29/01/1999	70	m	19:55	C
MI3-D3-PI3-D2	1	1	29/01/1999	76	m	19:55	C
MI1-D1-PI4-D2	1	1	29/01/1999	59	m	19:55	C
MI2-D1-PI4-D2	1	1	29/01/1999	59	m	19:55	C
MI3-PD3	4	5	29/01/1999		m	19:55	R
MI3-D1-PI4-D2	4	5	29/01/1999	64	m	20:10	C
MI1-D2-PI4-D2	4	5	29/01/1999	63	m	20:10	C
MI1-D2-PI1-D2	5	3	29/01/1999		m	20:10	R
MI2-D2-PI4-D2	5	3	29/01/1999	86	h	20:15	C

Dimorfismo en la expresión sexual en el Clavelón de playa, *Hibiscus pernabucensis* (Malvaceae)

Randall Valverde

Editor: Minor Barboza, Coordinador: Oscar Rocha

La biología reproductiva de los árboles del bosque tropical tiene un gran interés para el estudio de los sistemas sexuales y mecanismos de polinización (Bawa *et al.*, 1985). Las plantas con flor muestran una gran diversidad de sistemas sexuales desde obligada autocompatibilidad a obligada autoincompatibilidad (Bawa y Beach, 1981). La mayoría de plantas producen flores hermafroditas con partes funcionales masculina y femenina en cada flor. Cerca del 80 % de las angiospermas tienen plantas con flores hermafroditas. El restante 20 % presenta algunas variaciones, cerca del 10 % tienen sexos separados y algunas otras carecen de reproducción sexual completamente reproduciéndose sin fertilización (Proctor *et al.*, 1996).

Numerosos factores ambientales pueden influenciar el éxito reproductivo de las plantas. Estos factores incluyen la categoría del vecino más cercano, cambios temporales en el número de semillas, la población, el carácter fenotípico de otros individuos de la población, el forrajeo de polinizadores y variación individual en la producción de semillas y polen (Devlin y Stephenson, 1987).

El *Hibiscus pernabucensis* es un árbol pequeño, con menos de 10 m de altura, asociado a los márgenes de manglares y estuarios. Tiene flores solitarias o agrupadas en panículas axilares, estigma capitado, ovario pentalocular, y semillas negras que maduran en una cápsula pentalobulada. También presenta dimorfismo sexual encontrándose árboles con flores hermafroditas y árboles con flores femeninas. Se encuentra distribuido en todos los países del istmo centroamericano. Ocupa suelos elevados en los bordes del manglar sin llegar a formar extensos rodales, tolera concentraciones de sal de 35 ppm. (Jiménez, 1994).

Este estudio busca evaluar si en los árboles de *Hibiscus pernabucensis* femeninos existe alguna compensación en su capacidad reproductora por la pérdida del componente masculino, en comparación con los árboles de *H. pernabucensis* con flores hermafroditas.

MÉTODOS

Este estudio se realizó en Golfito, Costa Rica, durante los días 13-14-15 de enero de 1999 en dos sitios; Puntarenitas y en las cercanías del muelle, en donde se localizaron los árboles de *Hibiscus pernabucensis*.

Se determinó el sexo de los árboles, como hermafroditas o femeninos mediante sus flores. Las plantas eran marcadas según sexo con cinta topográfica. Se recolectaron frutos, tanto de las plantas femeninas como de las hermafroditas, contándose los óvulos abortados por fruto y las semillas, estas últimas también se pesaron. También se recolectaron flores, se determinó el número de lóbulos con polen y el número de granos de polen por lóbulo.

Para calcular la receptividad del estigma se utilizó una tinción (medir actividad de peroxidasa sobre el estigma), para esto se cortó 1 lóbulo tanto de una planta hermafrodita como de una femenina y se anotó la actividad por medio de la escala mucho, poco, nada, desde las 11:00 a las 16:00 horas. También se cronometró la actividad desde las 14:22 a las 17:22. Para el análisis de los datos se realizaron ANDEVA.

RESULTADOS

La producción de semillas por fruto varía según el sexo de la planta ($f=25,5312$ $gl=1$ $p=0,0004$), siendo mayor en árboles femeninos. (Cuadro 1) La producción también varía de un árbol a otro, del mismo sexo ($f=3,4933$ $gl=5$ $p=0,0390$).

Al examinar la proporción de lóbulos con polen se encuentra un efecto significativo del sexo ($f=6,7054$ $gl=1$ $p=0,0191$), siendo en promedio mayor en las plantas hermafroditas (Cuadro 2). En cuanto en cuáles flores hay más polen, tomando el número promedio de granos de polen en lóbulos estigmáticos, se encuentran diferencias muy significativas ($f=60,7665$ $gl=1$ $p=0,001$) encontrándose más polen en plantas hermafroditas (Cuadro 3).

Con relación al peso promedio de las semillas (Cuadro 4) se tiene que no hay variación significativa entre individuos hermafroditas y femeninos ($f=2,8045$ $gl=1$ $p=0,1044$).

En cuanto a la receptividad del estigma no se presenta ninguna tendencia clara, bajando un poco al medio día y luego subiendo, al finalizar la toma de datos la receptividad era similar y alta (Fig. 1). Tampoco se observa aumento de receptividad del estigma al polen conforme pasa el tiempo (Fig. 2).

DISCUSIÓN

Las diferencias entre los sexos de *H. pernabucensis* observadas en la producción de semillas talvez sería debido a la tasa de deposición de polen en los estigmas de las plantas hermafroditas y femeninas, y esta diferencia en el número de semillas podría relacionarse con cuáles plantas reciben más polen. Pero al examinar los lóbulos con polen se encuentra que las plantas hermafroditas presentan en promedio mayor número de lóbulos con polen (Cuadro 2), y mayor número promedio de granos de polen en lóbulos estigmáticos (Cuadro 3). Teniendo que las flores femeninas reciben menos polen ,pero producen más semillas (Cuadro 1). Esto podría ser por que en los individuos hermafroditas se da autopolinización, produciendo una mayor tasa de abortos de semillas (Queller, 1983). Se ha encontrado autoincompatibilidad en una abrumadora mayoría de plantas hermafroditas en el bosque lluvioso de tierras bajas en La Selva, Costa Rica (Bawa *et al.*, 1985).

La manera como las plantas evitan la autofertilización, es por auto incompatibilidad la cual hace una barrera que dificulta o imposibilita que la flor se autofertilice aun cuando ha sido abundantemente polinizada por su propio polen. La autoincompatibilidad involucra la habilidad de la planta para discriminar entre sus propios granos de polen y los de otra planta y sólo utiliza el polen de otra planta para fertilizar los óvulos. En muchas plantas con sistemas de incompatibilidad el tubo del polen no alcanza el óvulo o es abortado. Este sistema es notable por el número de vías y mecanismos que han evolucionado en diferentes grupos de plantas, con diferentes sitios de reconocimiento y variadas respuestas (Proctor *et al.*, 1996). Los árboles en el bosque tropical probablemente posean fuertes barreras para evitar la autofecundación, la selección para la recombinación genética resultado del cruzamiento puede ser fuerte particularmente en un ambiente donde las interacciones bióticas con competidores, patógenos, parásitos y depredadores son intensas (Bawa *et al.*, 1985).

Con relación al peso no se encuentran diferencias en el peso de las semillas (Cuadro 4), las plantas femeninas y hermafroditas no están invirtiendo diferente cantidad de nutrientes en su progenie. El menor número de semillas en hermafroditas no esta asociado a más peso de éstas respecto a las femeninas.

Al determinar la receptividad del estigma, se buscaba saber si las plantas femeninas mejoraban su capacidad reproductora aumentando al periodo de receptividad de polen, pero no se encontró una tendencia clara en la receptividad.(Fig. 1 y 2) Pero pese a que no se encuentra diferencias en la receptividad de polen en los estigmas y que las plantas femeninas reciben menos polen que las hermafroditas, las femeninas producen más semillas y esto podría compensarles el prescindir del papel masculino.

BIBLIOGRAFÍA

- Bawa, K. S., y J. H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Ann. Missouri. Bot. Gard. 68: 254-274.
 Bawa, K. S., D. R. Perry, y J. H. Beach 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest tree species. I Sexual systems and incompatibility mechanisms. Amer. J. Bot. 72 (3): 331-345.
 Devlin, B., y A. G. Stephenson 1987. Sexual variations among plants of a perfect flowered species. Am Nat 130 (2): 199-217.
 Jiménez, J. 1994. Los Manglares del Pacífico de Centroamérica, Heredia, Costa Rica, E.U.N.A. 352 PP
 Proctor, M., Yeo P. y Lack, A. 1996. The natural History of Pollination. Timer press, Inc, Portland, Oregon, 479 pp
 Queller, D. C., 1983 Sexual selection in a hermaphroditic plant. Nature 305 706-707

Cuadro 1: Número promedio de semillas por fruto, según sexo de *H. pernabucensis*.

Sexo	número semillas	desv. est	n
Femenino	15	13,14	29
Hermafrodita	4	3,89	21

Cuadro 2: Proporción de lóbulos con polen, según sexo de *H. pernabucensis*

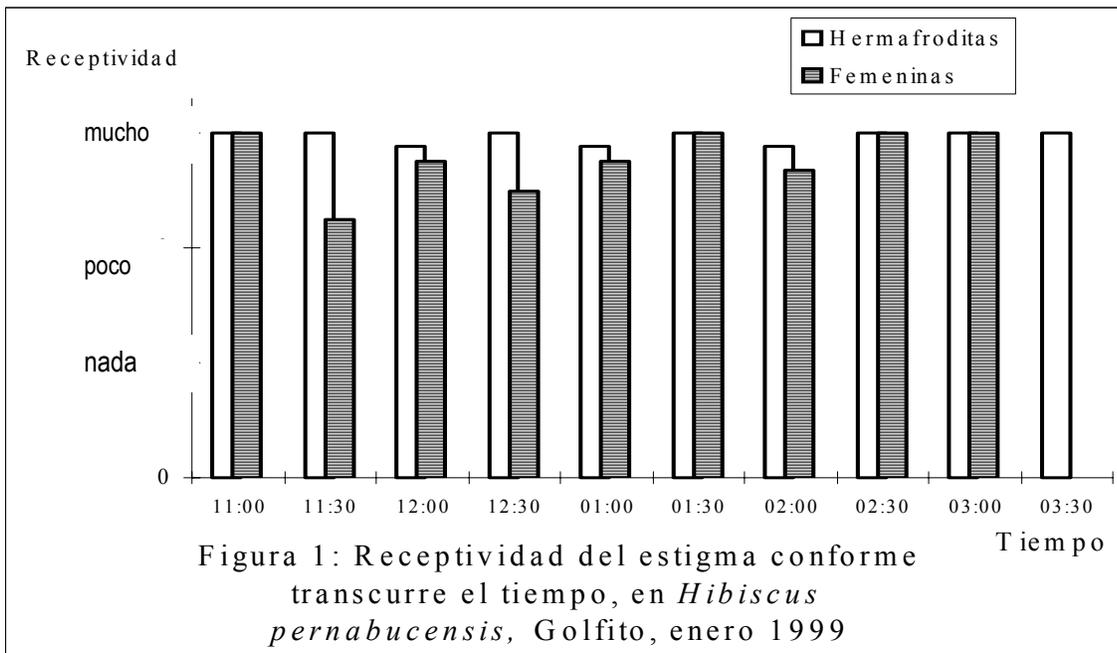
Sexo	Proporción
Femenino	0,75
Hermafrodita	0,96

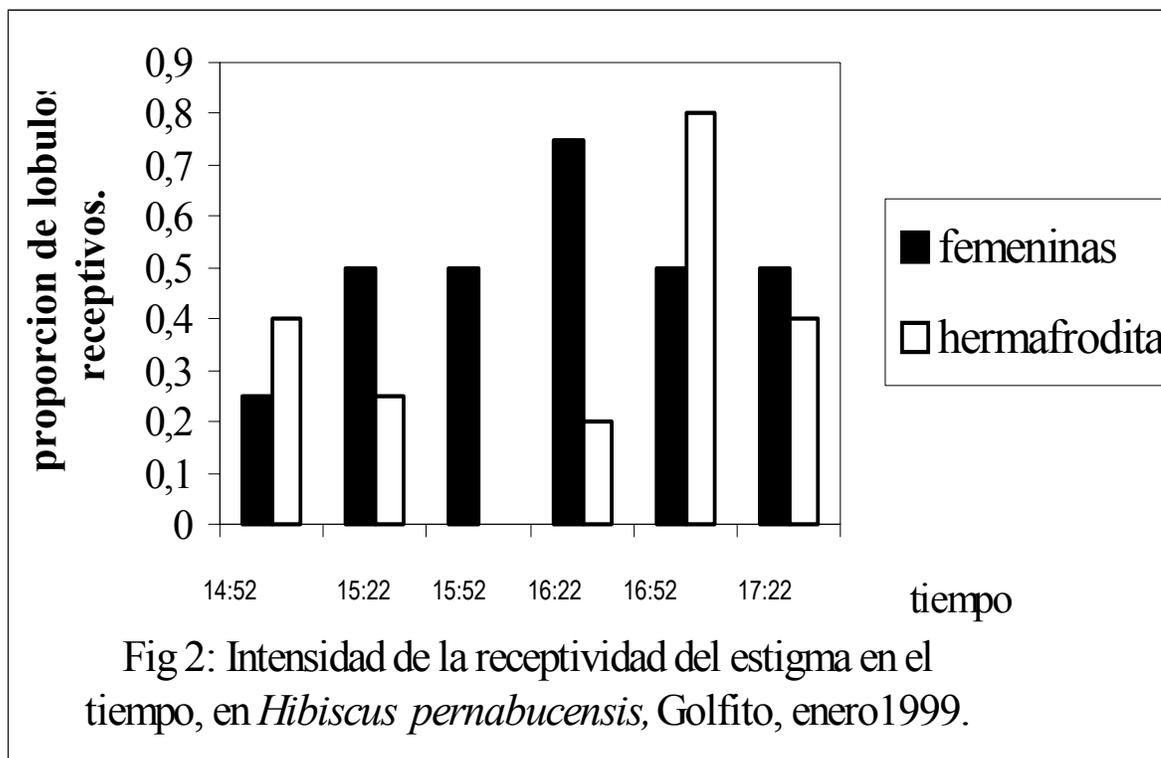
Cuadro 3: Número de lóbulos estigmáticos por sexo, según cantidad de granos de polen que presentaban, en flores de *H. pernabucensis*

Sexo	Número de granos de polen					
	0 a 10	10 a 25	25 a 50	50 a 75	75 a 100	>100
Femenino	54	25	11	5	4	1
Hermafrodita	45	14	19	17	9	9

Cuadro 4: Peso (mg) promedio de semillas de frutos, según sexo de *H. pernabucensis*

Sexo	Peso (mg) promedio	desv. est	n
Femenino	87,41	18,57	24
Hermafrodita	86,76	15,96	13





Apendice 1

ARBOL	FLOR	SEXO	LOBU CON Polen	LOBU SIN Polen	TOTAL	PROP
1	1	Femenino	3	2	5	0,6
1	2	Femenino	2	3	5	0,4
1	3	Femenino	0	5	5	0
1	4	Femenino	1	4	5	0,2
1	5	Femenino	4	1	5	0,8
1	6	Femenino	0	5	5	0
1	7	Femenino	5	0	5	1
1	8	Femenino	5	0	5	1
1	9	Femenino	5	0	5	1
1	10	Femenino	5	0	5	1
1	11	Femenino	4	1	5	0,8
1	11	Femenino	5	0	5	1
1	12	Femenino	1	4	5	0,2
1	13	Femenino	0	5	5	0
1	14	Femenino	3	2	5	0,6
1	15	Femenino	5	0	5	1
1	16	Femenino	5	0	5	1
2	1	Femenino	5	0	5	1
2	2	Femenino	0	5	5	0
3	1	Femenino	5	0	5	1
3	2	Femenino	5	0	5	1
3	3	Femenino	5	0	5	1
3	4	Femenino	5	0	5	1
3	5	Femenino	5	0	5	1
3	6	Femenino	4	1	5	0,8
3	7	Femenino	5	0	5	1
4	1	Femenino	5	0	5	1
1	1	Hermafrodita	5	0	5	1
1	2	Hermafrodita	5	0	5	1
1	3	Hermafrodita	5	0	5	1
3	1	Hermafrodita	5	0	5	1
3	2	Hermafrodita	5	0	5	1
3	3	Hermafrodita	5	0	5	1
5	1	Hermafrodita	5	0	5	1
6	1	Hermafrodita	5	0	5	1
6	2	Hermafrodita	5	0	5	1

Apéndice 2

PLANTA	FLOR	SEXO	LOBULO	POLEN
1	1	Femenino	1	1
1	1	Femenino	2	1
1	1	Femenino	3	1
1	2	Femenino	1	1
1	2	Femenino	2	1
1	3	Femenino	1	1
1	3	Femenino	2	1
1	3	Femenino	3	1
1	3	Femenino	4	1
1	4	Femenino	1	1
1	5	Femenino	1	1
1	5	Femenino	2	1
1	5	Femenino	3	1
1	6	Femenino	1	1
1	7	Femenino	1	2
1	7	Femenino	2	1
1	7	Femenino	3	1
1	7	Femenino	4	1
1	8	Femenino	1	1
1	8	Femenino	2	2
1	8	Femenino	3	2
1	8	Femenino	4	2
1	8	Femenino	5	2
1	9	Femenino	1	1
1	9	Femenino	2	1
1	9	Femenino	3	1
1	9	Femenino	4	1
1	9	Femenino	5	1
1	10	Femenino	1	1
1	10	Femenino	2	1
1	10	Femenino	3	1
1	10	Femenino	4	1
1	10	Femenino	5	1
1	11	Femenino	1	1
1	11	Femenino	2	2
1	11	Femenino	3	1
1	11	Femenino	4	1
1	11	Femenino	5	1
1	12	Femenino	1	2
1	12	Femenino	2	1
1	12	Femenino	3	1
1	12	Femenino	4	1
1	12	Femenino	5	1
1	13	Femenino	1	2
1	13	Femenino	2	2
1	13	Femenino	3	1
1	13	Femenino	4	2
1	13	Femenino	5	2
1	14	Femenino	1	2
1	14	Femenino	2	1

2	1	Femenino	1	5
2	1	Femenino	2	3
2	1	Femenino	3	2
2	1	Femenino	4	2
2	1	Femenino	5	2
3	1	Femenino	1	1
3	1	Femenino	2	2
3	1	Femenino	3	3
3	1	Femenino	4	1
3	1	Femenino	5	1
3	2	Femenino	1	2
3	2	Femenino	2	3
3	2	Femenino	3	2
3	2	Femenino	4	3
3	2	Femenino	5	1
3	3	Femenino	1	4
3	3	Femenino	2	5
3	3	Femenino	3	5
3	3	Femenino	4	4
3	3	Femenino	5	4
3	4	Femenino	1	3
3	4	Femenino	2	5
3	4	Femenino	3	6
3	4	Femenino	4	3
3	4	Femenino	5	3
3	5	Femenino	1	1
3	5	Femenino	2	1
3	5	Femenino	3	1
3	5	Femenino	4	1
3	5	Femenino	5	1
3	6	Femenino	1	1
3	6	Femenino	2	1
3	6	Femenino	3	1
3	6	Femenino	4	1
3	6	Femenino	5	1
3	7	Femenino	1	2
3	7	Femenino	2	2
3	7	Femenino	3	1
3	7	Femenino	4	3
3	7	Femenino	5	2
4	1	Femenino	1	4
4	1	Femenino	2	4
4	1	Femenino	3	3
4	1	Femenino	4	3
4	1	Femenino	5	3
4	2	Femenino	1	2
4	2	Femenino	2	1
4	2	Femenino	3	2
4	2	Femenino	4	2
4	2	Femenino	5	2
1	1	Hermafrodita	1	1
1	1	Hermafrodita	2	1

Apéndice 2 (Continuación)

PLANTA	FLOR	SEXO	LOBULO	POLEN
1	1	Hermafrodita	3	1
1	1	Hermafrodita	4	1
1	1	Hermafrodita	5	1
1	2	Hermafrodita	1	2
1	2	Hermafrodita	2	2
1	2	Hermafrodita	3	1
1	2	Hermafrodita	4	1
1	2	Hermafrodita	5	2
1	3	Hermafrodita	1	3
1	3	Hermafrodita	2	3
1	3	Hermafrodita	3	2
1	4	Hermafrodita	1	3
1	4	Hermafrodita	2	3
1	4	Hermafrodita	3	3
1	4	Hermafrodita	4	2
1	4	Hermafrodita	5	2
1	5	Hermafrodita	1	1
1	5	Hermafrodita	2	1
1	5	Hermafrodita	3	1
1	5	Hermafrodita	4	1
1	6	Hermafrodita	1	3
1	6	Hermafrodita	2	3
1	6	Hermafrodita	3	4
1	6	Hermafrodita	4	4
1	6	Hermafrodita	5	3
1	7	Hermafrodita	1	3
1	7	Hermafrodita	2	2
1	7	Hermafrodita	3	2
1	7	Hermafrodita	4	3
1	7	Hermafrodita	5	3
1	8	Hermafrodita	1	3
1	8	Hermafrodita	2	2
1	8	Hermafrodita	3	3
1	8	Hermafrodita	4	4
1	8	Hermafrodita	5	4
1	9	Hermafrodita	1	6
1	9	Hermafrodita	2	6
1	9	Hermafrodita	3	6
1	9	Hermafrodita	4	5
1	9	Hermafrodita	5	4
2	1	Hermafrodita	1	2
2	1	Hermafrodita	2	4
2	1	Hermafrodita	3	1
2	1	Hermafrodita	4	2
2	1	Hermafrodita	5	1
2	2	Hermafrodita	1	1
2	2	Hermafrodita	2	2
2	2	Hermafrodita	3	1
2	2	Hermafrodita	4	2
2	2	Hermafrodita	5	1

2	3	Hermafrodita	1	1
2	3	Hermafrodita	2	1
2	3	Hermafrodita	3	2
2	3	Hermafrodita	4	3
2	4	Hermafrodita	1	1
2	4	Hermafrodita	2	1
2	4	Hermafrodita	3	1
2	4	Hermafrodita	4	1
2	4	Hermafrodita	5	1
2	5	Hermafrodita	1	1
2	5	Hermafrodita	2	1
2	5	Hermafrodita	3	1
2	5	Hermafrodita	4	1
2	5	Hermafrodita	5	1
2	6	Hermafrodita	1	1
2	6	Hermafrodita	2	1
2	6	Hermafrodita	3	1
2	6	Hermafrodita	4	1
2	6	Hermafrodita	5	1
2	7	Hermafrodita	1	1
2	7	Hermafrodita	2	1
2	7	Hermafrodita	3	1
2	7	Hermafrodita	4	1
2	7	Hermafrodita	5	1
2	8	Hermafrodita	1	1
2	8	Hermafrodita	2	1
2	8	Hermafrodita	3	1
2	8	Hermafrodita	4	1
2	8	Hermafrodita	5	1
2	9	Hermafrodita	1	1
2	9	Hermafrodita	2	1
3	1	Hermafrodita	1	5
3	1	Hermafrodita	2	6
3	1	Hermafrodita	3	4
3	1	Hermafrodita	4	6
3	1	Hermafrodita	5	4
3	2	Hermafrodita	1	4
3	2	Hermafrodita	2	3
3	2	Hermafrodita	3	4
3	2	Hermafrodita	4	5
3	2	Hermafrodita	5	5
3	3	Hermafrodita	1	5
3	3	Hermafrodita	2	4
3	3	Hermafrodita	3	6
3	3	Hermafrodita	4	3
3	3	Hermafrodita	5	3
5	1	Hermafrodita	1	4
5	1	Hermafrodita	2	6
5	1	Hermafrodita	3	5
5	1	Hermafrodita	4	6
5	1	Hermafrodita	5	6
6	1	Hermafrodita	1	5

Apéndice 2 (Continuación)

PLANTA	FLOR	SEXO	LOBULO	POLEN
6	1	Hermafrodita	2	5
6	1	Hermafrodita	3	5
6	1	Hermafrodita	4	3
6	1	Hermafrodita	5	3
6	2	Hermafrodita	1	4

6	2	Hermafrodita	2	4
6	2	Hermafrodita	3	4
6	2	Hermafrodita	4	4
6	2	Hermafrodita	5	4

Polen =Cantidad de granos: 1= 0 a 10, 2= 10 a 25, 3 = 25 a 50, 4= 50 a 75, 5= 75 a 100, 6= >100

Apéndice 3

fruto	Planta	sexo	peso
f1	1	femenina	0,085
f2	1	femenina	0,081
f3	1	femenina	0,062
f4	1	femenina	0,065
f5	1	femenina	0,081
f1	2	hermafrodita	0,089
f1	2	hermafrodita	0,122
f2	2	hermafrodita	0,079
f3	2	hermafrodita	0,086
f4	2	hermafrodita	0,113
f5	2	hermafrodita	0,094
f1	3	femenina	0,081
f1	3	femenina	0,06
f10	3	femenina	0,076
f2	3	femenina	0,089
f3	3	femenina	0,076
f4	3	femenina	0,066
f4	3	femenina	0,077
f5	3	femenina	0,073
f5	3	hermafrodita	0,066

f8	3	femenina	0,1
f1	4	femenina	0,083
f1	4	hermafrodita	0,076
f10	4	hermafrodita	0,074
f2	4	femenina	0,092
f2	4	hermafrodita	0,078
f3	4	femenina	0,095
f3	4	hermafrodita	0,077
f4	4	femenina	0,089
f4	4	hermafrodita	0,079
f5	4	femenina	0,088
f7	4	hermafrodita	0,095
f1	5	femenina	0,105
f2	5	femenina	0,117
f3	5	femenina	0,127
f4	5	femenina	0,128
f5	5	femenina	0,102
F=fruto			

Apéndice 4

Sexo	Indiv.	fruto	Car pelo	semi llas	abor to	total	prop. semillas
Femenino	1	1	1	2	6	8	0,25
Femenino	1	1	2	1	9	10	0,1
Femenino	1	1	3	3	7	10	0,3
femenino	1	1	4	3	7	10	0,3
femenino	1	1	5	3	7	10	0,3
femenino	1	2	1	2	8	10	0,2
femenino	1	2	2	2	8	10	0,2
femenino	1	2	3	0	12	12	0
femenino	1	2	4	1	9	10	0,1
femenino	1	2	5	1	7	8	0,125
femenino	1	3	1	7	3	10	0,7
femenino	1	3	2	7	3	10	0,7
femenino	1	3	3	9	1	10	0,9
femenino	1	3	4	9	1	10	0,9
femenino	1	3	5	7	3	10	0,7
femenino	1	4	1	9	1	10	0,9
femenino	1	4	2	8	2	10	0,8
femenino	1	4	3	7	4	11	0,64
femenino	1	4	4	6	4	10	0,6
femenino	1	4	5	4	6	10	0,4
femenino	1	5	1	3	7	10	0,3

femenino	1	5	2	3	5	8	0,4
femenino	1	5	3	1	7	8	0,125
femenino	1	5	4	2	8	10	0,2
femenino	1	5	5	6	4	10	0,6
femenino	3	1	1	9	2	11	0,82
femenino	3	1	2	6	3	9	0,67
femenino	3	1	3	6	5	11	0,55
femenino	3	1	4	0	11	11	0
femenino	3	1	5	5	4	9	0,56
femenino	3	2	1	1	8	9	0,11
femenino	3	2	2	1	9	10	0,1
femenino	3	2	3	2	8	10	0,2
femenino	3	2	4	1	8	9	0,11
femenino	3	2	5	1	9	10	0,1
femenino	3	3	1	9	1	10	0,9
femenino	3	3	2	8	2	10	0,8
femenino	3	3	3	9	1	10	0,9
femenino	3	3	4	7	3	10	0,7
femenino	3	3	5	10	0	10	1
femenino	3	4	1	3	7	10	0,3
femenino	3	4	2	2	8	10	0,2
femenino	3	4	3	2	8	10	0,2
femenino	3	4	4	1	9	10	0,1

Apéndice 4 (Continuación)

Sexo	Indiv.	fruto	Car pelo	semi llas	abor to	total	prop. semillas
femenino	3	4	5	5	5	10	0,5
femenino	3	5	1	6	5	11	0,55
femenino	3	5	2	2	8	10	0,2
femenino	3	5	3	6	4	10	0,6
femenino	3	5	4	4	7	11	0,36
femenino	3	5	5	2	7	9	0,22
femenino	3	6	1	1	10	11	0,09
femenino	3	6	2	1	9	10	0,1
femenino	3	6	3	1	10	11	0,09
femenino	3	6	4	0	10	10	0
femenino	3	6	5	1	9	10	0,1
femenino	3	7	1	1	9	10	0,1
femenino	3	7	2	2	8	10	0,2
femenino	3	7	3	2	8	10	0,2
femenino	3	7	4	5	5	10	0,5
femenino	3	7	5	6	4	10	0,6
femenino	3	8	1	1	9	10	0,1
femenino	3	8	2	0	10	10	0
femenino	3	8	3	0	10	10	0
femenino	3	8	4	1	9	10	0,1
femenino	3	8	5	0	10	10	0
femenino	3	9	1	9	1	10	0,9
femenino	3	9	2	7	3	10	0,7
femenino	3	9	3	7	3	10	0,7
femenino	3	9	4	7	5	12	0,58
femenino	3	9	5	8	2	10	0,8
femenino	3	10	1	7	3	10	0,7
femenino	3	10	2	8	2	10	0,8
femenino	3	10	3	8	3	11	0,73
femenino	3	10	4	7	3	10	0,7
femenino	3	10	5	9	1	10	0,9
femenino	4	1	1	4	6	10	0,4
femenino	4	1	2	5	5	10	0,5
femenino	4	1	3	4	6	10	0,4
femenino	4	1	4	3	9	12	0,25
femenino	4	1	5	3	10	13	0,23
femenino	4	2	1	1	10	11	0,09
femenino	4	2	2	0	10	10	0
femenino	4	2	3	0	10	10	0
femenino	4	2	4	3	7	10	0,3
femenino	4	2	5	4	6	10	0,4
femenino	4	3	1	1	9	10	0,1
femenino	4	3	2	3	7	10	0,3
femenino	4	3	3	0	10	10	0
femenino	4	3	4	0	10	10	0
femenino	4	3	5	0	10	10	0
femenino	4	4	1	2	8	10	0,2
femenino	4	4	2	2	7	9	0,2
femenino	4	4	3	0	10	10	0
femenino	4	4	4	1	9	10	0,1
femenino	4	4	5	1	9	10	0,1
femenino	4	5	1	1	11	12	0,08
femenino	4	5	2	0	10	10	0
femenino	4	5	3	0	12	12	0
femenino	4	5	4	0	12	12	0
femenino	4	5	5	4	8	12	0,33
femenino	4	6	1	1	9	10	0,1
femenino	4	6	2	0	12	12	0
femenino	4	6	3	2	10	12	0,17
femenino	4	6	4	1	11	12	0,08
femenino	4	6	5	1	9	10	0,1
femenino	4	7	1	0	10	10	0
femenino	4	7	2	1	9	10	0,1
femenino	4	7	3	2	6	8	0,25
femenino	4	7	4	2	8	10	0,2
femenino	4	7	5	0	12	12	0
femenino	4	8	1	1	0	1	1
femenino	4	8	2	0	5	5	0

femenino	4	8	3	0	10	10	0
femenino	4	8	4	0	10	10	0
femenino	4	8	5	1	9	10	0,1
femenino	4	9	1	3	7	10	0,3
femenino	4	9	2	1	11	12	0,1
femenino	4	9	3	3	9	12	0,25
femenino	4	9	4	1	11	12	0,08
femenino	4	9	5	3	9	12	0,25
femenino	4	10	1	4	8	12	0,33
femenino	4	10	2	1	11	12	0,08
femenino	4	10	3	3	9	12	0,25
femenino	4	10	4	1	11	12	0,08
femenino	4	10	5	2	10	12	0,17
femenino	5	1	1	7	5	12	0,58
femenino	5	1	2	4	8	12	0,33
femenino	5	1	3	5	7	12	0,42
femenino	5	1	4	8	4	12	0,67
femenino	5	1	5	4	8	12	0,33
femenino	5	2	1	5	4	9	0,56
femenino	5	2	2	3	9	12	0,25
femenino	5	2	3	6	4	10	0,6
femenino	5	2	4	4	7	11	0,36
femenino	5	2	5	2	8	10	0,2
femenino	5	4	1	2	9	11	0,18
femenino	5	4	2	1	9	10	0,10
femenino	5	4	3	2	10	12	0,17
femenino	5	4	4	1	9	10	0,10
femenino	5	4	5	2	8	10	0,20
femenino	5	5	1	4	7	11	0,36
femenino	5	5	2	4	6	10	0,40
femenino	5	5	3	4	8	12	0,33
femenino	5	5	4	6	6	12	0,50
femenino	5	5	5	5	7	12	0,42
hermafrodita	2	1	1	10	2	12	0,83
hermafrodita	2	1	2	8	4	12	0,67
hermafrodita	2	1	3	6	6	12	0,50
hermafrodita	2	1	4	9	3	12	0,75
hermafrodita	2	1	5	9	3	12	0,75
hermafrodita	2	2	1	3	9	12	0,25
hermafrodita	2	2	2	5	7	12	0,42
hermafrodita	2	2	3	1	11	12	0,08
hermafrodita	2	2	4	6	6	12	0,50
hermafrodita	2	2	5	3	9	12	0,25
hermafrodita	2	3	1	7	5	12	0,58
hermafrodita	2	3	2	7	5	12	0,58
hermafrodita	2	3	3	5	7	12	0,42
hermafrodita	2	3	4	6	6	12	0,5
hermafrodita	2	3	5	4	8	12	0,33
hermafrodita	2	4	1	8	4	12	0,67
hermafrodita	2	4	2	8	4	12	0,67
hermafrodita	2	4	3	9	3	12	0,75
hermafrodita	2	4	4	9	3	12	0,75
hermafrodita	2	4	5	6	6	12	0,50
hermafrodita	2	5	1	3	9	12	0,25
hermafrodita	2	5	2	3	9	12	0,25
hermafrodita	2	5	3	4	8	12	0,33
hermafrodita	2	5	4	4	8	12	0,33
hermafrodita	2	5	5	3	9	12	0,25
hermafrodita	3	2	1	0	11	11	0
hermafrodita	3	2	2	0	11	11	0
Hermafrodita	3	2	3	0	10	10	0
Hermafrodita	3	2	4	0	10	10	0
Hermafrodita	3	2	5	2	7	9	0,22
Hermafrodita	3	4	1	1	9	10	0,10
Hermafrodita	3	4	2	1	10	11	0,09
Hermafrodita	3	4	3	0	10	10	0,00
Hermafrodita	3	4	4	2	8	10	0,20
Hermafrodita	3	4	5	2	8	10	0,20
Hermafrodita	3	5	1	2	10	12	0,17
Hermafrodita	3	5	2	0	10	10	0
Hermafrodita	3	5	3	4	8	12	0,33

Apéndice 4 (Continuación)

Sexo	Indiv.	fruto	Car pelo	semi llas	abor to	total	prop. semillas
Hermafrodita	3	5	4	4	7	11	0,36
Hermafrodita	3	5	5	2	7	9	0,22
Hermafrodita	4	1	1	5	5	10	0,50
Hermafrodita	4	1	2	4	5	9	0,44
Hermafrodita	4	1	3	6	4	10	0,60
Hermafrodita	4	1	4	3	9	12	0,25
Hermafrodita	4	1	5	5	4	9	0,56
Hermafrodita	4	2	1	1	10	11	0,09
Hermafrodita	4	2	2	1	10	11	0,09
Hermafrodita	4	2	3	2	8	10	0,20
hermafrodita	4	2	4	3	7	10	0,30
hermafrodita	4	2	5	1	8	9	0,11
hermafrodita	4	3	1	4	6	10	0,4
hermafrodita	4	3	2	6	5	11	0,55
hermafrodita	4	3	3	3	8	11	0,27
hermafrodita	4	3	4	5	5	10	0,50
hermafrodita	4	3	5	4	6	10	0,40
hermafrodita	4	4	1	5	7	12	0,42
hermafrodita	4	4	2	0	11	11	0,00
hermafrodita	4	4	3	1	7	8	0,13
hermafrodita	4	4	4	3	9	12	0,25
hermafrodita	4	4	5	0	10	10	0,00
hermafrodita	4	5	1	3	7	10	0,3

hermafrodita	4	5	2	3	7	10	0,3
hermafrodita	4	5	3	2	8	10	0,2
hermafrodita	4	5	4	2	8	10	0,2
hermafrodita	4	5	5	2	8	10	0,2
hermafrodita	4	7	1	2	9	11	0,18
hermafrodita	4	7	2	2	9	11	0,18
hermafrodita	4	7	3	3	9	12	0,25
hermafrodita	4	7	4	4	8	12	0,33
hermafrodita	4	7	5	5	7	12	0,42
hermafrodita	4	8	1	3	8	11	0,27
Hermafrodita	4	8	2	3	7	10	0,30
hermafrodita	4	8	3	2	9	11	0,18
hermafrodita	4	8	4	1	8	9	0,11
hermafrodita	4	8	5	1	9	10	0,10
hermafrodita	4	10	1	5	6	11	0,45
hermafrodita	4	10	2	4	6	10	0,40
hermafrodita	4	10	3	0	10	10	0,00
hermafrodita	4	10	4	2	9	11	0,18
hermafrodita	4	10	5	3	8	11	0,27

Efecto de la pendiente y el tamaño de la palma *Socratea exorrhiza* en arquitectura de sus raíces fúlcreas

Ricardo Valverde

Editora: Leonora Rodríguez, Coordinador: Gerardo Avalos

Las palmas están confinadas casi exclusivamente a los trópicos donde juegan un papel importante en dichos ecosistemas. Ellas constituyen uno de los principales componentes del dosel y elementos conspicuos del sotobosque (Henderson et al, 1995).

Las palmas carecen de crecimiento secundario. Por esta razón, el diámetro en los tallos adultos es producido por lo que se conoce como "crecimiento establecido" en donde los nudos sucesivos se engrosan por cambios ontogénicos graduales. Algunos autores sostienen que la presencia de raíces fúlcreas facilita la aparición de un eje de desarrollo con el suficiente diámetro que permita un soporte arbóreo. (Tomlinson y Zimmermann. 1966 citado por Schatz et al, 1985)

Socratea exorrhiza, es una palma cuya distribución se extiende desde Nicaragua hasta Bolivia y noreste de Brasil. Su hábitat varía desde las tierras bajas hasta el bosque premontano lluvioso de 0 a 1000 m.s.n.m. (Henderson et al, 1995)

Una de las principales características en *Socratea exorrhiza* es la presencia de una estructura basal cónica compuesta de raíces fúlcreas espinosas que dan soporte al tallo. (Henderson et al, 1995). Al ser *Socratea exorrhiza* una palma de dosel, dicha estructura de soporte se desarrolla como consecuencia del engrosamiento del tallo y la elevación del meristema. (Schatz et al, 1985)

El presente trabajo tiene como objetivo determinar el efecto del volumen del tallo y la pendiente en la producción de las raíces fúlcreas mencionadas, sabiendo que el fenotipo de un individuo es determinado por su genotipo y el ambiente que le rodea. (Griffiths et al, 1996)

MÉTODOS

El presente trabajo se llevó a cabo los días 29 y 30 de enero de 1999 en la fila La Gamba del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas A cada palma encontrada se le midió con una cinta métrica: la longitud de la raíz más larga a favor de pendiente, la longitud de la raíz más larga en contra de la pendiente, el diámetro del tallo por encima de la raíz fúlcrea más alta, el ancho de las raíces y la longitud horizontal de las raíces a favor y en contra de la pendiente. Para medir la pendiente y calcular la altura se utilizó un clinómetro.

Con el diámetro del tallo y la altura del árbol se calculó el volumen del tallo, el cuál se utilizó como factor ontogénico, mientras que la pendiente se utilizó como factor ambiental en la determinación de sus efectos sobre la producción de raíces fúlcreas.

A los datos obtenidos se les aplicó la prueba de regresión múltiple con el fin de relacionar cada una de las características morfológicas medidas con el volumen del tallo y la pendiente. Como se hicieron cuatro regresiones múltiples con variables altamente correlacionadas, se utilizó la corrección de alfa de Bonferroni por lo que la probabilidad asociada a cada prueba debe ser $p < 0.0125$ para rechazar la hipótesis nula. A cada regresión se le hizo la prueba de análisis de variancia con el fin de determinar que factores explicaban cada una de las características morfológicas medidas, y se utilizó la prueba de correlación de Pearson para determinar la relación entre los factores morfológicos. (Zar, 1996)

RESULTADOS

Se contabilizaron en total 37 individuos. Sus características se encuentran resumidas en el cuadro 1.

La correlación de Pearson mostró relaciones significativas entre las características morfológicas. ($x^2 = 6,53$, $gl=6$, $p < 0,001$)

Entre la longitud horizontal a favor de pendiente y la longitud horizontal en contra de pendiente ($r = 0,561$, $p < 0,01$) (fig.5) siendo mayor la longitud a favor de pendiente (Cuadro 1), y entre la longitud horizontal en contra de pendiente y la longitud de las raíces fúlcreas en contra de pendiente. ($r = 0,742$, $p < 0,01$) (fig.6)

Dicha relación también se presentó entre la longitud horizontal en contra de pendiente y la longitud de las raíces fúlcreas a favor de pendiente, ($r = 0,752$, $p < 0,01$) (fig.7) así como, entre la longitud horizontal a favor de pendiente y la longitud de raíces fúlcreas en contra de pendiente ($r = 0,471$, $p < 0,05$). (fig.8)

Entre la longitud de las raíces fúlcreas a favor de pendiente y la longitud de las raíces fúlcreas en contra de pendiente, ($r = 0,836$, $p < 0,01$) (fig.9) y entre la longitud horizontal a favor de pendiente y la longitud de raíces fúlcreas a favor de pendiente ($r = 0,529$, $p < 0,01$) (fig.10) también se observaron relaciones significativas. Con relación a las raíces fúlcreas, la longitud de dichas raíces fue mayor en aquellas a favor de pendiente. (Cuadro 1)

La pendiente y el volumen del tallo presentaron diferencias con relación a la producción de raíces a favor de pendiente ($F = 18,87$, $gl = 2/34$, $p < 0,001$). En la que el volumen del tallo tiene una relación positiva con el largo de dichas raíces, ($t = 6,14$, $p < 0,001$) mientras que la pendiente no es significativa ($t = 0,825$, $p = 0,415$). (fig. 1)

Con relación a la producción de raíces fúlcreas en contra de pendiente, hubo diferencias entre el volumen del tallo y la pendiente ($F = 12,18$, $gl = 2/34$, $p = 0,001$).

El volumen del tallo se relaciona positivamente con la longitud de estas raíces ($t = 4,74$, $p < 0,001$). La pendiente no es significativa en cuanto a la producción de estas raíces. ($t = -0,957$, $p = 0,345$)(fig.2)

El patrón de desarrollo de las raíces fúlcreas en cuanto a su longitud horizontal a favor de pendiente, presentó diferencias entre los dos factores mencionados ($F = 20,46$, $gl = 2/34$, $p < 0,001$). Tanto el volumen del tallo ($t = 6,01$, $p < 0,001$) como la pendiente ($t = 2,70$, $p < 0,05$) se relacionan de forma directa y significativa con un incremento en la longitud horizontal de este tipo de raíces. (fig.3)

La longitud horizontal de las raíces fúlcreas en contra de pendiente mostró diferencias en su relación con la pendiente y el volumen del tallo ($F = 10,95$, $gl = 2/34$, $p < 0,001$). El volumen del tallo posee una relación directa con este tipo de desarrollo en las raíces ($t = 4,68$, $p < 0,001$), mientras que la pendiente no es significativa en la longitud horizontal de las raíces en contra de pendiente ($t = 0,361$, $p = 0,720$). (fig.4)

DISCUSIÓN

La pendiente y el volumen del tallo fueron los factores escogidos en este estudio para explicar las características morfológicas observadas en *Socratea exorrhiza*.

El volumen se relaciona con la altura de raíces fúlcreas a favor y en contra de pendiente, así como con las longitudes horizontales a favor y en contra de pendiente. (figs.1 a 4) Dichas características conforman la estructura basal cónica de soporte de algunas palmas arborescentes (Schatz et al, 1985).

Las raíces fúlcreas brindan estabilidad y soporte al eje del tallo; al aumentar el grosor del tallo y la elevación del meristema, aumenta el desarrollo de dichas raíces (Schatz et al, 1985). Quizás esto explica porque el aumento del volumen del tallo aumenta el desarrollo de la estructura basal cónica.

Una posible explicación a las correlaciones encontradas entre las características medidas, (figs.5 a 10) es la necesidad de desarrollar raíces fúlcreas en la adquisición de altura en palmas arborescentes que les permita tener acceso a sitios sin claros en el dosel. (Schatz et al, 1985) La presencia de una estructura de soporte estable es esencial en el desarrollo del tallo y del meristema por medio de cambios ontogénicos graduales; esto le permite a la palma tener acceso a las intensidades lumínicas en el dosel que faciliten el engrosamiento del tallo (Kahn, 1986) a pesar de carecer de crecimiento secundario (Chazdon, 1991).

La pendiente presentó una relación positiva con la longitud a favor de pendiente (fig.3) en el desarrollo de la estructura basal cónica de soporte, no así con las otras tres características observadas. (figs.1, 2 y 4)

Probablemente los estudios efectuados por Schatz et al (1985) y por Kahn (1986) en La Selva, Costa Rica y en el Amazonas respectivamente expliquen esta tendencia. Ambos estudios coinciden en que las palmas arbóreas con raíces fúlcreas son frecuentes en pendientes y tierras altas, donde se da la formación de claros debido al declive y al efecto del viento allí presentes. No obstante, Kahn (1986) indica que las palmas adaptadas a condiciones de dosel, son muy frecuentes en planicies donde existen árboles de mayor tamaño que pueden formar claros más grandes. Esta condición facilita la entrada de una mayor intensidad lumínica que requiere las palmas arborescentes para su desarrollo.

De acuerdo con estas observaciones, pareciera que el acceso a intensidades lumínicas altas es un factor más influyente en la producción de la estructura basal cónica de las palmas arborescentes que la pendiente. La mayor longitud horizontal a favor de pendiente como consecuencia de una mayor inclinación de la misma probablemente se relacione con brindar estabilidad a la estructura basal cónica. (fig.3)

BIBLIOGRAFÍA.

- Chazdon, R. 1992. "Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta* a clustered understory palm". *Biotropica* 24 (1): 43-51
- Griffiths, A. Miller, J. Suzuki, D. Lewontin, R & Gelbart, W. 1996. *An Introduction to the Genetic Analysis* W.H. Freeman & Co., New York:
- Henderson, A. et al. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton, University Press. New Jersey. pp 352

- Kahn, F. 1986. "Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics". *Biotropica* 18 (3): 214-218
- Schatz, G., Williamson, G., Cogswell, C. y Stam A. 1985. "Stilt roots and growth of arboreal palms". *Biotropica* 17 (3): 206-209.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third ed. Prentice Hall, Inc. New Jersey, U.S.A. 121 pp.

Cuadro 1. Características morfológicas observadas en *Socratea exorrhiza*.

Caract.	Promedio	Desviación estándar	Rango (mín-máx)	C.V.
Diámetro a altura del pecho (cm)	11.135	3.950	3.000-20.000	0.355
Altura (cm)	872.57	588.35	66.00-1997.00	0.674
Largo total de la Raíz (cm)	164.16	92.13	20.00-406.00	0.561
Ancho de la Raíz (cm)	133.00	68.66	26.00-282.00	0.516
Raíz a favor de Pendiente (cm)	222.65	100.92	61.00-402.00	0.453
Raíz en contra de Pendiente(cm)	141.89	66.73	15.00-312.00	0.470
Longitud a favor de pendiente(cm)	98.58	61.99	10.00-280.00	0.620
Longitud en contra de pendiente(cm)	64,58	41.72	10.00-168.00	0.650
Pendiente(grados)	39.54	15.49	6.000-65.000	0.392

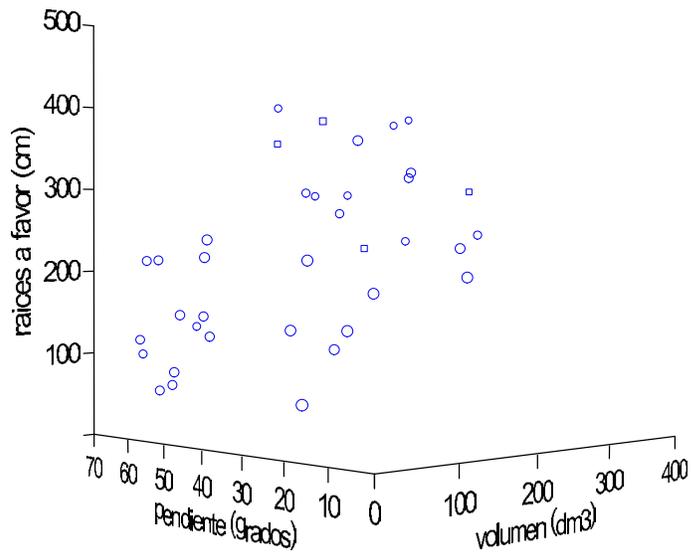


Fig. 1: Efecto de la pendiente y del volumen del tallo en la producción de raíces fúlcreas a favor de pendiente. $(Y=114,221 + 0,637 X Pendiente + 0,721 X Volumen)$ $r^2= 0,526$

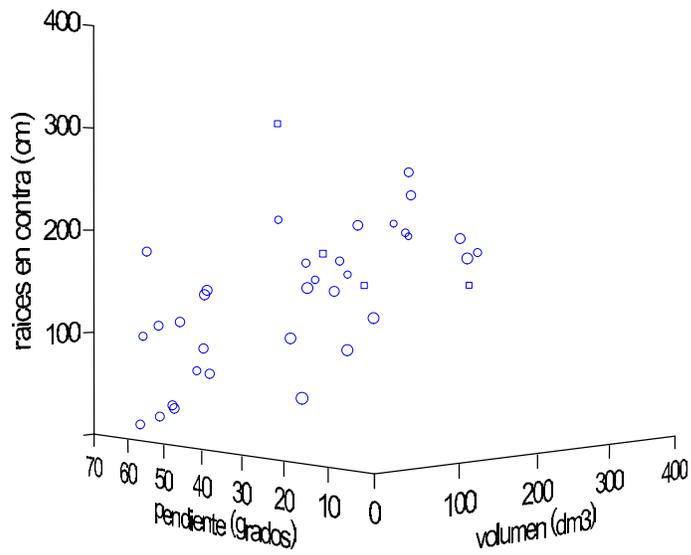


Fig.2: Efecto de la pendiente y del volumen del tallo en la producción de raíces fúlcreas en contra de pendiente. $(Y= 116,121 + 0,542 X Pendiente + 0,41 X Volumen)$ $r^2= 0,417$

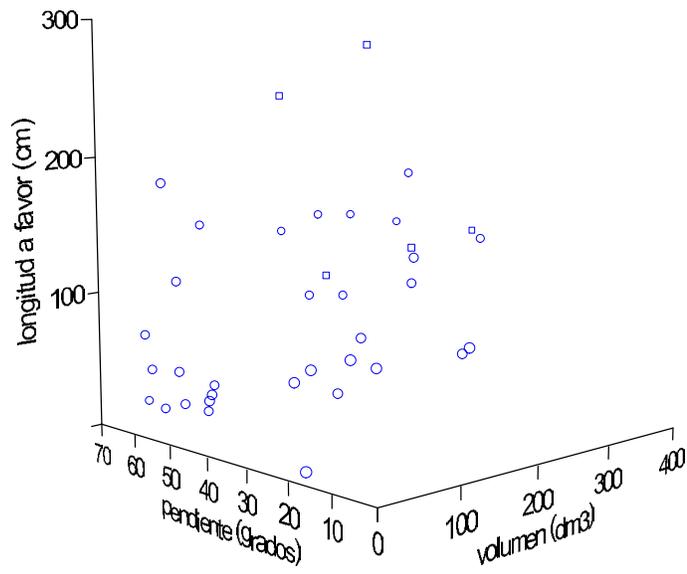


Fig.3: Efecto de la pendiente y del volumen del tallo en la longitud horizontal a favor de pendiente. ($Y = 1,07 + 1,253 X \text{ Pendiente} + 0,424 X \text{ Volumen}$) $r^2 = 0,546$

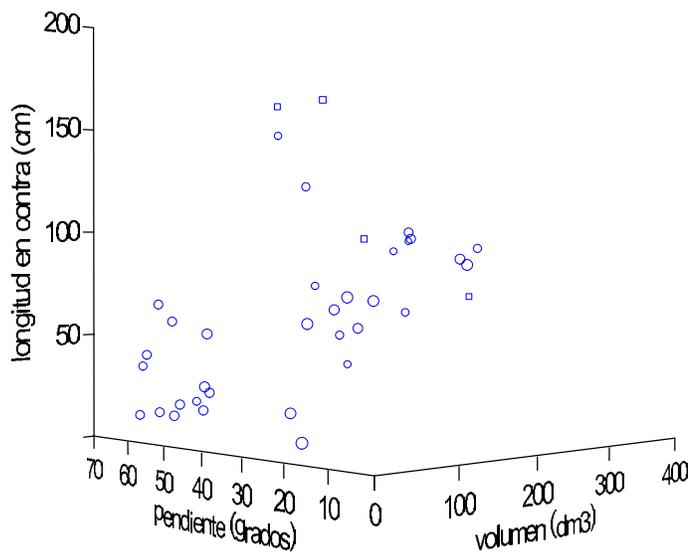


Fig.4: Efecto de la pendiente y del volumen del tallo en la longitud horizontal en contra de pendiente. ($Y = 29,68 + 0,131 X \text{ Pendiente} + 0,258 X \text{ Volumen}$) $r^2 = 0,392$

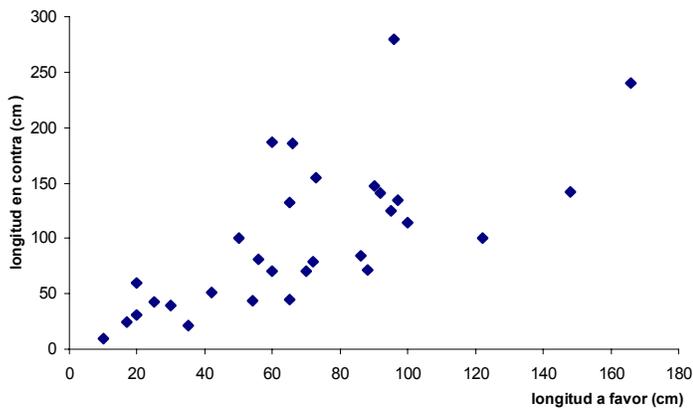


fig. 5: Relación entre la longitud a favor de pendiente y la longitud en contra de pendiente

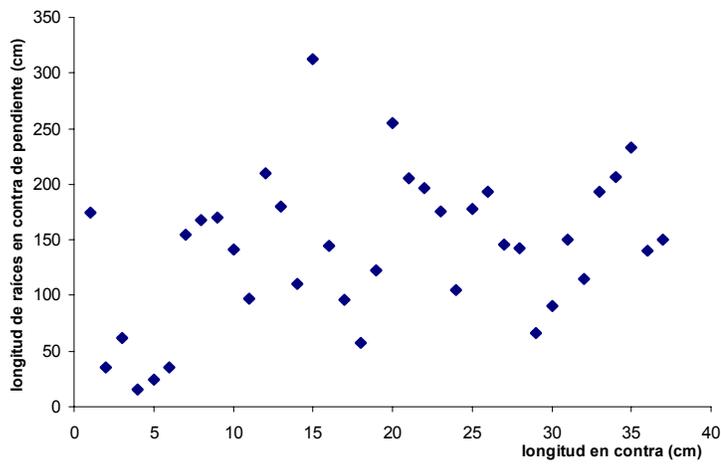


fig.6: Relación entre la longitud en contra de pendiente y la longitud de las raíces fúlcneas en contra de pendiente

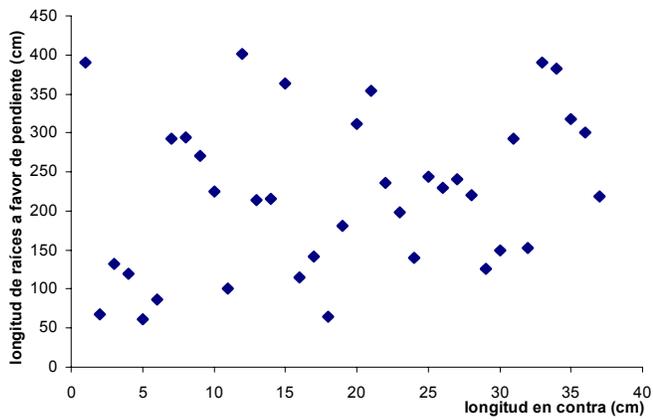


fig.7: Relación entre la longitud en contra de pendiente y la longitud de las raíces fúlcneas a favor de pendiente

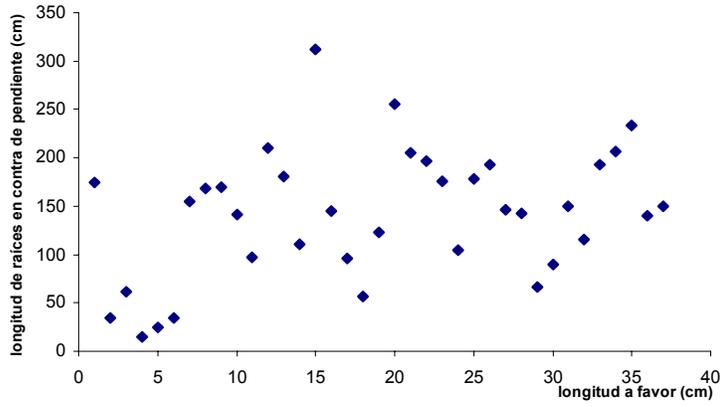


fig.8: Relación entre la longitud a favor de pendiente y la longitud de raíces fúlcreas en contra de pendiente

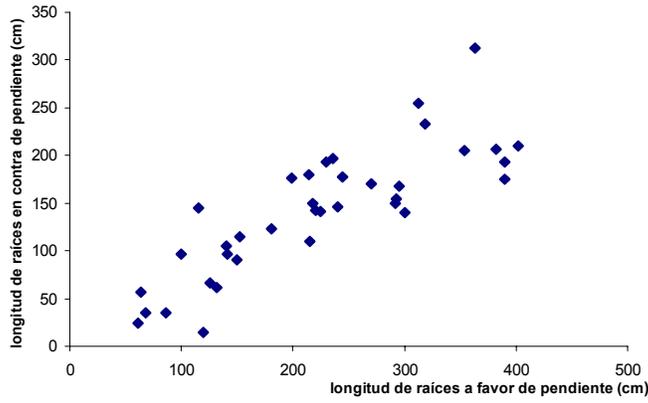


fig. 9: Relación entre la longitud de las raíces fúlcreas a favor de pendiente y la longitud de las raíces fúlcreas en contra de pendiente

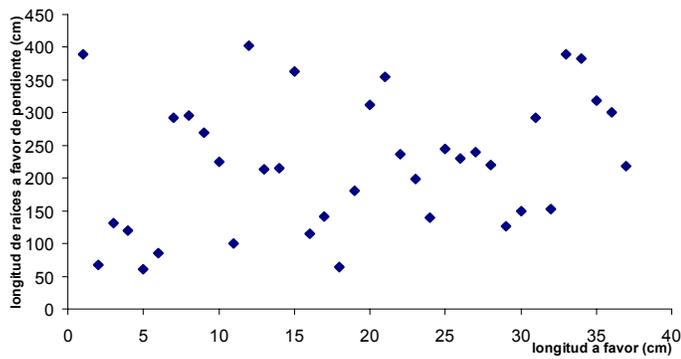


fig.10: Relación entre la longitud a favor de pendiente y la longitud de las raíces fúlcreas a favor de pendiente

ALT	ANCHO	DAP	LC	LF	LT	Palma	PEND.	RVC	RVF	VOL	VOLD3	VOLM3
1923	160	12.0	168.0	102.0	270	1	54	175	390	217,375.92	217.38	0.2174
422	50	7.5	58.0	116.0	174	2	52	35	68	18,633.94	18.63	0.0186
707	55	11.5	17.0	150.0	167	3	58	62	132	73,398.09	73.40	0.0734
265	41	5.5	13.0	75.0	88	4	58	15	120	6,292.76	6.29	0.0063
441	51	6.0	15.0	23.0	38	5	54	24	61	12,462.66	12.46	0.0125
66	56	8.5	15.0	55.0	70	6	48	35	86	3,743.27	3.74	0.0037
1815	175	12.0	33.5	154.5	188	7	45	155	293	205,167.60	205.17	0.2052
1478	250	11.0	122.0	100.0	222	8	43	168	295	140,387.83	140.39	0.1404
1448	133	12.0	50.0	100.0	150	9	39	170	270	163,681.92	163.68	0.1637
1997	180	13.0	96.0	280.0	376	10	52	141	225	264,932.01	264.93	0.2649
407	56	9.0	35.0	21.0	56	11	62	97	100	25,879.10	25.88	0.0259
1613	185	11.0	148.0	142.0	290	12	53	210	402	153,210.81	153.21	0.1532
298	96	5.0	42.0	51.0	93	13	56	180	214	5,848.25	5.85	0.0058
389	135	6.0	66.0	186.0	252	14	54	110	215	10,993.14	10.99	0.0110
664	180	20.0	166.0	240.0	406	15	65	312	363	208,496.00	208.50	0.2085
509	113	15.0	65.0	45.0	110	16	26	145	115	89,902.13	89.90	0.0899
516	132	11.5	72.0	79.0	151	17	16	96	141	53,569.19	53.57	0.0536
120	26	3.0	10.0	10.0	20	18	16	57	64	847.80	0.85	0.0008
693	174	12.5	70.0	70.0	140	19	16	123	181	85,000.78	85.00	0.0850
863	165	16.5	100.0	114.0	214	20	26	255	312	184,437.12	184.44	0.1844
971	174	12.5	56.0	81.0	137	21	26	205	354	119,099.22	119.10	0.1191
1533	153	14.0	60.0	187.0	247	22	36	197	236	235,867.38	235.87	0.2359
1016	148	13.5	86.0	84.0	170	23	6	176	199	145,355.31	145.36	0.1454
413	88	10.0	20.0	60.0	80	24	25	105	140	32,420.50	32.42	0.0324
1512	270	15.0	92.0	141.0	233	25	24	178	244	267,057.00	267.06	0.2671
1240	160	13.5	88.0	72.0	160	26	13	193	230	177,402.15	177.40	0.1774
193	74	6.5	54.0	44.0	98	27	40	146	240	6,401.09	6.40	0.0064
177	50	5.0	30.0	40.0	70	28	40	142	220	3,473.63	3.47	0.0035
320	86	12.0	25.0	43.0	68	29	46	66	126	36,172.80	36.17	0.0362
752	49	7.0	17.0	25.0	42	30	46	90	150	28,925.68	28.93	0.0289
1151	251	14.0	73.0	155.0	228	31	48	150	292	177,092.86	177.09	0.1771
268	67	7.0	20.0	31.0	51	32	48	115	152	10,308.62	10.31	0.0103
1780	282	14.0	95.0	125.0	220	33	42	193	390	273,870.80	273.87	0.2739
1182	200	16.5	90.0	147.0	237	34	42	206	382	252,612.61	252.61	0.2526
1232	130	13.5	97.0	134.0	231	35	24	233	318	176,257.62	176.26	0.1763
1607	173	17.0	65.0	132.0	197	36	42	140	300	364,572.06	364.57	0.3646
304	153	12.5	60.0	70.0	130	37	22	150	218	37287.5	37.29	0.0373

Preferencia de hábitat y de cebo en machos de abejas del género *Euglossa* (Hymenoptera: Euglossinae) en dos estratos

Francisco Zúñiga

Editor: César Sánchez, Coordinadora: Ju-Lin Weng

Los machos de las abejas euglossinas (Apidae: Euglossini) son bien conocidos como polinizadores de aproximadamente 650 especies de orquídeas del neotrópico (Ackerman, 1989), las cuales visitan para obtener sustancias químicas (Janzen et al, 1982), aparentemente utilizados como precursores de feromonas (Williams y Whitten, 1983). Existe la hipótesis de que las feromonas son usadas como atrayentes de otros machos para la formación de leks, lo cual tiene como función el atraer a las hembras por medios visuales o sonoros (Dodson citado por Gillespie, 1982).

Las fragancias de las orquídeas han sido analizadas por cromatografías de gas y se ha encontrado que son una combinación de algunos o muchos compuestos diferentes, entre ellos: cineol, acetato de bencilo, eugenol, salicilato de metilo, entre otros. Se ha demostrado que un 70% de los machos de euglossinas son atraídos por Eugenol y 1,8-Cineol o Eucaliptol (Dodson et al, 1969).

Euglossa es el género más diverso de las euglossinas, incluye 75 especies de abejas de tamaño pequeño y mediano, de color azul metálico brillante, verde, bronce o mezcla de colores, son de probosis larga, de rápido vuelo, exclusivamente neotropicales, entre otras características (Van der Pijl y Dodson, 1966). En muchos estudios se han utilizado las técnicas químicas para atraer a los machos de las euglossinas con diversos propósitos (Ackerman, 1989), incluyendo una comparación de preferencia de fragancias por abejas realizados aquí en Costa Rica y en Perú, los cuales indicaron alguna variación geográfica y estacional (Janzen et al, 1982; Pearson y Dressler, 1985).

Los objetivos del trabajo son: 1. Determinar la preferencia de hábitat por parte de los machos de *Euglossa* sp., utilizando tres compuestos químicos diferentes como atrayentes; 2. Comparar la efectividad de los atrayentes, según la cantidad de individuos encontrados; 3. Determinar si hay variación en la cantidad de individuos, según la hora y el sitio donde se realiza el experimento.

MÉTODOS

El trabajo se realizó en tres sitios: en los tres se muestreó el sotobosque a 1 m sobre el suelo. En la Fila La Gamba (250 m de altura) también se obtuvo muestras en el dosel a 10 m sobre el suelo; los otros muestreos fueron en la Quebrada La Gamba (150 m de altura), aproximadamente a 20 m de la orilla del río y en un claro de un bambuzal cercano a la Quebrada Cañaza (todos los sitios eran soleados), localizados en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Puntarenas, durante los días 27, 28 y 29 de enero de 1999.

En los tres días se tomó una muestra a las 9, 10 y 11 a.m., por espacio de 30 minutos. Se utilizaron 3 atrayentes puros: Cineol, Salicilato de Metilo y Acetato de Bencilo. Se colocaron cada una en una botella de Coca-Cola o agua (transparente) de 2L, a la que se le cortó la parte superior a unos 15 cm y se le colocaba invertida para evitar que los individuos escaparan. Dentro del envase se colocaba un poco de algodón con 1mL (tres gotas) de atrayente. Se colocaron las tres trampas a unos 3 m de distancia una de otra.

Los individuos colectados se identificaron y cuantificaron en el laboratorio. De acuerdo a las posibilidades de identificación, se determinaron especies y morfoespecies.

RESULTADOS

Se capturaron 158 individuos del género *Euglossa* (Cuadro 1). La mayoría (144) fueron atraídos con Cineol, 10 por el Salicilato de Metilo y 4 por el Acetato de Bencilo, dando diferencias significativas en la capacidad de atracción de los cebos ($X^2=237.9$, g.l.=2, $p < 0.001$), el análisis posterior es sólo considerando el Cineol, debido al tamaño de las demás muestras.

Los patrones de actividad entre los tres sitios son diferentes, siendo mayor en la Fila La Gamba (Fig. 1, $X^2=49.7$, g.l.=4, $p < 0.001$). Se encuentran más individuos a media mañana (Fig. 2, $X^2=11.0$, g.l.=2, $p=0.004$). No hay diferencias significativas en la cantidad de especies según los estratos (Fig. 3, $X^2=0.18$, g.l.=2, $p=0.91$). Así mismo, no hay diferencias en el número de especies por sitio ($X^2=2.34$, g.l.=4, $p=0.674$).

La cantidad de especies encontradas este año fue mucho menor que el año pasado y un poco mayor que en 1997 (Cuadro 3), sin embargo, este año se encontró por primera vez un individuo de *E. cognata*. Al igual que en los dos años anteriores se encontró que hay muchos individuos de especies comunes como: *E. imperialis* y *E. dodsoni*.

En 1997 no se describieron morfoespecies (Weng, 1997), por otra parte en 1998 se encontraron 3 de ellas del género *Euglossa* (Muñoz, 1998). Este año se encontraron 4 morfoespecies relacionadas con este género (Cuadro 1). En el cuadro 3 se incluyen las morfoespecies en los totales de las especies a las cuales se parecen más o que en 1998 ubicaron de primero.

DISCUSIÓN

Los resultados experimentales del muestreo realizado, usando compuestos puros como atrayentes, coinciden con los realizados en Mesoamérica (Dodson et al, 1969) y también con los obtenidos por los Cursos de Biología de Campo en los años anteriores, los cuales señalan que las abejas euglosinas sienten una verdadera atracción por el Cineol, donde más del 90% de los individuos colectados fueron en este cebo, ubicando al cineol como un atrayente general, con un gran rango de atracción, pero menos específico que el Salicilato de Metilo (Gillespie, 1982; Ackerman, 1989; Weng, 1997; Muñoz, 1998).

La mayoría de los individuos fueron colectados en la Fila La Gamba y según los datos obtenidos de los trabajos realizados en este lugar esto no representa algo novedoso, ya que según Weng (1997), en su trabajo la mayor cantidad (69%) fue colectada en la Quebrada La Gamba y el resto en la Fila La Gamba, sin embargo en este trabajo se utilizó mayor tiempo de muestreo en la Quebrada. Por su parte Muñoz (1998) colectó la mayoría de sus individuos en la Fila La Gamba, sin embargo, el tiempo utilizado para las colectas fue mayor en este sitio que en el otro, además no se muestreó en la Quebrada. Lo anterior permite fortalecer el concepto de preferencia de zonas boscosas y cerradas, con vegetación profusa (Dressler, 1982).

El hecho de que se encuentren más individuos a media mañana se puede explicar por la intensidad de la luz que se presenta en ese momento. Las euglosinas como la mayoría de los insectos diurnos necesitan de la radiación solar para entrar en actividad, pero ésta misma en gran intensidad puede afectarles, por lo que la actividad disminuye conforme se acerca el mediodía (Barth, 1991). Por esto a las 10 de la mañana la actividad de las abejas es mayor, ya que según lo anterior se encuentran cercano a su pico de máxima actividad.

Contrario a lo anterior, se podría pensar que la naturaleza volátil del compuesto puede influir en la atracción de las abejas, pues la volatilidad aumentaría conforme aumenta la temperatura y de esa forma la fragancia sería fácilmente dispersada por el viento, el cual se ha comprobado, es un factor importante para este propósito (Dodson et al, 1969; Gillespie, 1982), sin embargo, parece ser que la intensidad solar es un factor aún más importante que la disponibilidad de la fragancia, por lo que el pico de máxima actividad se mantendría a media mañana, aún existiera la presencia de más fragancia en el ambiente.

El no encontrar diferencias con respecto a la preferencia de hábitat se puede deber a que estas abejas no tienen problema de volar a estratos altos debido a su tamaño, además las corrientes de aire que facilitan el vuelo de algunos insectos se ubican precisamente en estratos altos en bosques abiertos o claros (Gillespie, 1982; Janzen et al, 1982) y es en estos últimos donde se ubicaron las trampas.

El comportamiento de estos individuos por los atrayentes demuestra que verdaderamente hay una utilización del recurso por parte de estos, y que el forrajeo de estas sustancias es bastante eficiente, debido a la rapidez de la llegada de estos insectos a los lugares de colecta (Ackerman, 1989).

Comparando con los datos de los años anteriores, se puede observar un variado tipo de especies colectadas, sin embargo existe el problema de que algunas de ellas han sido clasificadas en morfoespecies, ya que presentan características que parecen ser de una especie pero no calzan con la descripción totalmente, por esta razón se clasificaron en la especie más parecida, según las características (Cuadro 2).

Estas comparaciones muestran que en 1998 se capturaron más individuos, aún utilizando los mismos métodos de captura de 1997 (Weng, 1997; Muñoz, 1998) y aunque se cambió el método en 1999, los resultados en cantidades fueron parecidos a los de 1997 (Cuadro 2), por lo que se puede concluir que en 1998 se dieron condiciones diferentes de clima, temperatura, humedad o velocidad del viento en la Fila La Gamba, que permitieron mayor actividad de las euglosinas, en este lugar ese año.

En este proyecto se obtuvo la captura de *E. cognata* en salicilato de metilo (Cuadro 1), lo que presenta un dato curioso, ya que no se había colectado en los dos años anteriores. Esta captura se puede deber a que como se dijo antes, este cebo es menos generalista que el cineol, por lo que el individuo de *E. cognata* seguramente presenta una atracción más específica hacia esta compuesto que hacia el generalista cineol (Dodon et al, 1969; Gillespie, 1982; Williams y Whitten, 1983; Weng, 1997).

Se recomienda que en próximos experimentos de este tipo se midan factores como temperatura, nivel de radiación solar, humedad y velocidad del aire, para que al compararlos posteriormente, se determine si estos factores presentan factores de actividad bajos o altos importantes o significativos a la hora de la captura.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J. 1989. Geographic and seasonal variation in fragrance choice and preference of male Euglossine bees. *Biotropica* 21(4): 340-347.
- Dodson, C., Dressler, R., Hills, Adams, R. y Williams, N. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, 164: 1243-1249.
- Gillespie, L. 1982. Habitat and bait preferences of male euglossine bees. Individual Research Report, OTS 82-1.
- Janzen, D., DeVries, P., Higgins, M. y Kimsey, L. 1982. Seasonal and site variation in Costa Rican Euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forest. *Ecology*, 63(1): 66-74.
- Muñoz, C. 1998. Abejas Euglossinas (Hymenoptera: Euglossinae) como transportadoras de polinarios de orquídeas. En Briceño, D., Lobo, J. y Stoner, K. (Ed.). Curso de Biología de Campo Enero-Febrero de 1998. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Pearson, D. y Dressler, R. 1985. Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland south-eastern Peru. *J. Tropical Ecol.* 1: 37-54.
- Van der Pijl, L. y Dodson, C. 1966. Orchid flowers, their pollination and evolution. Univ. Of Miami. Press. U.S.A. pp. 214
- Weng, J. 1997. Atracción química y transporte de polinarios de orquídeas por abejas euglossinas (Hymenoptera: Euglossinae). En Bolaños, F., Briceño D. y Lobo, J. (Ed.). Curso de Biología de Campo Enero-Febrero de 1997. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Williams, N. y Whitten, W. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biol. Bull.* 164: 355-395.

Cuadro 1. Número de individuos por especie de *Euglossa* (Hymenoptera: Euglossini), atraídos por compuestos puros, Golfito, Enero, 1999.

ESPECIE	COMPUESTO			TOTAL
	Cineol	Salicil Met	Acet. Benc	
<i>E. imperialis</i>	50	2	0	52
<i>E. sapphirina</i>	8	1	0	9
<i>E. dodsoni</i>	56	2	4	62
<i>E. allosticta</i>	9	0	0	9
<i>E. tridentata</i>	3	0	0	3
<i>E. deceptrix</i>	1	0	0	1
<i>E. cognata</i>	0	1	0	1
<i>E. sp 1*</i>	5	0	0	5
<i>E. sp 2**</i>	9	4	0	11
<i>E. sp 3***</i>	2	0	0	2
<i>E. sp 4@</i>	2	0	0	2
TOTAL	145	10	4	159
PORCENTAJE	91,2	6,3	2,5	100

*Morfoespecie 1: lengua más corta que el cuerpo, tórax-abdomen bronce-verdoso, cara verde. Menos de 12 mm, sin marca paraocular, parecida a *E. dodsoni*.

**Morfoespecie 2: Igual que la anterior, pero con cara azul, escutelo redondeado, ±13 mm.

***Morfoespecie 3: Tórax bronce y abdomen bronce-verdoso, ±13 mm.

@Morfoespecie 4: Cabeza azul y cuerpo morado, no tiene mancha en escapo, lengua mismo largo que el cuerpo.

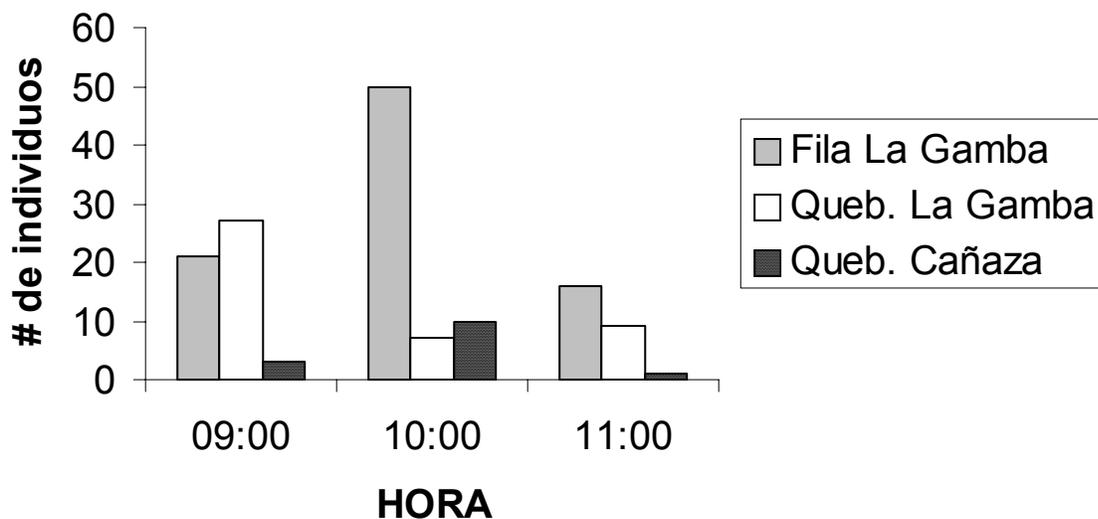


Figura 1. Cantidad de individuos de *Euglossa* según hora y sitio, capturados en Cineol. Golfito, Enero, 1999.

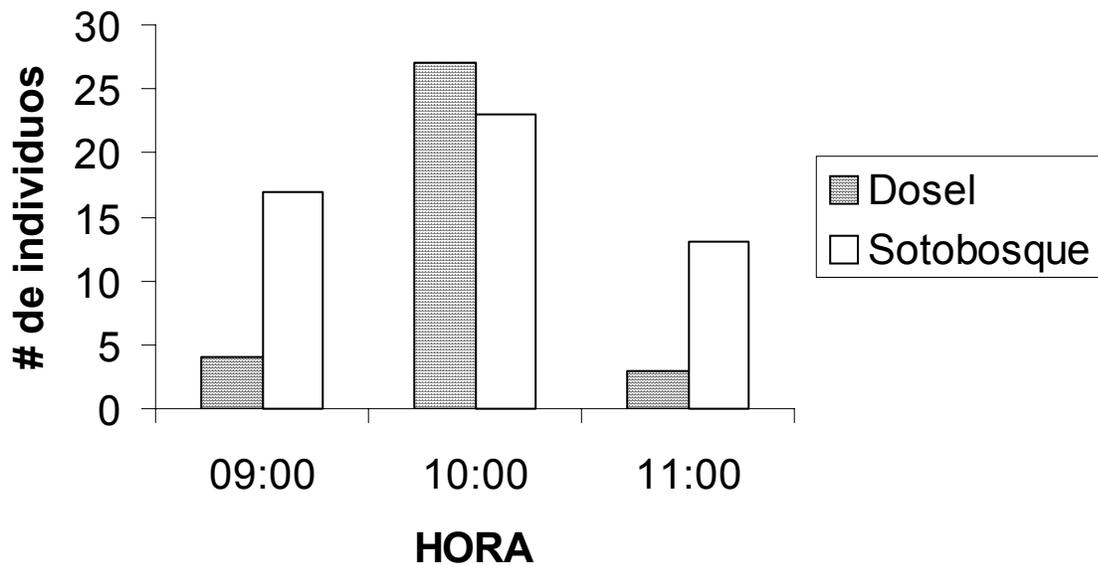


Figura 2. Cantidad de individuos de *Euglossa* en dos estratos según hora capturados en cineol en La Fila La Gamba. Golfito, enero, 1999.

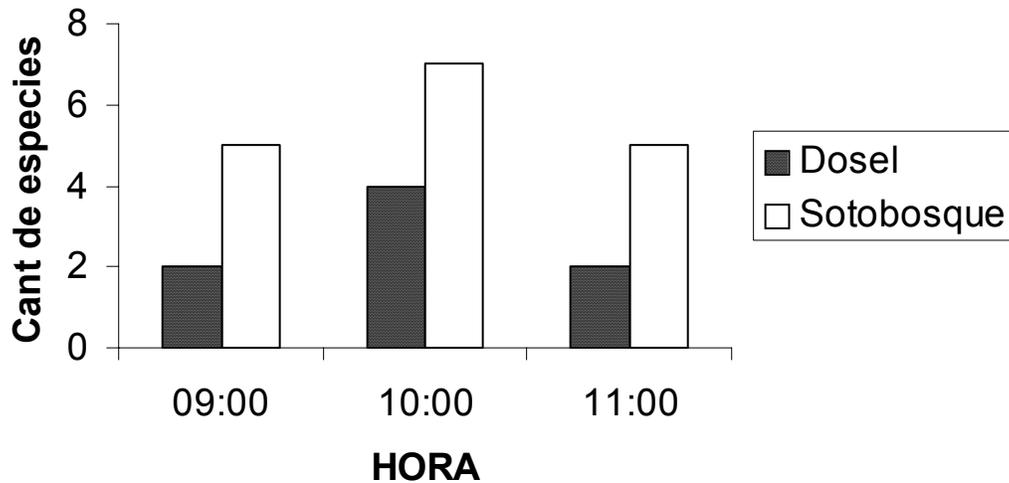


Figura 3. Cantidad de especies de *Euglossa* en dos estratos según hora, capturados en cineol, en La Fila La Gamba. Golfito,

Cuadro 2. Comparación de la cantidad de especies del género *Euglossa* colectadas en tres años diferentes en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Enero, 1999.

Especie/ Año	1997	1998	1999	Total
<i>E. championi</i>	9	122	0	131
<i>E. imperialis</i>	28	174	52	254
<i>E. sapphirina</i>	9	0	9	18
<i>E. dodsoni</i>	32	422	62	516
<i>E. allosticta</i>	1	9	9	19
<i>E. tridentata</i>	15	167	2	184
<i>E. cybella</i>	2	0	0	2
<i>E. deceptrix</i>	2	0	1	3
<i>E. cognata</i>	0	0	1	1
<i>E. villosinensis</i>	1	21	0	22
<i>E. erythrochiora</i>	3	0	0	3
<i>E. gorgonensis</i>	5	0	0	5
<i>E. heterosticta</i>	2	0	0	2
<i>E. mixta</i>	1	0	0	1
<i>E. purpurea</i>	1	0	0	1
<i>E. asarophora</i>	0	8	0	8
<i>E. cyanura</i>	0	5	0	5
<i>E. flammea</i>	0	7	0	7
<i>E. hansonii</i>	0	27	0	27
<i>E. champion</i>	0	122	0	122
<i>E. ignita</i>	0	3	0	3
<i>E. crassipunctata</i>	0	187	0	187
Total	111	1274	136	1521
Porcentaje	7.3	83.76	8.94	100

(Weng, 1997; Muñoz, 1998).

ANEXO 1 Datos netos obtenidos en el experimento con cebos en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, Enero, 1999

Día	Muestreo	Tratamiento	Sitio	Especie	Cant						
1	1	AB	1	allosticta	0	1	1	Ci	2	imperialis	6
1	1	AB	1	cognata	0	1	1	Ci	2	sapphirina	0
1	1	AB	1	deceptrix	0	1	1	Ci	2	tridentata	1
1	1	AB	1	dodsoni	0	1	1	Ci	2	sp1	1
1	1	AB	1	Imperialis	0	1	1	Ci	2	sp2	0
1	1	AB	1	Sapphirina	0	1	1	Ci	2	sp3	0
1	1	AB	1	Tridentata	0	1	1	Ci	2	sp4	0
1	1	AB	1	sp1	0	1	1	SM	2	allosticta	0
1	1	AB	1	sp2	0	1	1	SM	2	cognata	0
1	1	AB	1	sp3	0	1	1	SM	2	deceptrix	0
1	1	AB	1	sp4	0	1	1	SM	2	dodsoni	0
1	1	Ci	1	allosticta	0	1	1	SM	2	imperialis	0
1	1	Ci	1	cognata	0	1	1	SM	2	sapphirina	0
1	1	Ci	1	deceptrix	0	1	1	SM	2	tridentata	0
1	1	Ci	1	dodsoni	0	1	1	SM	2	sp1	0
1	1	Ci	1	imperialis	1	1	1	SM	2	sp2	0
1	1	Ci	1	sapphirina	0	1	1	SM	2	sp3	0
1	1	Ci	1	tridentata	0	1	1	SM	2	sp4	0
1	1	Ci	1	sp1	3	1	2	AB	1	allosticta	0
1	1	Ci	1	sp2	0	1	2	AB	1	cognata	0
1	1	Ci	1	sp3	0	1	2	AB	1	deceptrix	0
1	1	Ci	1	sp4	0	1	2	AB	1	dodsoni	1
1	1	SM	1	allosticta	0	1	2	AB	1	imperialis	0
1	1	SM	1	cognata	0	1	2	AB	1	sapphirina	0
1	1	SM	1	deceptrix	0	1	2	AB	1	tridentata	0
1	1	SM	1	dodsoni	2	1	2	AB	1	sp1	0
1	1	SM	1	imperialis	1	1	2	AB	1	sp2	0
1	1	SM	1	sapphirina	1	1	2	AB	1	sp3	0
1	1	SM	1	tridentata	0	1	2	AB	1	sp4	0
1	1	SM	1	sp1	0	1	2	Ci	1	allosticta	0
1	1	SM	1	sp2	0	1	2	Ci	1	cognata	0
1	1	SM	1	sp3	0	1	2	Ci	1	deceptrix	0
1	1	SM	1	sp4	0	1	2	Ci	1	dodsoni	14
1	1	AB	2	allosticta	0	1	2	Ci	1	imperialis	9
1	1	AB	2	cognata	0	1	2	Ci	1	sapphirina	1
1	1	AB	2	deceptrix	0	1	2	Ci	1	tridentata	0
1	1	AB	2	dodsoni	0	1	2	Ci	1	sp1	0
1	1	AB	2	imperialis	0	1	2	Ci	1	sp2	3
1	1	AB	2	sapphirina	0	1	2	Ci	1	sp3	0
1	1	AB	2	tridentata	0	1	2	Ci	1	sp4	0
1	1	AB	2	sp1	0	1	2	SM	1	allosticta	0
1	1	AB	2	sp2	0	1	2	SM	1	cognata	0
1	1	AB	2	sp3	0	1	2	SM	1	deceptrix	0
1	1	AB	2	sp4	0	1	2	SM	1	dodsoni	0
1	1	Ci	2	allosticta	1	1	2	SM	1	imperialis	0
1	1	Ci	2	cognata	0	1	2	SM	1	sapphirina	0
1	1	Ci	2	deceptrix	0	1	2	SM	1	tridentata	0
1	1	Ci	2	dodsoni	8	1	2	SM	1	sp1	0
1	1	Ci	2	dodsoni	8	1	2	SM	1	sp2	0

Día	Muestreo	Tratamiento	Sitio	Especie	Cant						
1	2	SM	1	sp3	0	1	3	Ci	1	sapphirina	0
1	2	SM	1	sp4	0	1	3	Ci	1	tridentata	0
1	2	AB	2	allosticta	0	1	3	Ci	1	sp1	0
1	2	AB	2	cognata	0	1	3	Ci	1	sp2	0
1	2	AB	2	deceptrix	0	1	3	Ci	1	sp3	0
1	2	AB	2	dodsoni	0	1	3	Ci	1	sp4	0
1	2	AB	2	imperialis	0	1	3	SM	1	allosticta	0
1	2	AB	2	sapphirina	0	1	3	SM	1	cognata	0
1	2	AB	2	tridentata	0	1	3	SM	1	deceptrix	0
1	2	AB	2	sp1	0	1	3	SM	1	dodsoni	0
1	2	AB	2	sp2	0	1	3	SM	1	imperialis	0
1	2	AB	2	sp3	0	1	3	SM	1	sapphirina	0
1	2	AB	2	sp4	0	1	3	SM	1	tridentata	0
1	2	Ci	2	allosticta	1	1	3	SM	1	sp1	0
1	2	Ci	2	cognata	0	1	3	SM	1	sp2	0
1	2	Ci	2	deceptrix	0	1	3	SM	1	sp3	0
1	2	Ci	2	dodsoni	12	1	3	SM	1	sp4	0
1	2	Ci	2	imperialis	3	1	3	AB	2	allosticta	0
1	2	Ci	2	sapphirina	3	1	3	AB	2	cognata	0
1	2	Ci	2	tridentata	0	1	3	AB	2	deceptrix	0
1	2	Ci	2	sp1	1	1	3	AB	2	dodsoni	0
1	2	Ci	2	sp2	2	1	3	AB	2	imperialis	0
1	2	Ci	2	sp3	1	1	3	AB	2	sapphirina	0
1	2	Ci	2	sp4	0	1	3	AB	2	tridentata	0
1	2	SM	2	allosticta	0	1	3	AB	2	sp1	0
1	2	SM	2	cognata	0	1	3	AB	2	sp2	0
1	2	SM	2	deceptrix	0	1	3	AB	2	sp3	0
1	2	SM	2	dodsoni	0	1	3	AB	2	sp4	0
1	2	SM	2	imperialis	0	1	3	Ci	2	allosticta	3
1	2	SM	2	sapphirina	0	1	3	Ci	2	cognata	0
1	2	SM	2	tridentata	0	1	3	Ci	2	deceptrix	0
1	2	SM	2	sp1	0	1	3	Ci	2	dodsoni	2
1	2	SM	2	sp2	0	1	3	Ci	2	imperialis	5
1	2	SM	2	sp3	0	1	3	Ci	2	sapphirina	1
1	2	SM	2	sp4	0	1	3	Ci	2	tridentata	0
1	3	AB	1	allosticta	0	1	3	Ci	2	sp1	0
1	3	AB	1	cognata	0	1	3	Ci	2	sp2	2
1	3	AB	1	deceptrix	0	1	3	Ci	2	sp3	0
1	3	AB	1	dodsoni	1	1	3	Ci	2	sp4	0
1	3	AB	1	imperialis	0	1	3	SM	2	allosticta	0
1	3	AB	1	sapphirina	0	1	3	SM	2	cognata	0
1	3	AB	1	tridentata	0	1	3	SM	2	deceptrix	0
1	3	AB	1	sp1	0	1	3	SM	2	dodsoni	0
1	3	AB	1	sp2	0	1	3	SM	2	imperialis	0
1	3	AB	1	sp3	0	1	3	SM	2	sapphirina	0
1	3	AB	1	sp4	0	1	3	SM	2	tridentata	0
1	3	Ci	1	allosticta	0	1	3	SM	2	sp1	0
1	3	Ci	1	cognata	0	1	3	SM	2	sp2	0
1	3	Ci	1	deceptrix	0	1	3	SM	2	sp3	0
1	3	Ci	1	dodsoni	1	1	3	SM	2	sp4	0
1	3	Ci	1	imperialis	2	2	1	AB	3	allosticta	0
1	3	Ci	1	imperialis	2	2	1	AB	3	cognata	0

Día	Muestreo	Tratamiento	Sitio	Especie	Cant						
2	1	AB	3	deceptrix	0	2	2	Ci	3	sp3	0
2	1	AB	3	dodsoni	0	2	2	Ci	3	sp4	0
2	1	AB	3	imperialis	0	2	2	SM	3	allosticta	0
2	1	AB	3	sapphirina	0	2	2	SM	3	cognata	0
2	1	AB	3	tridentata	0	2	2	SM	3	deceptrix	0
2	1	AB	3	sp1	0	2	2	SM	3	dodsoni	0
2	1	AB	3	sp2	0	2	2	SM	3	imperialis	0
2	1	AB	3	sp3	0	2	2	SM	3	sapphirina	0
2	1	AB	3	sp4	0	2	2	SM	3	tridentata	0
2	1	Ci	3	allosticta	2	2	2	SM	3	sp1	0
2	1	Ci	3	cognata	0	2	2	SM	3	sp2	1
2	1	Ci	3	deceptrix	0	2	2	SM	3	sp3	0
2	1	Ci	3	dodsoni	10	2	2	SM	3	sp4	0
2	1	Ci	3	imperialis	12	2	3	AB	3	allosticta	0
2	1	Ci	3	sapphirina	0	2	3	AB	3	cognata	0
2	1	Ci	3	tridentata	2	2	3	AB	3	deceptrix	0
2	1	Ci	3	sp1	0	2	3	AB	3	dodsoni	0
2	1	Ci	3	sp2	0	2	3	AB	3	imperialis	0
2	1	Ci	3	sp3	0	2	3	AB	3	sapphirina	0
2	1	Ci	3	sp4	1	2	3	AB	3	tridentata	0
2	1	SM	3	allosticta	0	2	3	AB	3	sp1	0
2	1	SM	3	cognata	1	2	3	AB	3	sp2	0
2	1	SM	3	deceptrix	0	2	3	AB	3	sp3	0
2	1	SM	3	dodsoni	0	2	3	AB	3	sp4	0
2	1	SM	3	imperialis	1	2	3	Ci	3	allosticta	0
2	1	SM	3	sapphirina	0	2	3	Ci	3	cognata	0
2	1	SM	3	tridentata	0	2	3	Ci	3	deceptrix	1
2	1	SM	3	sp1	0	2	3	Ci	3	dodsoni	5
2	1	SM	3	sp2	3	2	3	Ci	3	imperialis	1
2	1	SM	3	sp3	0	2	3	Ci	3	sapphirina	0
2	1	SM	3	sp4	0	2	3	Ci	3	tridentata	0
2	2	AB	3	allosticta	0	2	3	Ci	3	sp1	0
2	2	AB	3	cognata	0	2	3	Ci	3	sp2	1
2	2	AB	3	deceptrix	0	2	3	Ci	3	sp3	0
2	2	AB	3	dodsoni	0	2	3	Ci	3	sp4	1
2	2	AB	3	imperialis	0	2	3	SM	3	allosticta	0
2	2	AB	3	sapphirina	0	2	3	SM	3	cognata	0
2	2	AB	3	tridentata	0	2	3	SM	3	deceptrix	0
2	2	AB	3	sp1	0	2	3	SM	3	dodsoni	0
2	2	AB	3	sp2	0	2	3	SM	3	imperialis	0
2	2	AB	3	sp3	0	2	3	SM	3	sapphirina	0
2	2	AB	3	sp4	0	2	3	SM	3	tridentata	0
2	2	Ci	3	allosticta	0	2	3	SM	3	sp1	0
2	2	Ci	3	cognata	0	2	3	SM	3	sp2	0
2	2	Ci	3	deceptrix	0	2	3	SM	3	sp3	0
2	2	Ci	3	dodsoni	4	2	3	SM	3	sp4	0
2	2	Ci	3	imperialis	2	3	1	AB	4	allosticta	0
2	2	Ci	3	sapphirina	0	3	1	AB	4	cognata	0
2	2	Ci	3	tridentata	0	3	1	AB	4	deceptrix	0
2	2	Ci	3	sp1	0	3	1	AB	4	dodsoni	2
2	2	Ci	3	sp2	1	3	1	AB	4	imperialis	0
2	2	Ci	3	sp3	0	3	1	AB	4	sapphirina	0
2	2	Ci	3	sp4	0	3	1	AB	4	sapphirina	0

Día	Muestreo	Tratamiento	Sitio	Especie	Cant						
3	1	AB	4	tridentata	0	3	2	SM	4	deceptrix	0
3	1	AB	4	sp1	0	3	2	SM	4	Dodsoni	0
3	1	AB	4	sp2	0	3	2	SM	4	Imperialis	0
3	1	AB	4	sp3	0	3	2	SM	4	Sapphirina	0
3	1	AB	4	sp4	0	3	2	SM	4	Tridentata	0
3	1	Ci	4	allosticta	0	3	2	SM	4	Sp1	0
3	1	Ci	4	cognata	0	3	2	SM	4	Sp2	0
3	1	Ci	4	deceptrix	0	3	2	SM	4	Sp3	0
3	1	Ci	4	dodsoni	0	3	2	SM	4	Sp4	0
3	1	Ci	4	imperialis	3	3	3	AB	4	Allosticta	0
3	1	Ci	4	sapphirina	0	3	3	AB	4	Cognata	0
3	1	Ci	4	tridentata	0	3	3	AB	4	Deceptrix	0
3	1	Ci	4	sp1	0	3	3	AB	4	Dodsoni	0
3	1	Ci	4	sp2	0	3	3	AB	4	Imperialis	0
3	1	Ci	4	sp3	0	3	3	AB	4	Sapphirina	0
3	1	Ci	4	sp4	0	3	3	AB	4	Tridentata	0
3	1	SM	4	allosticta	0	3	3	AB	4	Sp1	0
3	1	SM	4	cognata	0	3	3	AB	4	sp2	0
3	1	SM	4	deceptrix	0	3	3	AB	4	sp3	0
3	1	SM	4	dodsoni	0	3	3	AB	4	sp4	0
3	1	SM	4	imperialis	0	3	3	Ci	4	allosticta	1
3	1	SM	4	sapphirina	0	3	3	Ci	4	cognata	0
3	1	SM	4	tridentata	0	3	3	Ci	4	deceptrix	0
3	1	SM	4	sp1	0	3	3	Ci	4	dodsoni	0
3	1	SM	4	sp2	0	3	3	Ci	4	imperialis	0
3	1	SM	4	sp3	0	3	3	Ci	4	sapphirina	0
3	1	SM	4	sp4	0	3	3	Ci	4	tridentata	0
3	2	AB	4	allosticta	0	3	3	Ci	4	sp1	0
3	2	AB	4	cognata	0	3	3	Ci	4	sp2	0
3	2	AB	4	deceptrix	0	3	3	Ci	4	sp3	0
3	2	AB	4	dodsoni	0	3	3	Ci	4	sp4	0
3	2	AB	4	imperialis	0	3	3	SM	4	allosticta	0
3	2	AB	4	sapphirina	0	3	3	SM	4	cognata	0
3	2	AB	4	tridentata	0	3	3	SM	4	deceptrix	0
3	2	AB	4	sp1	0	3	3	SM	4	dodsoni	0
3	2	AB	4	sp2	0	3	3	SM	4	imperialis	0
3	2	AB	4	sp3	0	3	3	SM	4	sapphirina	0
3	2	AB	4	sp4	0	3	3	SM	4	tridentata	0
3	2	Ci	4	allosticta	1	3	3	SM	4	sp1	0
3	2	Ci	4	cognata	0	3	3	SM	4	sp2	0
3	2	Ci	4	deceptrix	0	3	3	SM	4	sp3	0
3	2	Ci	4	dodsoni	0	3	3	SM	4	sp4	0
3	2	Ci	4	imperialis	6						
3	2	Ci	4	sapphirina	3						
3	2	Ci	4	tridentata	0						
3	2	Ci	4	sp1	0						
3	2	Ci	4	sp2	0						
3	2	Ci	4	sp3	0						
3	2	Ci	4	sp4	0						
3	2	SM	4	allosticta	0						
3	2	SM	4	cognata	0						

Proyectos Individuales



Forrajeo de acuerdo a la distribución espacial y temporal de *Uracis* sp (Libellulidae, Odonata)

Pablo Aguilar

El orden Odonata se caracteriza por estar asociados con charcas y ríos, los cuales en el estado adulto forman el sitio de encuentro donde tiene lugar su desarrollo reproductivo (Corbet, 1980). La distribución espacial de la mayoría de las especies es el resultado de la territorialidad y las posibles ventajas que esto conlleva forman las bases para explicar su comportamiento. Los machos permanecen cerca del agua, que es el sitio reproductivo donde constantemente buscan aparearse. Las hembras usualmente llegan a esas áreas solo para aparearse y ovipositar; por lo que generalmente los machos superan en número a las hembras en los sitios reproductivos (Johnson, 1964).

Para analizar ciertos tipos de comportamiento, incluyendo alimentación, es útil distinguir entre “perchadores” y “voladores”: según pasen la mayor parte de su tiempo activo sobre una percha en la cual hacen vuelos cortos y las especies que pasan su tiempo activo volando continuamente. Durante toda su vida los adultos se alimentan solo de presas vivas y principalmente de insectos voladores. Al igual que las larvas, en los adultos el ojo compuesto se relaciona con el modo de forrajeo. (Corbet, 1980). Los miembros de *Uracis* sp adoptan la estrategia de “perchadores”.

La territorialidad puede ser considerada como parte integral del desarrollo reproductivo de los machos y su evolución está relacionado con cambios los cuales ocurrieron en el modelo reproductivo de Odonata (Johnson, 1964). Además de afectar el desarrollo reproductivo, la territorialidad en Odonata puede tener funciones relacionadas con los recursos alimenticios. Para Daily y Wilson (1944) la adecuación puede depender de poseer un alto rango en una jerarquía dominante, que de acceso a hembras y alimento.

La mayoría de estudios de Odonata están asociados con las ventajas que involucran tener un territorio desde el punto de vista reproductivo y cómo es afectado por factores abióticos. Darwin (1871) mencionaba que la selección sexual parece en principio actuar en oposición a la selección natural. Pero la lucha por un recurso (en este caso las hembras), no se puede discriminar completamente de la lucha por otros recursos, por ejemplo alimento. Los objetivos generales del presente trabajo son determinar cómo se relaciona la distribución espacial y temporal de *Uracis* sp con la actividad de forrajeo y cómo es afectada por factores abióticos. Además observar cómo el esfuerzo reproductivo afecta el acceso a alimento.

Como objetivos específicos se desea determinar la correlación que tiene factores como la luz, la altura y la hora del día, sobre la tasa de forrajeo de *Uracis* sp. Además se pretende determinar como afecta la distancia de los individuos con respecto a la quebrada la distribución de sexos y la tasa de forrajeo, pues se conoce que Odonata cuando está cerca del agua se dedica principalmente a actividades reproductivas. Se desea observar como relaciona la distancia de las hembras con respecto a la quebrada el estado de madurez de los huevos. Pues el hecho de que las hembras se aproximen al agua a ovipositar hace suponer que las hembras cerca del agua tendrán los ovarios más grandes y los huevos listos para ser puestos.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en 12 días, del 17 de enero de 1999 al 3 de febrero de 1999, en la quebrada El Naranjal, en el Refugio Nacional de Fauna Silvestre Golfito, Puntarenas. Las observaciones se hicieron en un tramo de 50m paralelos a la quebrada y 55m perpendiculares a ella, haciendo que el área de estudio tuviera la forma de un rectángulo de 2750 m². El área de estudio estaba rodeada en uno de sus lados por un bambusal y el resto por bosque intervenido en diferentes grados.

La vegetación en los primeros 5 m de la quebrada estaba formada por árboles de unos 20 m de altura, principalmente Moraceae y Cecropiaceae y algunas *Acacia* (Mimosaceae). En los siguientes 15 m la vegetación apenas superaba los 2 m de altura a excepción de algunos pequeños árboles (Melastomataceae), aquí la vegetación estaba formada principalmente por lantanas (Verbenaceae) y helechos, con algunas plantas pequeñas de Solanaceae y Urticaceae. Después de los 20 m continuaba un sendero de aproximadamente 5 m de ancho. Después del sendero los siguientes 30 m la vegetación dominante eran lantanas, heliconias y helechos.

El área de estudio fue dividida en dos partes a la hora de tomar los datos: “cerca” y “lejos” del río, usando el sendero como referencia para tal división. Para controlar el hecho de que el área en la parte más lejana al río era mayor que la parte más cercana se homogeneizó el tiempo de muestreo en ambos sitios. El primer día de muestreo se trabajó en la mañana de un lado del sendero y en la tarde del otro lado, al día siguiente se hizo lo inverso y así el resto de los días.

Los días 17 y 18 de enero se capturó con una red entomológica todos los individuos posibles. Estos fueron identificados de acuerdo al sexo y después eran marcados con tinta permanente en el ala inferior izquierda. El resto de los días del trabajo, excepto el 3 de febrero, fueron de observación, la cual se hizo visualmente o con binoculares. Se tomó nota

del sexo, tipo de percha (condiciones de luz o sombra), hora del día, altura de la percha, forrajeo (el número de veces que el individuo sale tras una presa; intentos y el número de veces que logró capturarla; éxitos) y distancia con respecto a la quebrada (cerca o lejos). Muchas veces el individuo hizo un vuelo corto y rápido hacia un objetivo no definido, para después regresar a la percha, estos pequeños vuelos fueron considerados como intentos. Si se estaba lo suficientemente cerca del individuo se apreciaba que en ocasiones la posición de sus patas delanteras era diferente, además se apreciaban movimientos de sus partes bucales, que era cuando el individuo estaba masticando. Cuando se dio este patrón fue considerado como un éxito. El periodo de observación para cada individuo fue de 10 minutos. Por último el día 3 de febrero fue dedicado a coleccionar hembras cerca y lejos del río, para posteriormente practicarles las disecciones y determinar el estado de madurez de sus huevos.

Para observar si había igual distribución de sexos cerca y lejos del río se hizo un Chi-cuadrado. Para determinar la relación entre los éxitos y la luz, sexo y distancia con respecto a la quebrada se hizo un ANDEVA considerando el número de intentos como covariable. Para determinar la influencia de la altura en los éxitos se hizo una regresión múltiple considerando también el número de intentos.

RESULTADOS

Los individuos de *Uracis* sp no están tan asociados al agua en su fase adulta, como sucede en la mayoría de las especies de Odonata, pues ningún individuo fue observado en la orilla de la quebrada. Se observó en los primeros 20 m perpendiculares a la quebrada fueron 30 machos y 18 hembras. Después de cruzar el sendero y alejarnos más del río la distribución de sexos se invierte. Se observaron 32 hembras y 11 machos ($X^2=12.488$, g.l=1, $p<0.001$)

El número de éxitos al forrajear depende del número de intentos que realice el individuo y el tipo de percha (sol o sombra) no tiene un efecto significativo sobre los éxitos del individuo, aunque existe una tendencia casi significativa a que los individuos que están en una percha con sol son más exitosos cazando (Cuadro1. Intentos; $F=111$, g.l=1, $p<0.001$. Luz; $F=3.55$, g.l=1, $p=0.063$).

La eficiencia de forrajeo es la relación entre el número de éxitos sobre el número de intentos, en los 10 minutos de observación. De acuerdo a esto no se encontraron diferencias significativas entre los sexos en cuanto a eficiencia de forrajeo. (Intentos; $F=103.1$, g.l=1, $p<0.001$. Sexo; $F=1.32$, g.l=1, $p>0.05$). Lo que sí se encontró es que en promedio las hembras realizan más intentos que los machos y por ende tendrán más éxitos (Cuadro2.).

Se encontró que las hembras entre más cerca estén del río su efectividad a la hora de cazar disminuye (Intentos; $F=62.12$, g.l=1, $p<0.001$. Distancia; $F=3.21$, g.l=1, $p<0.05$). Mientras que la distancia del río no parece afectar la efectividad de los machos (Cuadro 2. Intentos; $F=42.02$, g.l=1, $p<0.001$. Distancia; $F=0.695$, g.l=1, $p>0.05$).

No se encontró que la altura afecte el número de éxitos de los individuos ($\text{Exitos} = -0.127 + 0.181 \cdot \text{Altura} + 0.348 \cdot \text{Intentos}$, $F=54.731$, g.l=2, $p<0.001$) (Intentos: $T=10.374$, $p<0.001$; Altura: $T=0.995$, $p>0.05$). Se observó con más frecuencia individuos forrajando a alturas por debajo de 50 cm y que a alturas superiores es muy raro ver individuos forrajando. Además a alturas superiores a 50 cm en promedio *Uracis* sp realiza menos intentos (Fig.1).

Se determinó que los éxitos siguen la misma distribución de los intentos (Fig. 2. Kolmogorov Smirnov: $n_1=184$, $n_2=61$, $D_{\max}=0.12$, $p>0.05$). Además no se encontró que los éxitos ni los intentos tuvieran un patrón definido durante el día (Kolmogorov Smirnov, Exitos: $n=61$, $D_{\max}=0.12$, $p>0.05$. Intentos: $n=184$, $D_{\max}=0.09$, $p>0.05$).

Se le practicó disecciones a un total de 8 hembras cerca y 8 lejos del río. Únicamente se encontró una hembra con los huevos maduros en cada sitio, lo cual no permite llegar a conclusiones exactas. Además fueron observados rechazos por parte de las hembras hacia machos que las intentaron atrapar. Esto unido al hecho de que se observaron persecuciones cortas entre machos y hembras, comprueban que si había actividad reproductiva en el sitio, aunque posiblemente no estaba en el punto máximo.

DISCUSIÓN

El número de éxitos de un individuo dependerá del número de intentos que realice y entre más intentos realice el individuo éste va a tener más éxitos. A la hora de determinar como la tasa de forrajeo de *Uracis* sp es afectada por factores abióticos se comete el error de no considerar el peso de la presa y el peso del depredador, pues esto afectará la tasa de forrajeo. La decisión de atacar o no a una presa incómoda depende del estado de motivación interno del animal y por lo tanto es variable tanto entre individuos, como para un mismo individuo. Después de capturar una presa grande, no se observó que los individuos hicieran más intentos de cazar, por lo que se asume que el beneficio es mayor entre más grande es la presa. Pero también se observó que cuando el depredador salía tras una presa grande, por lo general fracasaba, lo que significa que también el costo es mayor entre más grande la presa. En general eran pocos los individuos teniendo cerca una presa grande intentaban atraparla, casi siempre preferían pequeñas pero fáciles de atrapar.

Rojas (1985) y Jacobs (1955) enfocan el papel de la luz y temperatura sobre el éxito reproductivo de *Hataerina fluscoguttata* y *Perithemis tenera* respectivamente. Al ver como afecta la luz el éxito de forrajeo para *Uracis* sp se observa que hay una tendencia a que los individuos en una percha donde los rayos del sol den directamente sean más exitosos

forrajeando (Cuadro1). Corbet (1980) menciona que el ojo especializado de Odonata está asociado con el modo de forrajeo. Se supone que una percha con buena iluminación, aumentará la visibilidad de las presas. Posiblemente además de la luz, también la temperatura influye en el forrajeo de *Uracis* sp, pues hubo días en los que cayeron fuertes aguaceros, antes de la lluvia había alta nubosidad asociada a temperaturas moderadas, en esos momentos la actividad fue nula.

No se encontró que el sexo en *Uracis* sp tuviera algún efecto sobre la tasa de éxito del individuo. Tampoco se observaron diferencias en cuanto a la estrategia que usaban machos y hembras para forrajear. Cuando un individuo sin importar el sexo, estaba perchado forrajeando y otro se acercaba demasiado, el de la percha movía sus alas y levantaba el abdomen. En cuanto a defensa de territorio esto fue lo más significativo. Hay que tomar en cuenta que *Uracis* sp es la especie que presentaba la densidad más alta y de acuerdo a Corbet (1980) la naturaleza y el comportamiento agresivo varía entre especies y dentro especies de acuerdo a la densidad de los machos. Además el comportamiento poco territorial refleja que la cantidad de machos maduros excede el territorio disponible.

El hecho de que los machos deben dedicar tiempo al forrajeo, al cortejo de hembras y a luchas contra otros machos por territorios hacen que en promedio los machos realicen menos intentos de forrajeo que las hembras (Cuadro2). Según Wolf y Waltz (1983) los machos de libélulas se alimentan muy poco, lo mismo ocurre con los machos de *Uracis* sp. Además las hembras tienen menos presiones que los machos, ellas dedican más tiempo al forrajeo para producir huevos más grandes y sanos, asegurándose así el éxito reproductivo. Para Daily y Wilson (1944) el éxito de las hembras depende de su propio esfuerzo. Mientras que para los machos su éxito depende de la competencia con otros machos, por lo que ellos no podrán dedicar tanto tiempo al forrajeo como las hembras.

Cerca del río fueron vistas hembras forrajeando, aunque en menor cantidad. Esto nos hace pensar que la distribución de las hembras obedece más a factores alimenticios que a factores reproductivos y que las hembras que buscaban copular eran mínimas. Eberhard (1986) encontró que la distribución de las hembras de *Hataerina macropus* probablemente refleja donde ellas se estaban alimentando, pero no necesariamente donde ellas se estaban reproduciendo. Para las libélulas estudiadas por Jacobs (1955) en donde la actividad reproductiva fue muy alta, la principal o la única función de los territorios de los machos es para atrapar hembras. En este estudio en donde hubo poca evidencia de actividad reproductiva, los territorios funcionan principalmente como áreas de forrajeo.

Llama la atención el hecho de que las hembras cerca del río su efectividad es casi el doble que las hembras cerca del río. Estas diferencias en el forrajeo podrían deberse a diferencias entre los sitios y que lejos del río la abundancia de presas sea mayor. El hecho de que esta diferencia no se refleje en los machos podría deberse a un error en el muestreo y que intentos por perseguir a una hembra hayan sido confundidos por intentos de forrajeo. Si esto fuera cierto el número de intentos promedio para los machos lejos del río sería menor al reportado. Con lo que se tendría una mayor eficiencia de forrajeo tanto para machos como para hembras lejos del río (Cuadro. 2).

El hecho de que la altura no afecte la tasa de éxitos parece deberse a que los intentos únicamente se hacen cuando la posibilidad de tener éxito es muy alta. En ambos sitios se observó que las potenciales presas para *Uracis* sp se concentraban en alturas inferiores a los 50 cm y consistían en pequeñas moscas, escarabajos y grillos que eran vistos sobre la vegetación más cercana al suelo. Esto refleja que en promedio la mayoría de intentos y éxitos de forrajeo están entre los 20 y los 50 cm. A alturas menores a 10 cm el depredador se limita en su campo óptico, mientras que a alturas superiores a 50 cm se aleja mucho de donde las presas son abundantes (Fig. 1). Es poco probable que las perchas ubicadas a mayor altura representaran algún peligro para *Uracis* sp, pues en el sitio de estudio las aves insectívoras no se alimentaban de libélulas, únicamente un pequeño halcón el cual forrajea en zonas donde el bosque es más cerrado (Pereira, com.pers).

La hora del día está relacionada con la temperatura. Conforme avanza de la mañana la temperatura ambiental va aumentando. No se encontró que el forrajeo de *Uracis* sp se viera afectado por la hora del día. Después de las 9 a.m. y antes de las 3 p.m. la cantidad de intentos y éxitos de forrajeo no se ve afectada por la hora y su variedad podría deberse a picos de actividad entre las presas. Antes de las 9 a.m. los individuos buscan más perchas con sol que forrajear, además de que parecían ser más ariscas a esta hora pues únicamente se pudo hacer una observación. Después de las 3 p.m. marca el final de la actividad diaria de *Uracis* sp, pues se tubo un total de 11 observaciones y el promedio de forrajeo disminuyó notablemente (Fig. 2).

Según los estudios de Jacobs (1952) hechos en un pequeño lago en Bloomington, Indiana, entre mayo y julio, para la especie *Perithemis lydia* hubo un día en que se observaron 51 cópulas. Contrario a lo observado en este estudio donde el comportamiento reproductivo observado fueron dos intentos de cópula y varias persecuciones de machos a hembras. Estas diferencias en cuanto al tipo de comportamiento entre las especies de zonas templadas y tropicales son el reflejo de que la disponibilidad de alimento y la temperatura en los trópicos es constante durante el año, por los que los ciclos de vida de las especies tropicales no son tan sincronizados como los de especies de zonas templadas. Según Corbet (1980) las especies de los trópicos pueden tener más de una generación por año, mientras que especies de zonas templadas producen una sola generación. Por lo tanto es difícil ver cortejos y copulas en el campo pues las especies tropicales no tienen un periodo reproductivo fijo. Esto explica el porque no se observaron diferencias en el estado de madurez de los huevos de las hembras entre un sitio y otro, además que se desconoce para *Uracis* sp el periodo de maduración de los huevos en los ovarios.

A pesar de que autores como Baker (1983) consideran que con la excepción de los insectos sociales, existen pocos ejemplos entomológicos de territorialidad con respecto al alimento. Si tomamos como definición de territorio como

“cualquier área defendida”(Noble, 1939 en Jacobs, 1955). Podemos concluir que *Uracis* sp si tiene sitios establecidos de forrajeo ya que se observó que tanto machos como hembras hicieron movimientos de defensa de la percha y que al menos en la especie estudiada si se puede hablar de territorio con respecto al alimento.

BIBLIOGRAFÍA

- Baker, R. 1983. Insect territoriality. Ann. Rev. Entomol. 28:65-89.
 Corbet, P.S. 1980. Biology of Odonata. Ann. Rev. Entomol. 25:109-217.
 Daily, M y Wilson, M. 1944 Sex, Evolution and Behavior. University of California, Riverside. 387pp
 Eberhard, W. 1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hataerina macropus* Selys (Zigoptera: Calopterygidae). Odonatologica 15:(1):51-60.
 Jacobs, E.M. 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. Ecology. 36:566-586.
 Johnson, C. 1964. The evolution of territoriality in the Odonata. Evolution. 18:89-92.
 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 libélula *Hataerina fluscoguttata* (Odonata: Calopterygidae). Tesis Universidad de Costa Rica. 48pp.
 Wolf, L. y Waltz, E. 1984. Dominions and site-fixed aggressive behavior in breeding male *Leucorrhinia intacta* (Odonata: Libellulidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 14:107-115.

Cuadro1. Promedios de forrajeo en 10 min. para *Uracis* sp en perchas con luz y sombra.

	Luz			Sombra		
	Inten.	Exit.	Exit. / Inten.	Inten.	Exit.	Exit. / Inten.
Promedio	2.000	0.853	0.426	2.035	0.561	0.276
Desv. Est.	2.523	1.258	0.498	2.390	1.018	0.426
N		34			57	

Cuadro2. Promedios de forrajeo en 10 min. por sexo y distancia de la quebrada para *Uracis* sp.

	Machos						hembras					
	Cerca			Largo			Cerca			Largo		
	Inten.	Exit.	Exit / Inten	Inten.	Exit.	Exit / Inten	Inten.	Exit.	Exit / Inten	Inten.	Exit.	Exit / Inten
Promedio	1.133	0.333	0.294	3.000	0.727	0.242	2.278	0.500	0.219	2.375	1.063	0.447
Desv. Est.	1.871	0.844	0.451	2.720	1.191	0.438	2.630	0.985	0.374	2.524	1.294	0.513
N		30			11			18			32	

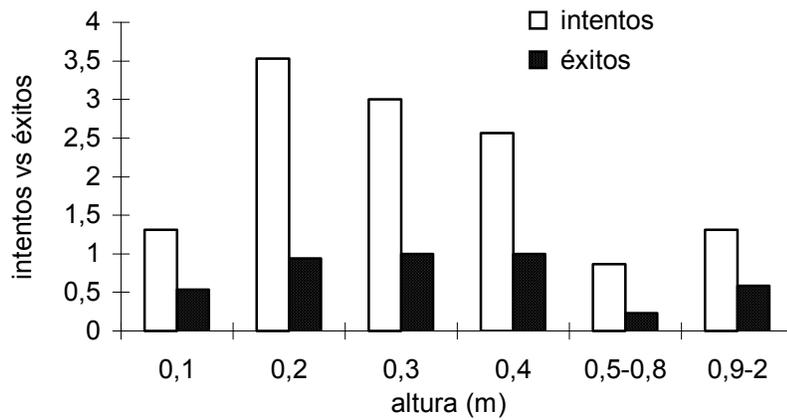


Figura 1. Promedios de intentos y éxitos de forrajeo por individuo de acuerdo a la altura de la percha, para *Uracis* sp.

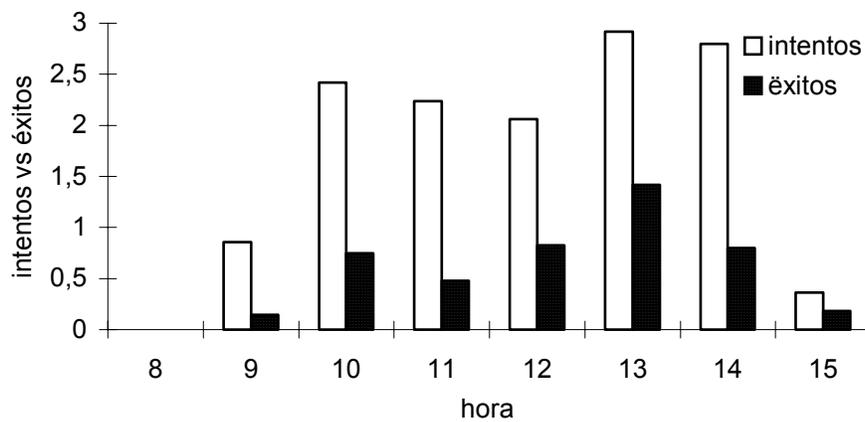


Figura 2. Promedios de intetos y éxitos de forrajeo por individuo de acuerdo a la hora, para *Uracis* sp.

Estudio de la comunidad biótica de charcos temporales

Olman Alfaro

Los ríos y charcos temporales se encuentran en muchas partes del mundo. Son esencialmente cuerpos naturales de agua que experimentan una fase seca recurrente de duración variable y cuyas condiciones dependen en términos generales de la naturaleza misma de la sequía.

Las aguas temporales en general, y particularmente las pozas, son muy importantes desde un punto de vista científico, ya que en ellas se encuentran una amplia variedad de especies con propiedades fisiológicas y etológicas muy interesantes. Además, por ser parte de comunidades funcionales, resultan ser objeto de estudios ecológicos muy apropiados, ya que los hábitats son pequeños y permiten que la información generada pueda ser aplicada a situaciones de dimensiones mayores y a la teoría ecológica en general (Williams 1987).

Otra de las razones que hacen necesario el estudio de estos ambientes lénticos es generar información con respecto al papel que desempeñan como sitios de reproducción de organismos vectores de enfermedades como dengue o malaria, e investigar *in situ* cuáles podrían ser los métodos de control biológico más apropiados.

Poco se conoce sobre la estructura de la comunidad de los charcos formados por ríos, y si esto tiene alguna influencia sobre el río en sí. Esta estructura está determinada por el efecto de dos factores que intervienen en forma conjunta: a) elementos ambientales físicos que limitan el rango potencial de distribución de especies; b) interacciones bióticas que definen el éxito de los organismos (Wellborn *et al* 1996).

Por otra parte, el conocimiento sobre el papel que desempeña la teoría del continuo riverino en estas aguas temporales es bastante exiguo. Esta teoría propone que las aguas lóxicas son un recurso continuo que presenta cambios bióticos y abióticos graduales desde su nacimiento hasta llegar al océano (Ward 1992).

El presente trabajo tiene como objetivo determinar cuáles son los taxa más comunes en estas pozas temporales, obtener información sobre las relaciones tróficas dentro de ellas y observar cuáles son los grupos funcionales más importantes. Otro propósito del estudio consiste en establecer si existen relaciones entre los factores físicos, químicos y biológicos dentro de los charcos, y si la diversidad y la abundancia son afectadas por el tamaño de la poza.

MÉTODOS

La fase de muestreo se realizó durante el mes de enero y la primera semana del mes de febrero de 1999 en las Quebradas La Cañaza y Naranjal en Golfito, Puntarenas. Para cada una de ellas se definieron 2 zonas: una denominada "arriba" que corresponde a la porción dentro del bosque, y la otra "abajo" que se refiere a las áreas planas cercanas al Barrio Ureña y el aeropuerto de Golfito. Se hicieron observaciones por sitio sobre la vegetación presente y el grado de alteración antropogénica.

A lo largo de estas zonas se ubicaron charcos que correspondieran al proceso de disminución del cauce del río por sequía, sin tomar en cuenta los formados por precipitación o por otros procesos.

Para cada unidad de muestreo se tomaron datos cualitativos de cantidad de luz a la cual se encontraba, cantidad de hojarasca dentro de ella y tipos de substrato contenidos.

El oxígeno disuelto y la temperatura se determinaron por medio de un oxigenómetro electrónico marca Hanna, y se midió conductividad con un conductímetro marca LaMotte. Se cuantificó el pH y la dureza por el método colorimétrico marca LaMotte.

Para estimar el volumen de agua de cada charco se tomaron medidas de ancho, largo y profundidad con una cinta métrica, utilizando la fórmula de la figura geométrica más cercana a la forma del charco. También se determinó la distancia de cada poza con respecto al cauce existente, y si el río estaba totalmente seco se utilizó el criterio de que estaba a 0 metros de distancia.

Haciendo uso de dos coladores de cocina de diferente tamaño de tamiz, y una red de pecera de tamiz muy fino, se colectaron todos los organismos presentes en cada una de las pozas. La decisión de que toda la biota se había colectado en cada charco se tomaba cuando por tercera vez se sacaba el colador más fino sin ningún organismo, luego de haber removido el substrato del fondo y lavado y retirado hojas y piedras.

Todos los organismos fueron preservados en alcohol al 70% para luego ser identificados en la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, San Pedro, durante la segunda semana del mes de febrero. Para cada taxa identificado se establecieron los niveles tróficos y grupos funcionales correspondientes según Merrit y Cummins (1984).

Para analizar las posibles relaciones entre los parámetros físicos y químicos con los factores bióticos se realizaron pruebas de regresión múltiple. En las comparaciones entre sitios y entre charcos, se utilizaron pruebas de chi-cuadrado para observar diferencias en cuanto a los factores bióticos.

RESULTADOS

Los charcos presentaron variaciones amplias en cuanto a los factores físicos y químicos, principalmente en la dureza, conductividad y oxígeno disuelto (Cuadro 1). El pH resultó un poco más constante (Promedio=7.81, $s=0.582$), así como la temperatura (Promedio=24.54°C, $s=2.33$ °C).

No se encontró correlación significativa entre los parámetros físicos y químicos con los factores bióticos. El volumen no está relacionado con el número de individuos o el número de taxa, ni los grupos funcionales o nivel trófico con ninguno de los factores abióticos (Cuadro 2).

Se encontró un total de 50 taxa en los 18 charcos analizados (Cuadro 3), para sumar un total de 766 individuos colectados. *Thraulodes*, *Dytiscidae*, *Psephenops* y *Elmidae* son los grupos más frecuentes y abundantes. Chironomidae es bastante frecuente pero poco abundante, mientras que c.f. *Culex* es poco frecuente pero muy abundante en un sitio (figuras 1 y 2). El charco "e" presentó solamente depredadores, mientras que otras pozas como las "d", "f", "s" y "n" presentaron pocos o ninguno.

Los colectores son el grupo de organismos más abundante en todos los sitios (figura 3). En cuanto a la composición de grupos funcionales existen diferencias entre los cuatro sitios ($X^2=166.722$, g.l.=9, $p<0.05$), debido a que los raspadores sólo se encuentran en La Cañaza abajo y en el Naranjal Abajo (figuras 3b y 3d). Por otra parte los desmenuzadores y depredadores son particularmente abundantes en La Cañaza arriba, siendo el grupo de colectores mucho menos abundante que en los otros sitios (fig. 3a). La diferencia de grupos funcionales entre charcos es también significativa ($G=442.074$, g.l.=34, $p<0.05$).

En los cuatro sitios el porcentaje de carnívoros es menor que el de herbívoros y detritívoros (figura 4). La Cañaza conserva sus proporciones de carnívoros y herbívoros/detritívoros tanto arriba como abajo ($X^2=0.003$, g.l.=1, $p=0.958$), (figura 4a y 4b), pero es diferente comparado a El Naranjal ($X^2=26.475$, g.l.=3, $p<0.05$), el cual posee menor cantidad de carnívoros con relación a los otros grupos (figuras 4c y 4d). Además, este último sitio presenta diferencias en las proporciones de carnívoros entre arriba y abajo ($X^2=18.076$, g.l.=1, $p<0.05$). Agrupando herbívoros y detritívoros, por presentarse solo 3 individuos de los primeros, también se obtienen diferencias por nivel trófico entre charcos ($G=303.386$, g.l.=17, $p<0.05$).

DISCUSIÓN

Las características físicas y químicas propias de cada una de las pozas son el resultado de procesos que varían mucho entre los lugares donde estos se ubican. Generalmente, un aumento en la conductividad en estos sistemas se debe al incremento en la concentración de sales como producto de la evaporación. Por lo tanto, es de esperar que con el tiempo la conductividad vaya aumentando progresivamente (Williams 1987). Es probable que las grandes diferencias en los datos de conductividad y dureza se deban en parte a los distintos momentos de formación de cada uno de los charcos.

La temperatura afecta directamente el oxígeno presente en el agua, ya que este es uno de los factores que influyen en la solubilidad de los gases. Al haber una mayor exposición a la luz solar la posibilidad de un aumento en la temperatura es mayor, con la consecuente disminución en el nivel de oxígeno disuelto (Wetzel 1975). Es precisamente la compleja interacción que se presenta entre estos y otros factores, la que hace que la variabilidad entre charcos sea tan alta. La correlación entre oxígeno disuelto y temperatura se espera que sea negativa, pero podría ser positiva en algunos casos. Esto puede ser producto de la intervención de otros parámetros no cuantificados como la presión y la fotosíntesis, cuyas interacciones con las variables medidas pueden ser bastante complejas y conducir a resultados en que no se generen correlaciones significativas (Wetzel 1975).

Cada sitio tiene características relativamente constantes en cuanto al tipo de vegetación circundante, el grado de alteración antropogénica y el tiempo aproximado de formación de las pozas. Esto hace que la presencia de hojarasca y la conductividad sean relativamente constantes en cada zona (Cuadro 1).

El volumen y la diversidad no están correlacionados, lo cual puede deberse a la influencia de muchos factores que actúan en forma conjunta y que pueden generar amplias variaciones. Begon y colaboradores (1987) mencionan que para el caso de lagos e islas el área o volumen *per se* podrían no desempeñar un papel preponderante como factor de variación de la diversidad. En este caso se cita a la heterogeneidad del hábitat como un aspecto más importante, la cual aumenta directamente proporcional al área en la mayoría de los casos. Es muy importante recordar en este punto que el proceso de colonización de los charcos se dio cuando este era parte del río, por lo que el criterio de aislamiento se debe manejar cautelosamente. No obstante, mientras las pozas tengan agua representan un hábitat potencial colonizable y por lo tanto se pueden considerar argumentos de las teorías de biogeografía de islas.

En el caso de que la diversidad aumente al reducirse el tamaño de la poza se podría deber a la edad de la misma, además de lo mencionado anteriormente con respecto a la ausencia aislamiento. Es factible que charcos más viejos sean más pequeños por evaporación y por lo tanto se haya dado un período de colonización más amplio que conduzca a una diversidad mayor (Vinson y Hawkins 1998). Sin embargo, el tamaño también es resultado de otros procesos como la permeabilidad del suelo y la topología del terreno (Williams 1987).

Los resultados obtenidos en las proporciones de grupos funcionales concuerdan con el concepto del río como un recurso continuo, en que la estructura de la comunidad de insectos y otros organismos se puede predecir a lo largo del gradiente longitudinal (Statzner y Higler 1985). Según esta teoría, se espera que el porcentaje de raspadores aumente con el tamaño del río, debido a un incremento en la fotosíntesis, que luego puede disminuir en ríos de órdenes superiores donde la razón fotosíntesis/respiración decrece (Ward 1992).

Esto es lo que se observa en los sitios muestreados, en que la proporción de raspadores es mayor en La Cañaza abajo y El Naranjal abajo, donde los ríos incrementan su tamaño y hay mayor cantidad de luz (figura 3). Estos organismos pueden permanecer en los charcos al irse secando las quebradas, y dar resultados similares a los de las zonas lólicas.

La presencia de depredadores en las pozas puede conducir a conclusiones poco acertadas sino se toma en cuenta la biología de los organismos en sí. Por ejemplo, en el caso del charco "e" (Cuadro 3), se presentan solamente depredadores, que corresponden a 7 ditiscidos y un híbrido. Tanto por lo informado en la literatura (Merritt y Cummins 1984, Ward 1992), como por lo observado durante el trabajo, los ditiscidos poseen una gran capacidad de desplazamiento por medio de vuelo, y su abundancia relativa por unidad de muestreo puede variar rápidamente a través del tiempo. La misma característica se le observó a los vélicos y notonéctidos. Una consecuencia de este fenómeno se observa en la proporción de depredadores obtenida para el sitio La Cañaza arriba (figura 3a).

Desde el punto de vista de nivel trófico se presenta una situación similar a la de los grupos funcionales. La teoría del río como un continuo predice un porcentaje de depredadores relativamente constante a lo largo de todo el gradiente, lo cual no se puede aseverar biológicamente con la información obtenida en el trabajo, debido a la naturaleza de estos taxa. Para el caso de La Cañaza abajo (charcos f y g) y La Cañaza arriba (charcos c, d y e), los depredadores no son iguales entre sitios desde el punto de vista de movilidad, siendo en el último de ellos principalmente ditiscidos. Otro aspecto que debe de mencionarse es que en el Naranjal arriba el porcentaje de detritívoros basa su valor principalmente en los individuos del género *Culex* encontrados en el charco "j" (Cuadro 3), el cual presentaba características bastantes distintas a las demás pozas del mismo sitio (Cuadro 1).

Resulta particularmente sobresaliente el hecho de que los charcos presenten numerosos organismos característicos de aguas lólicas, como larvas de Psephenidae, *Leptonema* y *Anacroneria*. Esta circunstancia es predecible si se toma en cuenta que las pozas son producto de la disminución del caudal de la quebrada, en la cual son característicos los macroinvertebrados adaptados a corrientes. Es poco lo que se conoce en el trópico sobre la tolerancia de estos grupos a condiciones lélicas con su consecuente variación en factores como oxígeno disuelto, sales disueltas, turbidez y temperatura (Williams 1987). Según lo observado, es probable que estos organismos tengan estrategias alternativas para enfrentar condiciones de estrés, como lo hacen algunas especies filtradoras de Hydropsychidae (Wallace y Merritt 1980), familia que incluye al género *Leptonema*. En repetidas ocasiones se observó a *Thraulodes* subir desde el fondo de las pozas hasta la superficie y luego regresar al fondo, similar a lo que hacen los ditiscidos para obtener oxígeno. No se puede interpretar con certeza este comportamiento, pero podría estar relacionado con alguna estrategia relacionada al cambio de condiciones. Sin embargo, posiblemente muchos de estos taxa de ambientes lólicos no poseen adaptaciones especiales para los charcos y están destinados a perecer a menos que el río vuelva a crecer o que los factores indispensables para los organismos se mantengan dentro de los niveles requeridos.

En el proceso de colonización de estos charcos se deben tomar en cuenta dos aspectos. El primero consiste en que en el momento de formación de la poza ya existen algunos organismos provenientes del río antes de la sequía. Es factible que este sea el caso de *Thraulodes* y Psephenidae, taxa muy abundantes en estas quebradas (Ulate 1997, Mora 1999). Esto eventualmente afectaría el éxito de otros organismos que puedan llegar después de formado el hábitat. El otro elemento se relaciona con la inestabilidad de este ambiente, condición que se caracteriza por la presencia de especies pequeñas de gran capacidad de dispersión y poca especificidad en cuanto a alimentación (Williams 1987). Este es el caso de vélicos, ditiscidos y élmidos.

En términos generales, es evidente que cada charco presenta condiciones que son propias y que lo diferencian de otros charcos, debido a las complejas interacciones entre los factores físicos y químicos que varían de un lugar a otro. Pese a esto, la estructura de la comunidad puede ser similar en determinadas zonas del río cuando existan elementos que se mantengan constantes, como la presencia de algas que favorece a los raspadores, o que los detritívoros se vean favorecidos por la cantidad de hojas en descomposición dentro de las pozas.

BIBLIOGRAFÍA

- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1987. Ecology: Individuals, Populations, Communities. Sinauer Associates, Inc. EEUU. 876 pp.
- Merritt, R.W. y K.W. Cummins. 1984. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 2ª ed. Kendall/Hunt Publishing Co. EEUU. 722 pp.
- Mora, F. 1999. Efecto de la Alteración Humana y el Sustrato en la Distribución y Abundancia de Macroinvertebrados Acuáticos en Tres Quebradas. Curso de Biología de Campo 1999. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

- Statzner, B. y B. Higler. 1985. Questions and Comments on the River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:1038-1044.
- Ulate, D. 1997. Comparación de Insectos Acuáticos en Area de Sol y Sombra en la Quebrada Cañaza. Curso de Biología de Campo 1997. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Vinson, M.R. y C.P. Hawkins. 1998. Biodiversity of Stream Insects: Variation at Local, Basin, and Regional Scales. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 271-293.
- Wallace, J.B. y R.W. Merrit. 1980. Filter-Feeding Ecology of Aquatic Insects. *Ann. Rev. Entomol.* 25:103-132.
- Ward, J.V. 1992. *Aquatic Insect Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. EEUU. 438 pp.
- Wellborn, G.A., D.K. Skelly y E.E. Werner. 1996. Mechanisms Creating Community Structure Across a Freshwater Habitat Gradient. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:337-363.
- Wetzel, R.G. 1975. *Limnology*. W.B. Saunders Company. EEUU. 743 pp.
- Williams, D.D. 1987. *The Ecology of Temporary Waters*. Timber Press. EEUU. 205 pp.

Cuadro 1. Factores Físicos, Químicos y Biológicos para los charcos muestreados en Golfito, Puntarenas.

Charco	Sitio	Hora	Luz	Substrato	Hojar	pH	O ₂ mg/L	Cond µS	Dur mg/L	Temp °C	Volum L	Dist cm	Indiv	Taxa	Shannon
C	Car	830	Poca	grava	poca	7.2	4.34	160	92	23.4	1.24	50	12	3	2.35
D	Car	930	Poca	roca	poca	7	4.07	140	44	23.5	1.91	300	5	3	1.28
E	Car	1030	Poca	roca	poca	7	3.64	160	44	23.6	1.80	0	7	2	1.52
F	Cab	930	Mucha	a. gruesa	poca	8	5.85	300	122	24.1	26.11	30	6	3	0.59
G	Cab	1015	Poca	lodo/limo	media	8	5.82	330	124	24.3	8.20	100	16	13	1.46
h	Nab	1615	Poca	a. fina	media	8	5.88	140	104	24.4	7.49	40	14	4	3.63
i	Nar	830	Poca	a. fina	mucha	7.5	5.14	340	96	23.6	17.22	150	96	19	1.61
j	Nar	1100	Poca	roca	mucha	6.5	2.54	260	92	23.9	2.86	0	205	5	3.04
k	Nab	930	Poca	a. fina	mucha	8	5.55	340	104	23.3	22.75	200	20	12	0.18
l	Nar	945	Poca	a. gruesa	mucha	8	4.25	220	56	23.7	5.67	250	53	14	3.41
m	Nar	1130	Poca	a. fina	poca	8	6.78	320	96	23.8	7.20	150	17	9	2.91
n	Nab	845	Poca	roca	media	7.8	3.44	300	110	24.3	1.05	0	9	5	2.91
o	Nab	930	Media	roca	poca	8	4.59	300	108	24.9	10.80	0	146	12	2.20
p	Nab	1110	Poca	roca	poca	8.5	5.9	310	104	26.1	10.20	0	16	6	2.17
q	Nab	835	Poca	roca	poca	8	5.62	300	102	23.5	9.37	0	83	15	2.23
r	Nab	1030	Media	bloque	poca	8	5.84	290	92	24.3	8.50	0	32	11	3.36
s	Nab	1130	Mucha	roca	poca	9	8.04	300	92	33.5	2.61	0	16	4	2.75
t	Nab	930	Poca	a. fina	mucha	8	6.54	240	100	23.6	2.61	0	13	6	1.50

car=Cañaza arriba, cab=Cañaza abajo, nar=Naranjal arriba, nab=Naranjal abajo.

Hojar=hojarasca, Cond=conductividad, Dur=dureza, Temp=temperatura, Volum=volumen

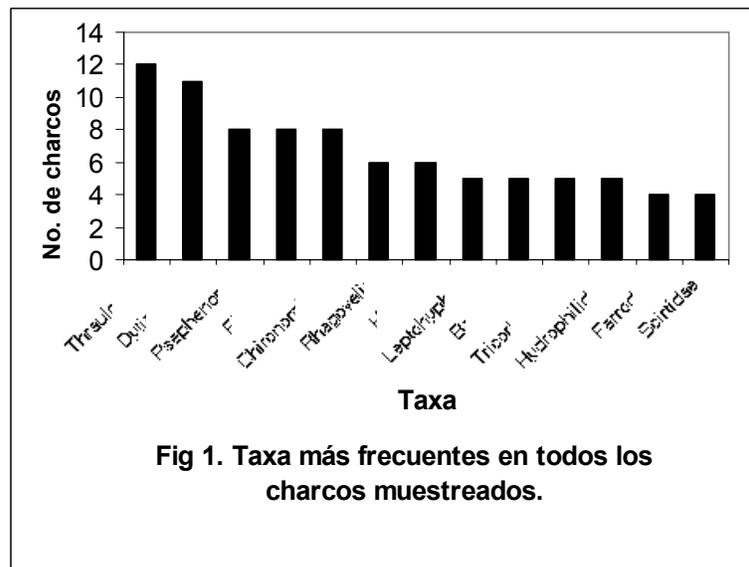
Dist=distancia del cauce, Indiv=número de individuos, Shannon=índice de diversidad de Shannon.

a. gruesa=arena gruesa, a. fina=arena fina.

Cuadro 2. Coeficientes de regresión múltiple para las variables analizadas. Las variables dependientes se encuentran en la primera fila y las independientes en la primera columna.

	<i>Indiv</i>	<i>Taxa</i>	<i>Shannon</i>	<i>Des</i>	<i>Ras</i>	<i>Col</i>	<i>Detr</i>	<i>Carn</i>
Constante	390.548	-3.044	-1.405	19.192	9.302	397.050	419.633	-32.233
Volum	-0.001	0.000	-0.000	0.000	0.000	-0.002	-0.002	0.001
Temp	-5.785	-0.682	-0.247	0.444	-1.611	-10.285	-11.091	5.382
Sustr	-19.035	0.224	-0.044	0.381	-2.890	-21.407	-24.145	5.075
PH	-57.042	2.901	0.907	-3.075	3.570	-48.735	-48.489	-8.341
O2	4.645	-0.131	-0.296	1.275	1.937	3.909	7.458	-2.876
Luz	24.615	-1.055	0.672	-1.628	-1.061	38.775	34.262	-10.038
Hora	0.094	-0.002	0.004	-0.010*	-0.003	0.123	0.108	-0.014
Hojar	33.055	0.794	0.104	-1.199	-0.089	33.772	33.601	-0.568
Dur	0.413	-0.071	-0.003	0.029	0.067	0.680	0.792	-0.374
Dist	0.041	0.003	0.001	-0.003	-0.002	0.087	0.080	-0.038
Cond	0.413	0.050	0.006	-0.016	0.001	0.357	0.334	0.077

Hojar=hojarasca, Cond=conductividad, Dur=dureza, Temp=temperatura, Volum=volumen
 Dist=distancia del cauce, Indiv=número de individuos, Shannon=índice de diversidad de Shannon.
 Des=desmenuzadores, Ras=raspadores, Col=colectores, Detr=detritivores, Carn=carnívoros
 *p<0.05



Cuadro 3 Continuación

<i>Taxa</i>	<i>Genero</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>	<i>i</i>	<i>j</i>	<i>k</i>	<i>l</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	<i>o</i>	<i>p</i>	<i>q</i>	<i>r</i>	<i>s</i>	<i>t</i>	
Tipulidae	Hexatoma	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stratiomyidae	gen undet	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae	gen undet	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Culicidae	c.f. Culex	0	0	0	0	0	0	0	201	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Culicidae	Anopheles	0	0	0	0	0	0	3	0	1	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dixidae	gen undet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Muscidae	gen undet 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
Muscidae	gen undet 2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera																				
Veliidae	Rhagovelia	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	1	8	1	2	0	0	0	0
Veliidae	Microvelia	0	0	0	0	1	0	9	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hebridae	Hebrus	0	2	1	0	0	0	7	0	1	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Notonectidae	Buenoa	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notonectidae	Notonecta	0	0	0	0	0	8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gerridae	gen undet	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephemeroptera																				
Leptophlebiae	Thraulodes	4	1	0	0	2	3	0	0	0	22	0	3	87	6	17	6	3	4	
Leptophlebiae	Farrodes	0	0	0	0	1	0	8	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3
Leptohyphidae	Leptohyphes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	14	0	9	1	0	1	
Leptohyphidae	Tricorhytodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	5	0	2	1	0	0	
Baetidae	Camelobaetidius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	
Baetidae	Baetodes	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	4	12	1	0	0	
Baetidae	gen undet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	
Baetidae	c.f. Baetis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	
Isonychiidae	gen undet	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lepidoptera																				
Undet	gen undet	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Decapoda																				
Undet	Cangrejo	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Undet	Macrobrachium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Isopoda																				
Undet	gen undet	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Total individuos		12	5	7	6	16	14	96	205	20	53	17	9	146	16	83	32	16	13	
Total taxa		3	3	2	3	13	4	19	5	12	14	9	5	12	6	15	11	4	6	

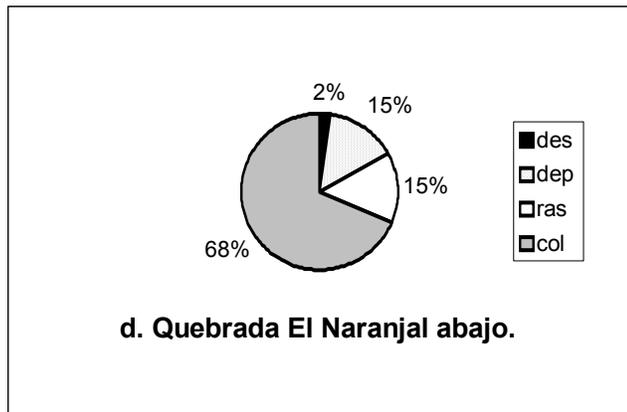
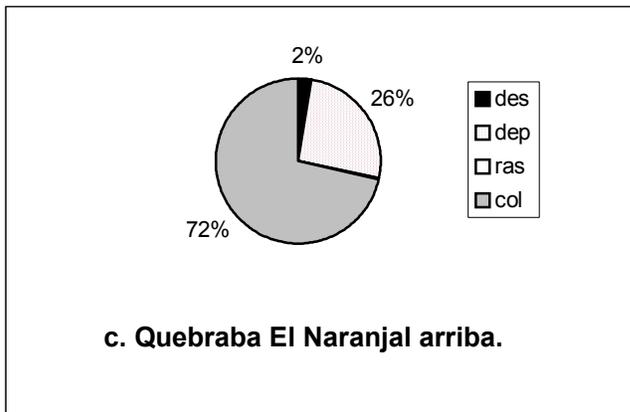
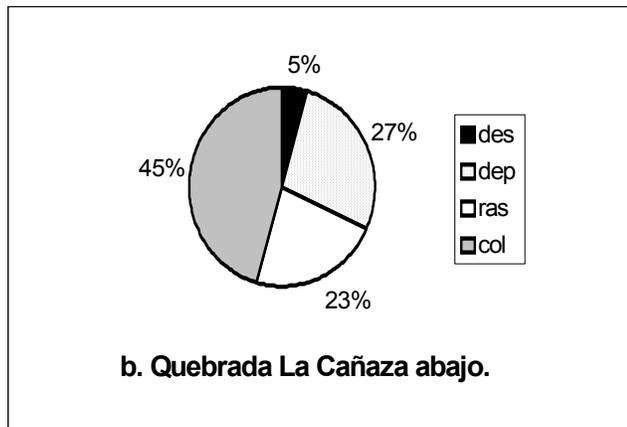
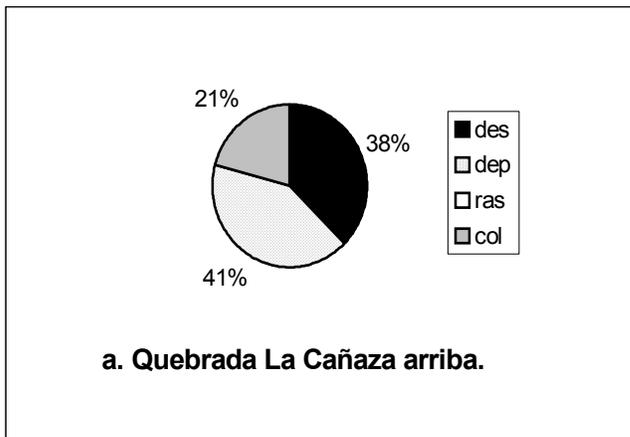


Figura 3. Proporciones de grupos funcionales de los charcos para los sitios muestreados en Golfito, Puntarenas. Los porcentajes fueron calculados sumando los individuos de todos los charcos por sitio (des = desmenuzadores, dep = depredadores, ras = raspadores, col = colectores).

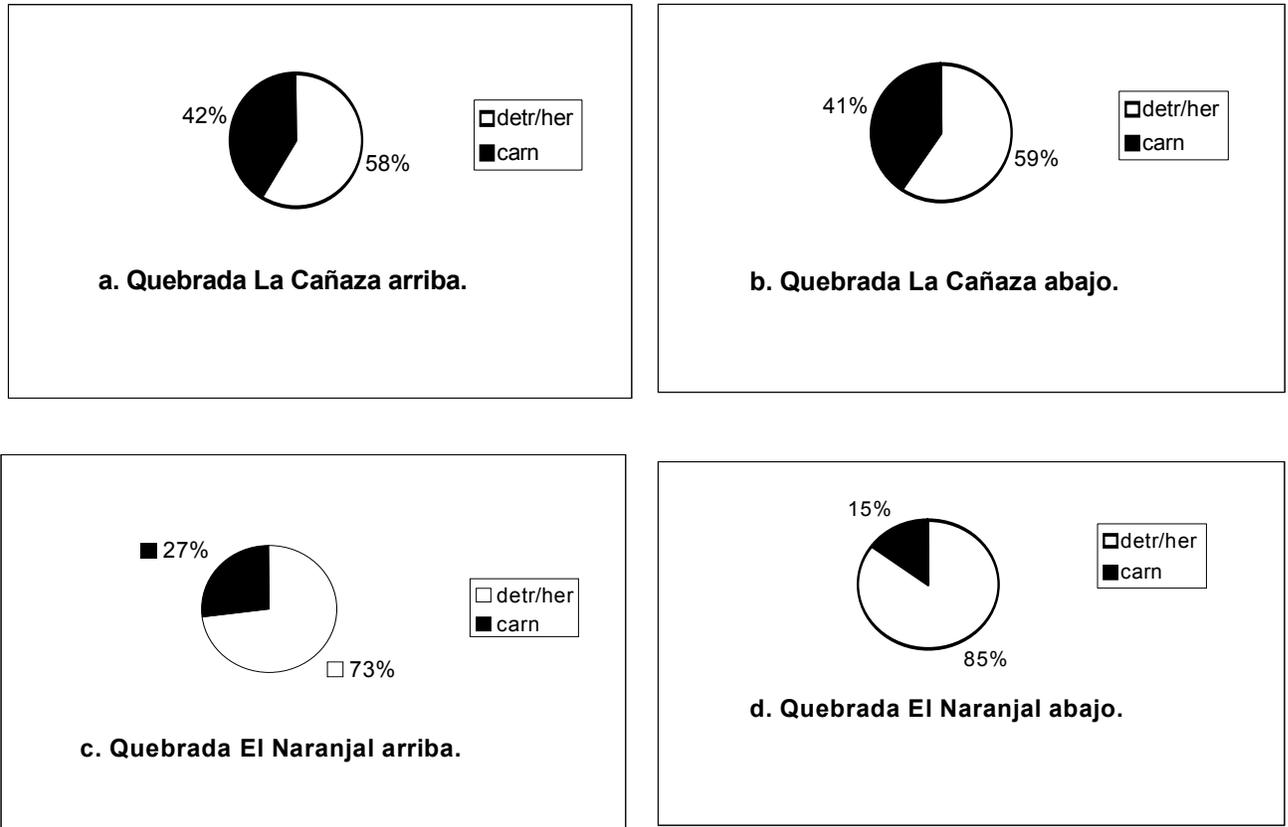


Figura 4. Proporciones por nivel trófico de los charcos para los sitios muestreados en Golfito, Puntarenas. Los porcentajes fueron calculados sumando los individuos de todos los charcos por sitio. (detr/her = detritívoros y herbívoros, carn = carnívoros).

Factores que determinan el tamaño de la colonia y preferencia de hábitat en *Azteca* sp. (Formicidae: Dolichoderinae) en un manglar

Minor Barboza

Las organizaciones sociales se han desarrollado en dos órdenes de insectos (Isoptera e Hymenoptera), las cuales forman colonias que pueden llegar a tener miles de individuos. Estas sociedades han llegado a tal grado de especialización que ningún individuo puede existir fuera de la colonia ni puede ser miembro de otra colonia que aquella en la que se ha desarrollado (Barnes, 1977). Cada grupo construye sus nidos de diversas formas, las colonias de hormigas están alojadas en un sistema de galerías en la tierra o la madera, o debajo de piedras (Barnes, 1977).

Azteca es un género de hormigas exclusivamente tropical (Carroll, 1983 en Adams, 1990b), es un miembro agresivo y conspicuo de hormigas que anidan en los árboles (Adams, 1990b). Las colonias de *A. trigona* (y otras especies de *Azteca*) construyen frecuentemente nidos de cartón que cuelgan de las ramas y troncos de los árboles, o pueden ocupar espacios huecos en el tronco o las raíces.

Estas hormigas establecen una relación simbiótica con varias especies de chinches harinosos (Pseudococcidae) que les brindan a las *Azteca* sp. azúcares, varias vitaminas y aminoácidos; por lo que parecen estar restringidas a aquellas especies de árboles que tienen nudos o tallos frescos huecos o troncos donde pueden cuidar las poblaciones de estos chinches. Por lo general se asocian a los árboles *Pithecellobium saman*, *Triplaris americana*, *Cocoloba caracasana*, *Terminalia lucida*, *Cordia alliodora* y varias especies de *Cecropia* (Carroll, 1991). En el manglar se le suele encontrar en ramas huecas y delgadas y, especies más grandes en ramas huecas de mayor tamaño. (Simberloff, 1991).

Estas hormigas establecen territorios alrededor del nido, los territorios de hormigas *Azteca* como *A. trigona* están típicamente conectados por uno o más caminos estrechos proveídos por raíces, ramas y árboles caídos, en los límites de estos territorios las hormigas están en constante alarma, atacando y matando a cualquier hormiga ajena a la colonia (Adams, 1990a).

El tamaño de las colonias de hormigas es variable e influye significativamente en la presencia de otras colonias de hormigas e igualmente influye en las poblaciones de insectos locales, debido a la alta agresividad que estas presentan (Carroll, 1991). Son pocos los estudios que analizan la estructura y factores que influyen en la presencia de *Azteca* en los manglares (Flores, 1998).

Dado que este tipo de bosques presenta condiciones muy particulares de composición florística, inundación por mareas, etc., es interesante estudiar la distribución y tamaño de colonias de estas hormigas en el manglar.

Los objetivos del presente trabajo son: determinar si la altura a la que se encuentra el nido, el DAP del árbol, y el tiempo en que los árboles son invadidos por la marea son factores que afectan el tamaño de las colonias de *Azteca*. También lo era determinar las preferencias de hábitat de *Azteca* en cuanto a sitio en el que se encuentra el nido, la altura y la especie de mangle. También se determinó su zona de forrajeo.

MÉTODOS

El trabajo se realizó durante 10 días entre el 19 de enero y el 3 de febrero de 1999, en el Manglar La Purruja, Golfo, Puntarenas. Se muestrearon un total de 2 transectos de 100 x 10 metros, divididos en 10 cuadrículas de 10 x 10 metros cada una, numeradas de la 1 a la 10 según la distancia al mar. En cada una de estas, se procedió a determinar la especie de mangle y el DAP, y si tenía o no hormigas *Azteca*, en caso de que las tuviera se procedía a buscar el o los nidos que pudiera tener la colonia, para determinar si dos nidos dentro del mismo árbol o en árboles vecinos pertenecían o no a la misma colonia, se tomaba una hormiga de un nido y se ponía cerca de hormigas del otro nido (y viceversa) y se observaba el comportamiento, si era atacada indica que los nidos pertenecen a colonias distintas por lo que se deben contar por aparte, pero si al ser revisada por las hormigas no es atacada significa que ambos nidos son de una misma colonia por lo que se deben considerar como una sola, también se colocaban en caminos de hormigas para determinar si esa zona de forrajeo pertenece a una u otra colonia.

Una vez que se determinó donde comenzaba y donde terminaba una colonia se procedió a dar una aproximación del tamaño del territorio. Para esto se medía con una cinta métrica el largo y la circunferencia de las ramas pertenecientes a una colonia, para luego por medio de la fórmula para calcular el área lateral de un cilindro, obtener una aproximación del área de la colonia, ya que se consideraron las ramas como si fueran cilindros. Con este valor se puede tener un tamaño aproximado de la colonia, ya que se espera que las colonias con un mayor número de individuos tengan un área más grande (Brian y Helmes, 1974; Adams y Levings, 1987 en Adams, 1990a).

También se determinó a que altura estaban el o los nidos de cada colonia y en donde estaban estos (en un árbol seco, en una rama viva o en una estructura denominada "nudo" que sólo se encuentra en *Rhizophora*), también se observó si la actividad de forrajeo de *Azteca* se realizaba hacia el dosel o hacia el suelo. El tiempo de cobertura por la marea se

determinó por medio de la distancia en la que se encontraba el transecto con respecto a la línea de marea baja, siendo las distancias menores cubiertas durante mayor tiempo que las mayores.

Se realizaron correlaciones de Pearson para determinar el grado de relación entre el tamaño de la colonia y: el DAP, la distancia y la altura a la que construyen el nido y pruebas de G, para determinar preferencias por especie, DAP del árbol, altura del nido, distancia, sitio de construcción y dirección de forrajeo. El valor “esperado” se obtuvo multiplicando el número total de observaciones “con hormigas” con la proporción de cada categoría de las observaciones “con o sin hormigas”. Por ejemplo para calcular el valor esperado de preferencia por alguna especie en particular, se tomaba el número total de árboles con y sin hormigas, y se multiplicaba por la proporción que cada especie de mangle representa del total de árboles con o sin hormigas.

RESULTADOS

Hay poca relación entre el tamaño de la colonia y el tiempo de cobertura por la marea ($r= 0,191$; $p=0,049$). Sin embargo al categorizar las distancias (como indicativo del tiempo de cobertura) (cuadrículas 1 a 5 = cerca, cuadrículas 6 a 10= lejos con respecto a la línea de marea baja), se encontró que las colonias de *Azteca* más grandes están en las zonas que tienen un menor tiempo de cobertura por la marea ($G= 4,103$; $gl = 1$; $p= 0,043$). (Cuadro 1) (Figura 1). Las colonias tuvieron un área promedio $1,37 \pm 1,27 \text{ m}^2$ (promedio \pm desviación estándar). La colonia más grande alcanzó $8,04 \text{ m}^2$. En ningún árbol se encontró más de una colonia, y las colonias cubrían desde sólo un árbol hasta 4 árboles.

Hay colonias de hormigas en árboles de cualquier tamaño, no teniendo preferencia por alguno en particular ($G= 5,559$; $gl = 7$; $p=0,592$) (Figura 2). Sin embargo los árboles más grandes albergan colonias más grandes ($r= 0,574$; $p< 0,001$). El máximo DAP fue de 26,58 cm.

Los árboles que se encontraron con hormigas fueron más grandes que los que no tenían hormigas ($T=3,243$; $gl = 88$; $p= 0,002$).

No hay relación entre el tamaño de la colonia y la altura a la que se encuentren el o los nidos ($r= 0,151$; $p= 0,123$), pero se encuentra una preferencia por altura ($G= 54,387$; $gl = 5$; $p<<0,001$), siendo la más preferida de 1,5 a 2 metros ver Figura 3.

No hay predilección por ninguna especie de mangle para la construcción del nido ($G= 1,613$; $gl = 3$; $p=0,656$ ver figura 4). Sin embargo se encontró predilección por el sitio en el cual construir el nido, prefiriendo construirlos en los “nudos” y procurando evitar hacerlo en troncos secos ($G= 16,245$; $gl = 2$; $p< 0,001$) (Figura 5). Las *Azteca* realizan su forrajeo hacia el dosel del manglar ($G= 15,938$; $gl = 1$; $p<0,001$) (Figura 6).

DISCUSIÓN

Las colonias de *Azteca* más grandes tienden a estar en las zonas que están durante un menor tiempo cubiertas por la marea (Cuadro 1), esto es de esperar ya que la invasión del agua les puede generar muchos problemas como la destrucción de larvas o incluso de la misma colonia. Las *Azteca* procuran evitar este inconveniente construyendo sus nidos a alturas que van desde 1 metro hasta los 2,5 metros, pero prefiriendo el rango que va entre 1,5 a 2 metros (Figura 2), evitando así que la marea invada sus nidos, quizá no prefieran ramas más elevadas debido a que las ramas más elevadas son más delgadas, por lo que las hormigas con nidos a mayores alturas estarían restringidas sólo a la presencia de nudos o algún hueco en el tronco, para así no tener restricciones en el crecimiento de su colonia, mientras que entre los 1,5 y los 2 metros se encuentran además de nudos o huecos en los troncos, ramas más gruesas pudiendo encontrar en estas un mayor espacio para albergar sus larvas y los chinches que cultivan.

La correlación entre el tiempo y el tamaño de la colonia es relativamente baja debido probablemente a que el gradiente realizado no fue lo suficientemente grande para detectar una mayor correlación, si es que estos dos factores están altamente relacionados.

Un aspecto que pudo afectar la baja correlación es que, si está presente una colonia grande de hormigas, las colonias cercanas a su territorio serán relativamente pequeñas y muy escasas (Carroll, 1991), por ejemplo en la cuadrícula en la que se encontró la colonia más grande hubo una “inhibición” sobre el tamaño de las otras colonias, ya que las que se encontraron eran de pequeño tamaño. Esto concuerda con los experimentos de Adams (1990a) en los que encontró que las colonias más grandes mantienen territorios de mayor tamaño que el de las colonias pequeñas y si se debilita una colonia esta perderá territorio con sus vecinos. Estas luchas se dan por competencia para adueñarse de una zona apta para el forrajeo (Adams, 1990a).

Además si en un área hay una colonia grande que influye en que las colonias de esa misma área sean pequeñas, al sacar el promedio de tamaño de esa área y compararlo con otra que tenga sólo colonias pequeñas, probablemente no se encontrarán diferencias debido a que las colonias pequeñas presentes en el área de la colonia grande reducen el promedio enmascarando la posible influencia que tenga el tiempo de cobertura por la marea en el tamaño de las colonias de *Azteca*.

Otra razón por la cual la correlación resultó baja es el hecho de que, la entrada del agua de mar no sea uniforme, pudiendo cubrirse primero de agua una zona más lejana que una más cercana, causada por desigualdades en el suelo del manglar.

Los árboles más grandes en promedio, resultaron ser los que tenían hormigas, lo que significa que las hormigas podrían estar buscando un sitio amplio para construir su nido para así obtener más alimento para sus chinches y tener más espacio para el crecimiento de la colonia. Las colonias de *Azteca* son más grandes cuanto más grande es el árbol en que se encuentran (Figura 1), esto porque árboles más grandes pueden albergar un mayor número de hormigas debido a una mayor facilidad de espacio (Simberloff, 1991).

Las *Azteca* no están buscando ninguna especie de mangle en especial para construir sus nidos (Figura 3), lo que buscan son unas estructuras llamadas "nudos", que probablemente sean tumores causados por una bacteria, pero no se han hecho estudios sobre el caso (Paul Hanson comm. pers.), esto debido a que estas estructuras brindan un mayor espacio que los troncos y ramas de árboles vivos, estructuras por las que las hormigas no tuvieron una predilección especial, el gran número de nidos construidos en estas ramas se debe simplemente a que es el recurso más abundante del manglar, las hormigas procuran evitar los árboles secos, debido probablemente a que estos eran de pequeño tamaño (sólo quedaba una parte del tronco), y a que probablemente no son convenientes para el cuidado de sus chinches.

Contrario a lo reportado por Flores (1998) se encontraron nidos de *Azteca* en una proporción bastante alta en árboles de *Avicennia*, sin embargo posiblemente esta se debe a que los muestreos se realizaron en una zona del manglar donde no se encuentran suficientes árboles de *Avicennia*, debido a la zonación de especies que caracteriza a este ecosistema.

Se observó a las *Azteca* forrajear preferentemente hacia arriba con respecto al otro comportamiento observado (ambas direcciones), esto se puede deber a que las hormigas se están dirigiendo al dosel del manglar para buscar chinches (*Pseudococcidae*) o larvas de *Rionidae* (*Lepidoptera*) que les pueden servir para obtener azúcares (DeVries, 1997 en Flores, 1998), esto debido a que hacia arriba está la zona de crecimiento activo del mangle, con tejidos más tiernos y nutritivos, razón por la cual los chinches se encuentran allí.

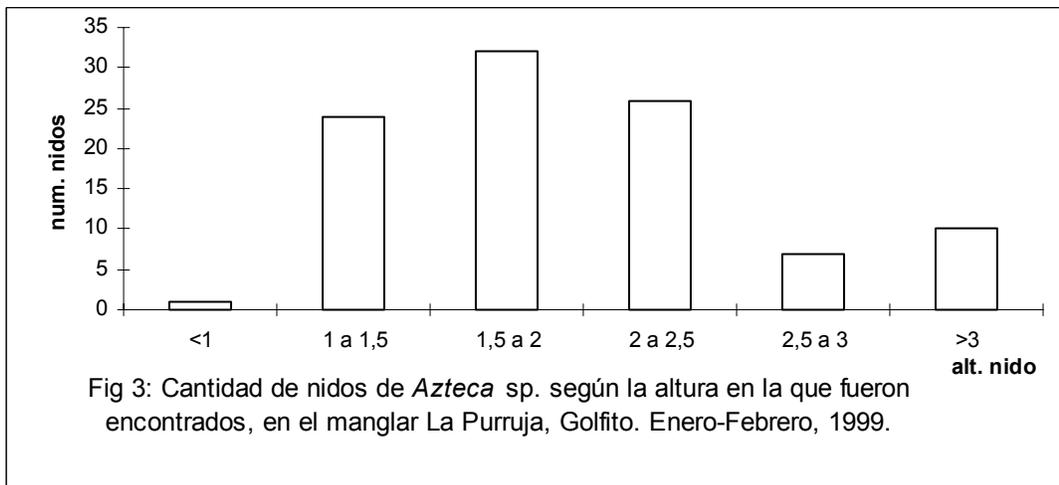
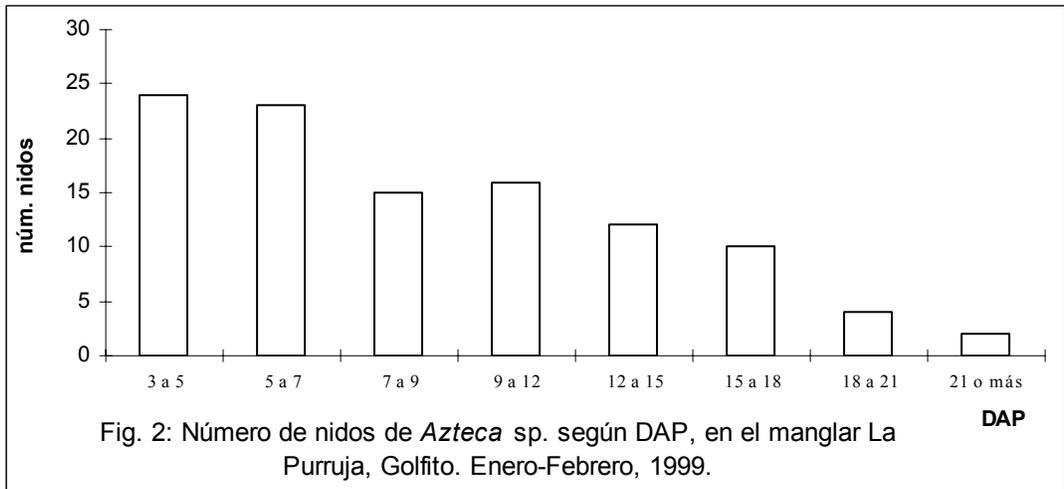
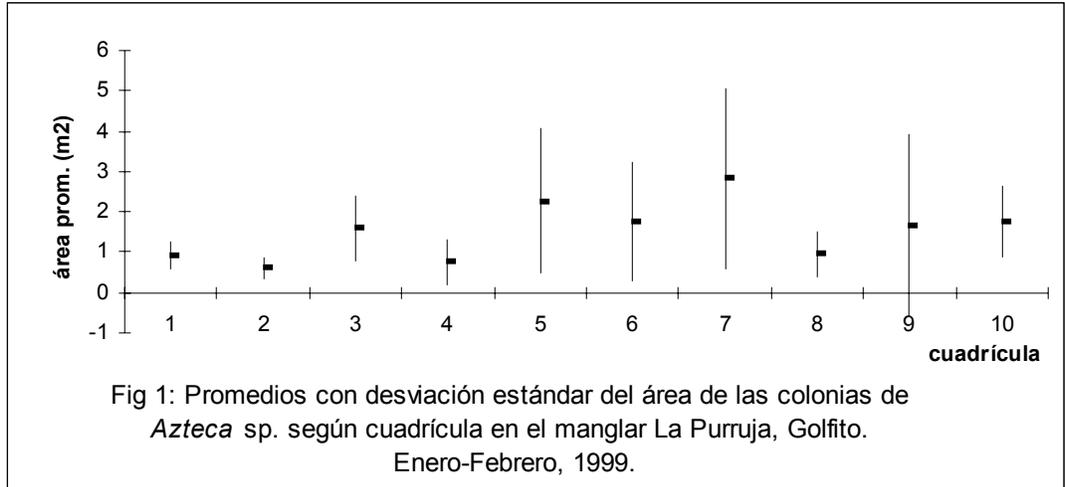
BIBLIOGRAFÍA

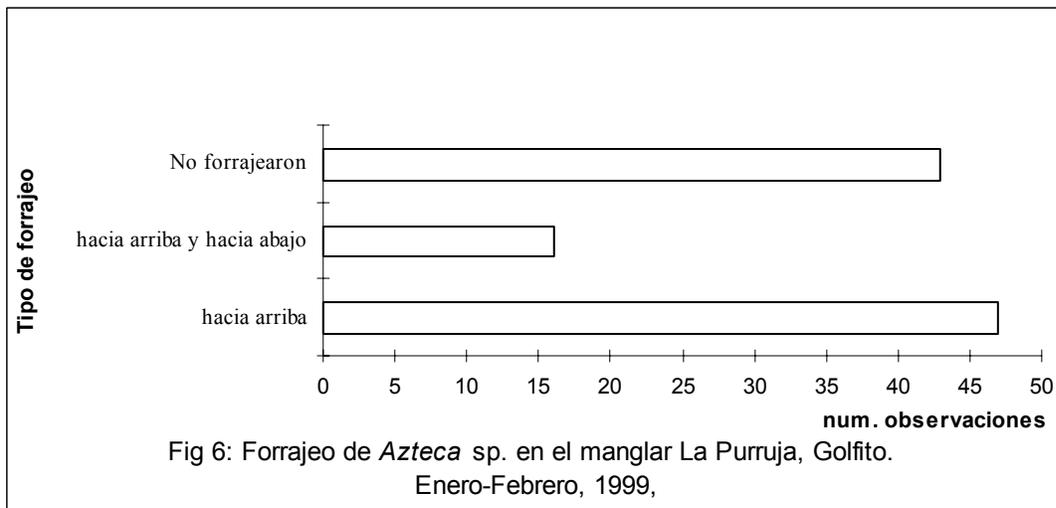
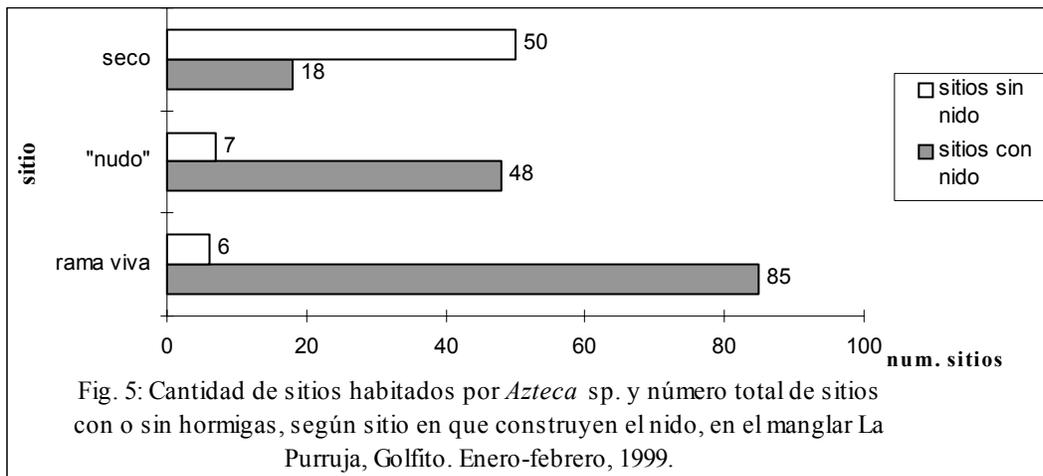
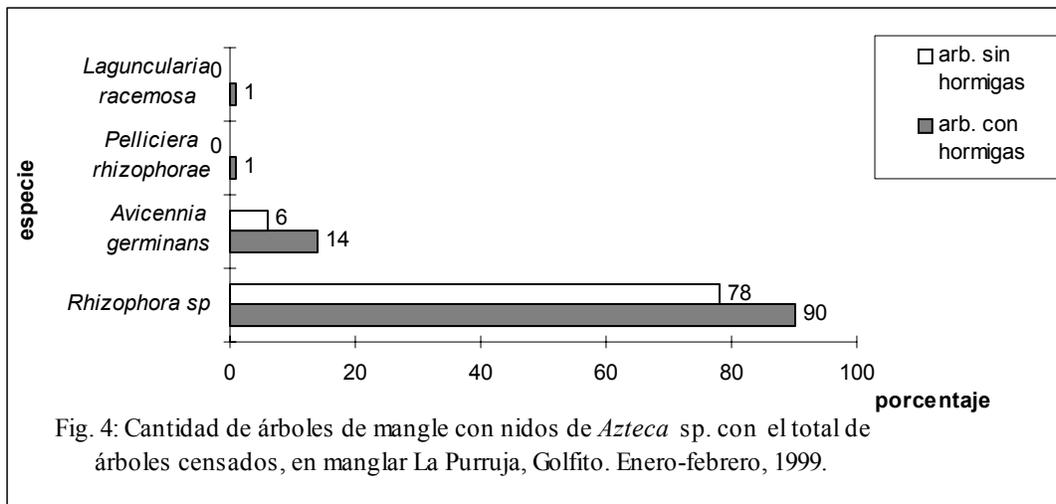
- Adams, E.S. 1990a. Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of asymmetries in colony size. *Anim. Behav.* 39: 321-328.
- Adams, E.S. 1990b. Interaction between the ants *Zacryptocerus maculatus* and *Azteca trigona*: interspecific parasitization of information. *Biotrópica* 22(2): 200-206.
- Barnes, R. 1977. Zoología de los Invertebrados. 2da ed. Nueva Editorial Interamericana. México DF, México. pp 614.
- Carroll, C.R. 1991. *Azteca*. En: Janzen (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. EUCR. San José, Costa Rica. Pp: 703-704.
- Flores B., C. 1998. Hormigas del género *Azteca* (*Formicidae: Dolichoderinae*) en el manglar. En: Lobo y Briceño (Ed). Curso Biología de Campo Golfito, 1998. San José, Costa Rica. Pp: 144-147.
- Simberloff, D.S. 1991. Mangroves. En: Janzen (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. EUCR. San José, Costa Rica. Pp: 276-278.

Cuadro 1: Tamaño de colonias de *Azteca* sp. según distancia en el manglar La Purruja, Golfito.

Distancia	Tamaño	
	Pequeña	Grande
Cerca	6	38
lejos	16	36
Total	22	74

cerca = mayor tiempo de cobertura (cuadr. 1 a 5),
lejos = menor tiempo de cobertura (cuadr. 6 a 10).





Diferencias de micro hábitats en la familia Dolichopodidae

Daniel Barrantes

La familia Dolichopodidae se caracteriza por tener una distribución cosmopolita, desde zonas templadas hasta el trópico. Está presente en islas oceánicas especialmente en Hawai donde existe un género endémico con alrededor de 200 especies. Así mismo es posible hallarla en islas subantárticas y en las alturas de los Himalayas, es decir, posee una amplia distribución altitudinal. La familia contiene alrededor de 150 géneros y aproximadamente 6000 especies descritas (Powell y Hogue 1979, Robinson y Vockeroth 1981).

Estas moscas, pueden distribuirse en una gran variedad de hábitats, pero más comúnmente se encuentran en zonas asociadas a fuentes de agua o regiones abiertas (Borrór y White 1970). Algunas se encuentran en márgenes fangosos de riachuelos y charcas, cerca de pantanos, playones arenosos de cuerpos de agua dulce o salada, etc., (Colless y McAlpine 1973, Borrór *et al* 1979, Powell y Hogue 1979).

Los dolichopodidos también son comunes de ver sobre el follaje, en jardines, sobre troncos de árboles e incluso sobre el mantillo del bosque (Colless y McAlpine 1973, Powell y Hogue 1979). Así mismo pueden habitar en zonas de vegetación abierta, como praderas o pastizales, o en bosques húmedos de vegetación muy densa (Colless y McAlpine 1973, Borrór *et al* 1979).

Existe una clara preferencia de hábitats por parte de algunos géneros. *Hydrophorus*, por ejemplo, prefiere zonas abiertas con fuentes de agua, mientras que *Sympycnus*, se encuentra más en la vegetación densa del bosque (Robinson y Vockeroth 1981, Borrór *et al* 1979, Colless y McAlpine 1973). Con respecto a la luminosidad del ambiente, los individuos de la familia son más comunes de ver en parches soleados, aunque algunas especies se encuentran también en zonas densamente sombreadas (Wirth y Stone 1956, Colless y McAlpine 1973).

Los adultos y algunas larvas, principalmente las acuáticas, son típicamente depredadores. Estos gustan más de cazar especies de insectos que usualmente representan plagas en la vegetación como áfidos, larvas de otros insectos, etc., (Colless y McAlpine 1973, Crosskey 1990).

En cuanto al cortejo, es común observar danzas de movimientos complicados, que le permiten a los machos exhibir una serie de ornamentos que poseen en las alas, patas y/o cabeza, (Wirth y Stone 1956). Estos, usualmente presentan poca discriminación durante el cortejo y pueden intentar copular con hembras de otras especies o géneros. El dimorfismo entre sexos puede ser tan grande que es imposible separar las hembras de algunos géneros, por lo que son los machos los que usualmente se utilizan para identificación (Borrór *et al* 1979, Robinson y Vockeroth 1981).

En Costa Rica aún no se cuenta con un registro taxonómico completo de las especies existentes, ni de la distribución de estas, (Zumbado, 1999). Además, a nivel mundial, aspectos de ecología y preferencias de hábitats en la familia Dolichopodidae se han estudiado poco, por lo que el trabajo presentado a continuación resulta innovador.

El objetivo de este estudio es determinar si existen diferencias en la distribución de individuos de la familia Dolichopodidae, presentes en dos sitios con características de luminosidad, vegetación, y disponibilidad de agua, relativamente diferentes. Así mismo determinar si existen preferencias en cuanto a las especies de plantas sobre las que forrajean, los periodos de actividad y sitios de forrajeo entre las distintos taxa.

MÉTODOS

Este trabajo se realizó durante el mes de enero de 1999, en la localidad de El Naranjal perteneciente a la Reserva Biológica de Golfito. Allí se escogieron dos sitios ubicados a lo largo del sendero que conduce a la Catarata 1.

Ambos sitios representan dos hábitats distintos. El primero o sitio A, representa un tacotal relativamente alejado de la quebrada. Mientras que el segundo o sitio B, se encuentra atravesado por la quebrada de la zona y corresponde a parte del bosque primario de la reserva. En este último el sotobosque es poco denso, hay una mayor presencia de mantillo y sombra debido a la cobertura del dosel, (Fig. 1).

Durante los doce días que duró el estudio se realizaron muestreos de 8 AM a 2 PM, alternando las horas entre los dos sitios estudiados. Se colectaron con una red entomológica todos los individuos de la familia Dolichopodidae observados sobre el follaje de la zona y se llevaron al laboratorio donde fueron clasificados en morfoespecies según: la venación de las alas, los patrones de coloración de patas, alas y antenas, las forma de la cabeza y antenas, y la genitalia del macho como factor de mayor peso, (Apendice A).

En el campo se determinó el género o familia a la que pertenecían las plantas sobre las que fueron halladas las moscas, el área foliar de la hoja y la altura a la que se encontraba. Si esta se hallaba en un parche de sol o sombra, la pubescencia de la hoja, así como presencia de epífilas, hongos, o algún daño en la superficie foliar. Para estimar el área de la hoja se midió el largo y ancho mayores, y posteriormente se aplicó la fórmula del área de un rombo regular.

La altura a la que se encontraba la hoja se clasificó en categorías cada 50 cm, mientras que la pubescencia se clasificó en lisa, (hojas no pubescentes), levemente pubescentes y pubescentes. Estos dos últimos factores no fueron medidos durante los primeros ocho días.

Se trató de registrar la actividad en la cual se encontraban las moscas en el momento de su captura. Si estas se encontraban posada, si forrajeaban, (realizaban paseos constantes sobre la superficie de las hojas por al menos 5 segundos), o si cambiaban constantemente de hoja, (busca). En los casos en los que se pudo observar un intento de caza, este fue registrado.

Para determinar diferencias en cuanto al área foliar de las hojas entre los taxos de plantas registrados, se realizó una ANDEVA. Lo mismo para tamaño de hoja contra morfoespecie de mosca y sitio de colecta.

Se construyeron tablas de distribución de frecuencias y se realizaron χ^2 o pruebas G, para determinar diferencias en la distribución de las morfoespecies de moscas con respecto a sitio, planta, parches de sol, hora de colecta, características de las hojas seleccionadas, actividad sobre las hojas y altura de hojas. Las pruebas nombradas se repitieron para los sexos de aquellas morfoespecies para las cuales se colectaron mas de 20 individuos. Para estos últimos se practicaron pruebas t-student para determinar diferencias en la escogencia de distintos tamaños de hoja promedio.

A las hembras colectadas después del octavo día de muestreo, se les registró si el abdomen presentaba o no evidencias de haber cargado masas de huevos, y si estos ya habían sido ovipositados. Para ello se clasificaron en las categorías Virgen, Huevos y Parida, las que corresponden a: hembras que no presentaban evidencias de abdómenes con huevos, que presentaban abdómenes cargados con huevos y las que evidenciaban abdómenes inflados pero sin presencia de huevos, respectivamente. Para estas categorías se realizaron pruebas de χ^2 o G, con respecto a sitio, tanto a nivel general como en las morfoespecies seleccionadas para los análisis individuales.

Finalmente se hizo un muestreo de las familias de plantas presentes en ambos sitios, como una manera de caracterización de estos. Se examinó la cobertura vegetal en transectos lineales de cinco metros cada uno ubicados fuera de la quebrada al azar, en el sitio B, y separados por 10m en el sitio A. Las diferencia en el método de muestreo fue debida a que en el sitio B la presencia de la quebrada y la topografía bastante quebrada hicieron difícil el trazado de transectos lineales a lo largo del sitio.

Se aplicó un índice de Shannon y un índice de Morisita, para observar diversidad y similitud en la vegetación de ambos sitios. Para determinar si los índices fueron diferentes o no, se aplicó una t-student utilizando los promedios de los pseudovalores de Shannon obtenidos, mediante la técnica de Jackknife, (Zahl, 1977), para los transectos muestreados en cada sitio.

RESULTADOS

De los individuos capturados se logró agrupar a las morfoespecies de moscas B, D, I, 51M, 15H, 16H, 51M, 7BH y solB3M, dentro del género *Condylostylus*. Esta clasificación se basó en la presencia de manchas en las alas; característica que hasta ahora solo comparte este género en la colección del INBIO. Para el resto de morfoespecies no se logró determinar a cual posible género o especie pertenecían, de las pocas identificadas para el país; por lo que se decidió trabajar con morfos, (Zumbado, 1999).

Ambos sitios de colecta demostraron ser diferentes en cuanto a la vegetación dominante. Las familias de plantas más abundantes fueron: Araceae para el sitio B con un 43% de cobertura vegetal; y para el sitio A los helechos y la familia Marantaceae con un 14% y 13% de cobertura vegetal respectivamente. La diversidad de familias de plantas registrada para el sitio A fue mayor que la obtenida para el sitio B, ($t=2,737$, $gl=25$, $P=0,0112$), (Cuadro 1a y 1b). El índice de Morisita obtenido para ambos sitios fue relativamente bajo, (Morisita=0,2006), ya que de 28 familias registradas solo 11 fueron comunes para ambas zonas.

Los sitios de colecta, se diferenciaron además por la presencia de parches de sol, entre otros factores medidos parecen influir en la separación de los morfotaxas de dolicopodidos. Algunas de las morfoespecies fueron colectadas en mayor cantidad en el sitio A, como fue el caso de los morfos B y E, mientras que otras como A y H se presentaron mas en el sitio B. Algunas más fueron colectadas en similares proporciones pero en muy baja cantidad, ($G=76,551$, $gl=15$, $P<0,001$). (Fig. 2)

En el sitio A las mayores colectas, (12,6% y 11,5% de las colectas totales), se dieron en *Heliconia* y *Calathea* respectivamente. Mientras que en el sitio B se colectaron más individuos en araceas, 34,5%, y, piperaceas y solanaceas cada una 2,3% de colectas totales, ($G=145,536$, $gl=26$, $P<0,001$). Cabe destacar que dichos taxos de plantas tienden a ser muy abundantes en sus respectivos sitios. Es decir, el sitio de colecta parece determinar en cuales plantas se observan más moscas.

El área foliar de las hojas parece ser otro factor de separación entre morfoespecies y entre sitios de muestreo. Esta fue diferente respecto a las plantas donde se observaron las moscas, ($F=9,830$, $gl=25$, $P<0,001$), es decir, algunas de las plantas donde se capturaron moscas, poseían hojas significativamente mayores o menores que otras. En este caso fueron *Carludovica* y *Calathea* quienes presentaron un promedio mayor en el tamaño de sus hojas, (Tukey<0,05). Así mismo, entre ambos sitios de muestreo, el área foliar promedio fue mayor en el sitio A, ($t=-5,701$, $gl=172$, $P<0,001$). Y entre

morfoespecies, la morfoespecie I también tendió a distribuirse en hojas más grandes, ($F=3,462$, $gl=15$, $P<0,001$, $Tukey<0,05$).

Casi todas las morfoespecies se colectaron sobre hojas sin pubescencias, (94,4% de las colectas totales), y sobre aquellas clasificadas como sanas, (80,1% de las colectas totales). No hubo diferencias entre morfoespecies respecto a la textura de las hojas donde se capturaron, ($G=36,703$, $gl=28$, $p=0,126$), y tampoco respecto a la sanidad de la hoja, ($G=41,779$, $gl=45$, $P=0,609$). Sin embargo no se midió la abundancia total, en ambos sitios, de hojas pubescentes o lisas, sanas, con hongos o con epífilas; por lo que no se pueden determinar preferencias de las moscas colectadas, por dichos substratos.

Con respecto a los parches de sol, hubo diferencias en la abundancia de las morfoespecies colectadas, ($G=91,761$, $gl=15$, $P<0,001$). Las morfoespecies A, B, D, J, 15H, 16H, 51M y somA5H, prefieren los sitios sombreados. Mientras que H, I, 7BH, C, E, solA4H y solB3M, prefirieron parches de sol, (Fig. 3). Estos dos factores no parecen influir en la separación de microhábitats en las morfoespecies estudiadas.

La abundancia de individuos a lo largo del día, no se observaron diferencias significativas entre morfoespecies, ($G=85,854$, $gl=90$, $P=0,604$). En todos los casos, la mayor cantidad de colectas se dio entre 9:00 y 12:00, (Cuadro 2). Lo mismo sucedió respecto a la altura del substrato. En aquellos casos donde se midió, hubo predominancia hacia los substratos menores a 1m por parte de todas las morfoespecies, ($G=30,743$, $gl=27$, $P=0,282$), (Cuadro 3).

La actividad realizada por las moscas en el momento de su captura, como posible indicador que explique la distribución diferencial de las morfoespecies, varió entre estas últimas, ($G=67,76$, $gl=45$, $P=0,016$). La mayoría de los individuos de las morfoespecies A, I, J, D, E, 16H, se encontraron en lo que se denominó forrajeo, (65,2%, 75%, 100%, 50%, 50% y 100% respectivamente), mientras que el resto de morfoespecies mantuvieron su mayor presencia de individuos en lo que se llamó búsqueda.

El estado reproductivo de las hembras es otro factor que puede influir en la distribución de las morfoespecies, principalmente si se observan diferencias entre sexos. En aquellas hembras colectadas a las que se les registraron masas de huevos, se encontraron diferencias significativas entre morfoespecies, con respecto a la condición reproductiva, ($G=31,343$, $gl=18$, $P=0,026$). Las hembras de la morfoespecie A se encontraba cargando masas de huevos o ya los había ovipositado, mientras que la morfoespecie B no presentaba masas de huevos visibles en su mayoría. Estas dos morfoespecies corresponden a las de mayores colectas, (Fig. 4).

Al observar la distribución de sexos para la morfoespecie A, (Fig. 5), se encuentra que las hembras prefieren el sitio B mientras que los machos se encuentran más dispersos, ($Chi^2=4,905$, $gl=1$, $P=0,027$). Similarmente ocurre con parches de sombra, (Fig. 6), en donde se observa una tendencia de las hembras a estar más en los sitios sombreados, ($G=3,896$, $gl=1$, $P=0,048$).

Cabe destacar que en ambas condiciones, sitio B y parches de sombra, fue donde más se encontraron plantas de la familia Araceae. Y, en esta familia de plantas fue donde más moscas de ambos sexos, 71%, fueron capturadas, ($G=8,371$, $gl=10$, $P=0,593$). En este caso, de 69 colectas totales, 33,3% correspondieron a machos que se observaron en la familia Araceae y 37,7% fueron hembras capturadas en la misma planta.

Respecto al tamaño promedio de área foliar en la cual se observaron los individuos de la morfoespecie A, esta fue la misma para ambos sexos, ($t=-0,604$, $gl=67$, $P=0,548$). Lo mismo se puede decir de la altura a la cual fueron colectados, en donde predominó el substrato más bajo, ($G=3,972$, $gl=3$, $P=0,264$), y la condición de sanidad en la que se encontraba la hoja, ($G=2,007$, $gl=2$, $P=0,202$), la cual fue de hojas sanas.

La abundancia de individuos según la hora del día tampoco varió entre los sexos de la morfoespecie A, ($G=2,51$, $gl=5$, $P=0,775$), ambos colectados en mayor cantidad entre 8:00 y 10:00 AM. Tampoco hubo diferencias entre hembras y machos, respecto al tipo de actividad en la que fueron hallados, ($G=4,612$, $gl=3$, $P=0,202$), ya que ambos sexos se encontraron principalmente en lo que se denominó forrajeo.

Las hembras de la morfoespecie A, a las que se les observó su estado reproductivo se concentraron en el sitio B, y tanto en este, como en el sitio A predominaron las hembras que ya habían desarrollado masas de huevos en su abdomen, ($G=4,055$, $gl=2$, $P=0,132$). (Fig. 7).

No hubo diferencias significativas respecto a la cantidad de intentos de caza observados para ambos sexos de la morfoespecie A, ($G=7,421$, $gl=3$, $P=0,06$). Sin embargo se observa una tendencia a que las hembras realicen más intentos de caza que los machos, (Fig. 8).

Por su parte, la morfoespecie B presentó una tendencia a distribuir los machos en mayor proporción en el sitio A que las hembras, (Fig. 9). Sin embargo no se puede decir con certeza que existe una preferencia mayor del sitio A por parte de los machos, ($G=3,609$, $gl=1$, $P=0,057$). No sucede así con respecto a los parches de luz, (Fig. 10), ya que tanto hembras como machos se distribuyen más en la sombra que en el sol, ($Chi^2=0,684$, $gl=1$, $P=0,408$).

Para la morfoespecie B, no existieron diferencias significativas entre la distribución de los sexos con respecto a la hora de colecta, ($G=9,939$, $gl=6$, $P=0,127$), la cual fue principalmente entre 10:00 AM y 12:00 M. Tampoco en la altura de la hoja donde se observaron más moscas, $< 1m$, ($G=1,295$, $gl=2$, $P=0,523$).

La distribución de sexos en los distintos taxos de plantas donde fue colectada la morfoespecie B, si presenta diferencias significativas, ($G=8,842$, $gl=17$, $P=0,036$). Sin embargo las mayores colectas de hembras y machos se dieron

respectivamente, en los mismos taxas de plantas, mayormente presentes en el sitio A: 12% y 8% en *Calathea* y, 14,3% y 14,3% en *Heliconia*; de un total de cuarenta y nueve capturas. En este caso las diferencias en la distribución de sexos se encuentran en los taxas de plantas donde se colectaron pocos individuos. Tanto hembras como machos se observaron en un mismo tamaño promedio de hojas, ($t=-1,055$, $gl=40$, $P=0,298$).

Para esta misma morfoespecie, se registraron diferencias significativas entre sexos con respecto a la actividad en la que se observaron los individuos capturados, ($G=8,181$, $gl=2$, $P=0,017$). En este caso las hembras tienden a pasar más tiempo forrajeando o posadas en las hojas, mientras que los machos parecen ser más activos, (Fig. 11).

Similarmente sucede con respecto a los intentos de caza observados entre ambos sexos de la morfoespecie B, ($G=5,008$, $gl=1$, $P=0,025$). En este caso, los machos prácticamente no invierten en la captura de presas mientras que algunos intentos si son observados en las hembras, (Fig. 12).

De las once hembras a las que se les observó su estado reproductivo en la morfoespecie B, la mayoría, 54,5%, no presento masas de huevos visibles por lo que fueron catalogadas como hembras vírgenes, y solamente un 18,2% portaron masas de huevos visibles. La distribución de estas hembras según su estado reproductivo fue la misma para ambos sitios de colecta, ($G=0,191$, $gl=2$, $P=0,909$).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos demuestran una separación de patrones de distribución entre las distintas morfoespecies. Las variaciones de vegetación entre sitios, así como las condiciones de luz y sombra parecen ser los factores de mayor peso en determinar la distribución de las morfoespecies. La preferencia de una morfoespecie por un sitio, planta de forrajeo, tamaño particular de hojas o condición de luz u sombra, como se observó en la primera parte de los resultados, (Cuadro 1 a Fig. 3), podrían sugerir adaptaciones particulares de las poblaciones estudiadas a un determinado microhábitat de residencia. En otras palabras, los taxas de moscas encontrados, estarían restringidos por selección natural, a aquellas condiciones ambientales en las cuales puedan alcanzar un mayor valor adaptativo, (Krebs 1978 y Begon y Mortimer 1981).

La influencia del factor sitio, tomando en cuenta las diferencias intrínsecas de ambos lugares, descritas en materiales y métodos, y el cuadro 1, parecen influir la escogencia, por parte de los morfos de moscas, de los taxas de plantas donde se posan. Ya que, como se observó para las morfoespecies A y B, la mayor abundancia de ciertas plantas parece inclinar su distribución hacia aquellos lugares en donde fueron mayormente capturadas.

En este caso, el estado de sucesión y la cercanía de la quebrada, serían los principales factores a considerar. Tomando en cuenta de que todas las morfoespecies colectadas forrajeaban a las mismas horas y se distribuyen a la misma altura del suelo, aún cuando este último, así como el tamaño de las hojas son factores que pueden verse influenciados por las condiciones del ambiente y por la planta seleccionada, respectivamente.

Rief, 1996, en un estudio de tres años con distintas familias de moscas entre ellas Dolichopodidae, determino que existía una clara discriminación entre hábitats boscosos y zonas alteradas por la agricultura, por parte de las especies de las familias analizadas. Por lo que los cambios en distribución y abundancia de las especies estudiadas puede ser reflejo de las diferencias microambientales de la zona.

Por otro lado, el hecho de que a muchas de las morfoespecies colectadas sea posible agruparlas dentro de un mismo género, plantea un problema de competencia de recursos que solamente puede ser evitado si hay una exclusión de hábitats y/o una especialización en la explotación diferencial de los recursos presentes en el ambiente, (Margalef, 1974 y Pianka, 1983). En este caso queda claro que, los taxas de las plantas escogidos por cada morfoespecie, en correlación con las preferencias entre sitios de forrajeo, y la búsqueda de parches de sol o sombra, sugieren una clara separación de ecológica de las distintas morfoespecies, (Pianka, 1983).

El tipo de dieta característica de la familia, (áfidos entre otros insectos que atacan las estructuras aéreas de las plantas), podría ser considerado como otro factor limitante en la distribución de las morfoespecies; ya que estos insectos pueden presentar interacciones de especificidad con las plantas donde forrajean, (Colless y McAlpine 1973, Crosskey 1990, Krebs 1978). Aunque no se estudiaron los componentes de la dieta de cada morfoespecie, la especificidad observada entre estas y ciertos taxas de plantas, y el hecho de que la mayoría de las morfoespecies realizaran actividades de forrajeo y búsqueda, puede ser reflejo de la especificidad observada entre los insectos presa y las especie de plantas que forrajean, (Krebs, 1978).

Tampoco resulta difícil explicar el por qué la mayoría de las capturas se realizó en hojas lisas, ya que la presencia de tricomas limita el establecimiento de larvas o insectos depredadores de las hojas, (Colless y McAlpine 1973, Crosskey 1990). Similarmente, con respecto a la condición fitosanitaria de las hojas seleccionadas y la química de estas, (Krebs, 1978). Sin embargo se hace necesarios nuevos estudios que determinen el efecto real que tienen las plantas con epífilos o tricomas en las superficies foliares, en la distribución de las morfoespecies. Se puede sugerir entonces, que parte de la distribución diferencial de las morfoespecies puede ser debida al microhábitat de forrajeo y/o reproducción. Esto, también debido, a las diferencias observadas en los estados reproductivos de las hembras, (Robinson y Vockeroth 1981, Bateman 1972 y Pianka 1983).

La poca cantidad de individuos colectados de algunas morfoespecies hace difícil determinar con certeza, cual es el micro hábitat específico de cada morfoespecie. En el caso de las dos morfoespecies con mayores colectas se pueden ver claramente diferencias en cuanto al sitio de muestreo, planta de forrajeo, y a la preferencia de parches de sol.

Para la morfoespecie A, por ejemplo, esta se encuentra mas en el sitio B y en parches de sombra. Siendo estos lugares donde mas abundaban las araceas. Pero para la morfoespecie B, los resultados obtenidos arrojan una mayor preferencia del sitio A y una poca discriminación de parches soleados o sombreados. En este sitio se encontró gran cantidad de *Calathea* y *Heliconia*, mismas plantas en las cuales se observó más, a dicha morfoespecie lo que nos sigue sugiriendo una correlación entre sitios y plantas en donde forrajear.

Así también, los análisis realizados para la morfoespecie A, revelaron una clara selección de hábitat por parte de las hembras las cuales no solo tienden a preferir los parches sombreados, permanecen mas en el sitio B, respecto al sitio A. Al mismo tiempo los machos aunque tienden a dispersarse más, estos permanecen en aquellos lugares donde se encuentren las hembras en mayor cantidad acorde con lo esperado, (Robinson 1969).

Algunas de las posibles razones para la escogencia del sitio B pueden ser la cercanía de la quebrada, la mayor cantidad de alimento u otros factores que tienen que ver con búsqueda de ambientes propicios para el desarrollo de larvas, (Borror y White 1970). Principalmente, si se toma en cuenta que de las hembras a las cuales se les determinó el estado reproductivo hubo mayor cantidad de hembras paridas y con huevos en dicho sitio.

Como ya se demostró, no hubo en esta morfoespecie ni en la B, diferencias entre sexos respecto a las horas de actividad, al tipo de actividad en si, ni a la altura del suelo a la cual fue capturada. Todas estas características podrían verse afectadas si hubiera diferencias entre sexos respecto a los patrones de movimiento de los individuos. Aún cuando se espera que varíen entre las morfoespecies estudiadas debido a la exclusión competitiva y separación de ecológica entre organismos emparentados, (Pianka, 1983, Margalef, 1974 y Robinson, 1969); a nivel de una misma población estos factores deben mantenerse muy conservados. Sin dejar de lado que el sexo que mayor inversión haga en la procreación deberá ser mas agresivo en la búsqueda de recursos alimenticios, como parece ocurrir en este caso y en el de la morfoespecie B con los intentos de caza, (Daly y Wilson, 1978).

En la morfoespecie B al igual que la A no hubo variaciones entre sexos respecto a la mayoría de factores que pueden influir en la distribución diferencial de hábitats. Si bien es cierto que en este caso se observaron ciertas variaciones en los taxas de plantas seleccionados por ambos sexos, siempre se mantienen una constancia de la morfoespecie por permanecer en un sitio determinado y permanecer más en unas pocas plantas.

Finalmente se puede decir que la selección de hábitats en las morfoespecies estudiadas de la familia Dolichopodidae, es un proceso complejo que puede depender de muchos factores pero donde parecen predominar el tipo de vegetación, la presencia de claros de luz y el estado de sucesión del bosque.

La gran cantidad de morfoespecies existentes en la zona de estudio, requieren una mayor investigación de la distribución y diversidad de la familia Dolichopodidae en la zona, y por tanto un régimen de colectas mas exhaustivo, que se extienda por varios meses y en distintas épocas del año. De este modo será posible determinar con mayor certeza el tipo de hábitat particular de cada una de las especies de la zona.

BIBLIOGRAFÍA

- Bateman, M. A. 1972. The ecology of fruit flies. Annual Review of Entomology. (17) :493-518
- Begon, M. y Mortimer, M. 1981. Population Ecology. Blackwell Scientific Publications. 200pp
- Borror, D. J. Triplehorn, C. A. y Johnson, N. F. 1979. An introduction to the study of insects. 5° ed. Saunders college Publishing. USA. 827pp.
- Borror, D. y J. White, R. E. 1970. A field guide to insects. Houghton Mifflin Company. USA. 404pp
- Colles, D. H. y McAlpine, D. K. 1973. Diptera. En The division of entomology commonwealth scientific and research organization CANBERRA. The Insects of Australia. Edit Mel Bourne University press. USA. paj 656-740.
- Crosskey, R. W. 1990. The natural history of blackflies. John Wiley and Sons Inc. USA. paj486-487.
- Daly, M. y Wilson, M. 1978. Sex evolution and behavior. Duxbory press. USA.387pp
- Krebs, C. J. 1978. Ecology. Harper and Row, Publishers Inc. USA. 753pp
- Margalef, R. 1974. Ecología. Omega S. A. España. 951pp
- Pianka, E. R. 1983. Evolutionary Ecology. 3° ed. Harper and Row, Publishers Inc. USA. 416pp
- Powell, J. A. y Houge, C. L. 1979. California insects. University of California press. USA. 388pp
- Rief, S. 1996. The influence of cultivation on selected Diptera (Nematocera: Limoniidae, Tipulidae, Trichoceridae, Brachycera, Empididae, Hybotidae: Dolichopodidae) of different ecosystems on low peat bogs. Faunistisch Oekologische Mitteilungen Supplement. 0(20): 47-76.
- Robinson, H. 1969. A monographic study of the mexican species of *Elinia* (Diptera: Dolichopodidae). Smithsonian Contribution to Zoology. N° 25. 62pp

- Robinson, H. y Vockeroth, J. R. 1981. Dolichopodidae. En McAlpine, J. F. Peterson, B. V. Shewell, G. E. Teskey, H. J. Vockeroth, J. R. y Wood, D. M. Manual of Nearctic Diptera. Vol 1 y 3. Canadian Government Publishing Center. Canada. pag625-639.
- Wirth, W. W. y Stone, A. 1956. Acuatic insects of California. USA. University of California Press. USA. 508pp
- Zahl, S. 1977. Jackknifing index of diversity. Ecology 58: 907-913.
- Zumbado, M. 1999. Comunicación personal. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO). Costa Rica.

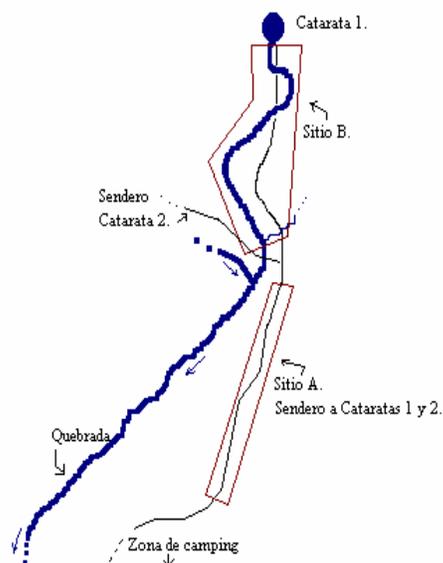


Fig 1. Mapa de la zona de estudio ubicada en El Naranjal - Golfito.

Cuadro 1a. Distribución de familias de plantas y porcentaje de cobertura estimado para los sitios muestreados.

Sitio A		Sitio B			
Familia	% Cobertura	Familia	% Cobertura		
Araceae	0,83	Piperaceae	6,85	Araceae	42,81
Asteraceae	5,09	Poaceae	2,78	Arecaceae	14,00
Bromeliaceae	0,65	Rubiaceae	3,52	Cyclanthaceae	1,40
Burseraceae	1,11	Rutaceae	2,78	Helecho	3,86
Cyclanthaceae	10,18	Sapindaceae	1,02	Heliconiaceae	1,75
Dilleniaceae	2,50	Tiliaceae	2,41	Lauraceae	2,11
Fabaceae	0,56	Verbenaceae	2,11	Malvaceae	1,54
Helecho	13,70	Vitaceae	0,28	Marantaceae	6,49
Heliconiaceae	6,11	Zingyberaceae	9,81	Melastomataceae	0,53
Lauraceae	0,56			Moraceae	4,84
Malvaceae	0,74			NI 1b	3,37
Marantaceae	12,96			Piperaceae	10,53
Melastomataceae	8,79			Sterculiaceae	1,40
NI 1a	3,18			Tiliaceae	2,98
NI 4a	1,48			Zingyberaceae	2,39

Cuadro 1b. Índices de Shanon para los sitios muestreados.

Sitio	TAXAS	N	H	Hmax	J	Var(H)
A	24	5401	3,97	4,6	0,87	0,000001
B	15	2850	2,88	3,9	0,74	0,000001

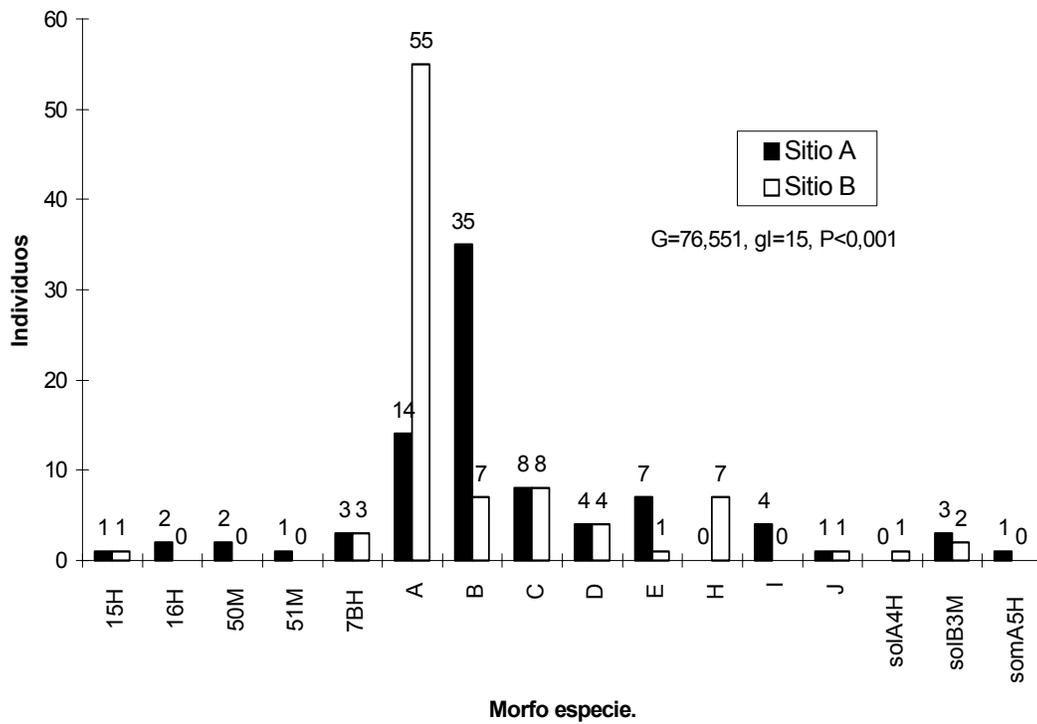


Fig 2. Distribución de morfo especies por sitio.

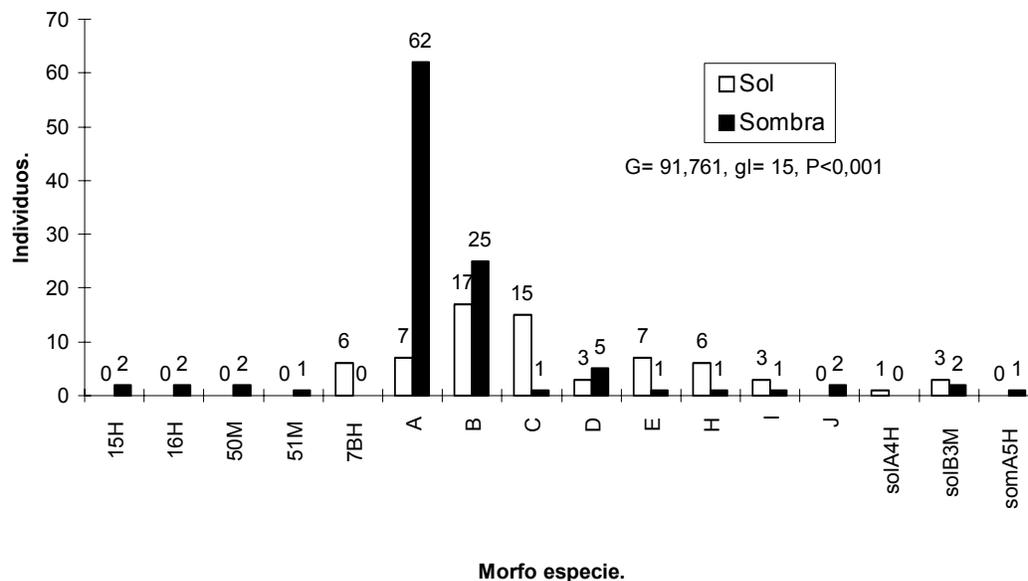


Fig 3. Distribución de morfo especies en parches de sol y sombra.

Cuadro 2. Distribución de individuos de las distintas morfoespecies a lo largo de las horas de muestreo.

Morfo-esp	8:00	9:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	Total
15H	0	0	1	1	0	0	0	2
16H	0	1	1	0	0	0	0	2
50M	0	0	1	1	0	0	0	2
51M	0	0	0	0	1	0	0	1
7BH	1	2	3	0	0	0	0	6
A	21	20	8	13	5	0	2	69
B	6	9	8	12	3	1	3	42
C	0	3	3	7	1	1	1	16
D	1	0	2	4	0	1	0	8
E	1	2	3	2	0	0	0	8
H	0	1	3	2	0	1	0	7
I	0	1	0	2	1	0	0	4
J	0	0	2	0	0	0	0	2
solA4H	0	0	0	1	0	0	0	1
solB3M	0	2	1	1	1	0	0	5
somA5H	0	0	0	1	0	0	0	1

Cuadro 3. Distribución de los individuos de las distintas morfoespecies respecto a la altura a la cual fueron colectadas.

Morfo-esp	<0,5m	0,5-1m	1-1,5m	1,5-2m	Total
16H	0	1	0	0	1
51M	0	0	1	0	1
A	20	6	1	2	29
B	4	4	3	0	11
C	4	1	1	0	6
D	1	1	1	0	3
E	0	1	0	0	1
H	2	1	0	0	3
I	0	0	1	1	2
J	0	1	0	0	1
Total	31	16	8	3	58

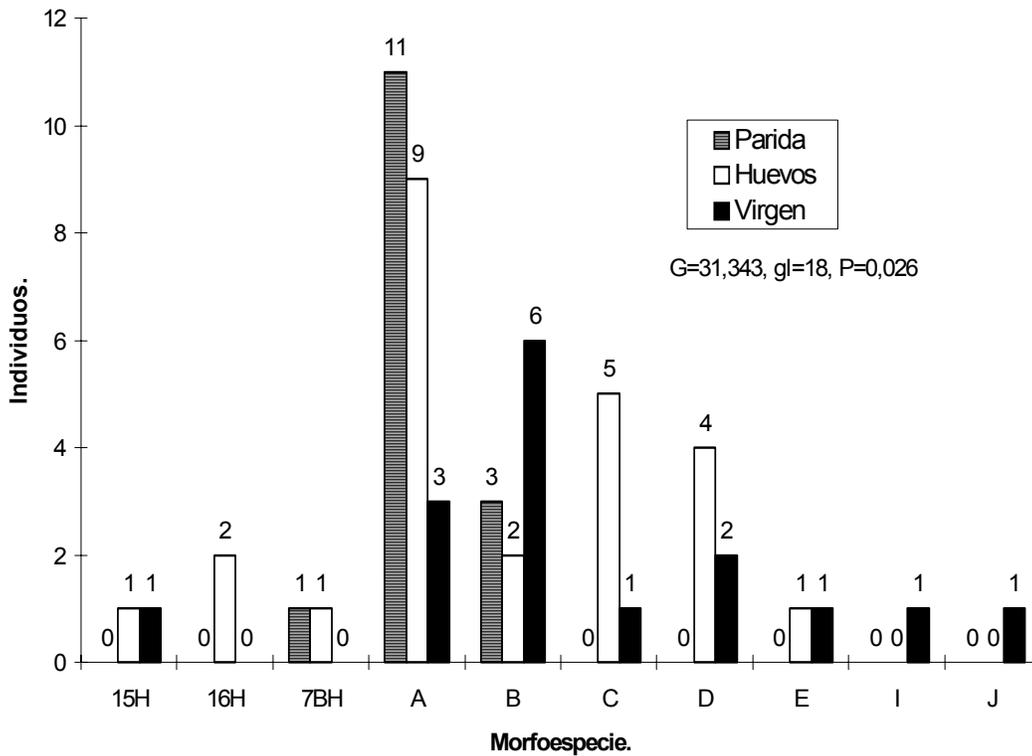


Fig 4. Estado reproductivo de las hembras colectadas a partir del octavo día.

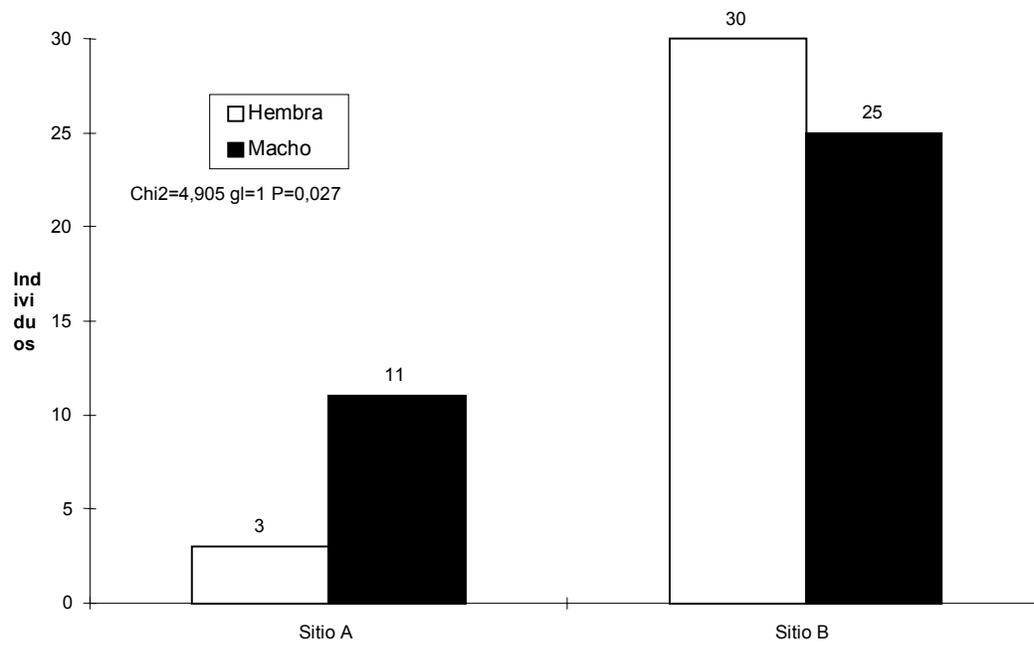


Fig 5. Distribución de sexos por sitio para la morfoespecie A

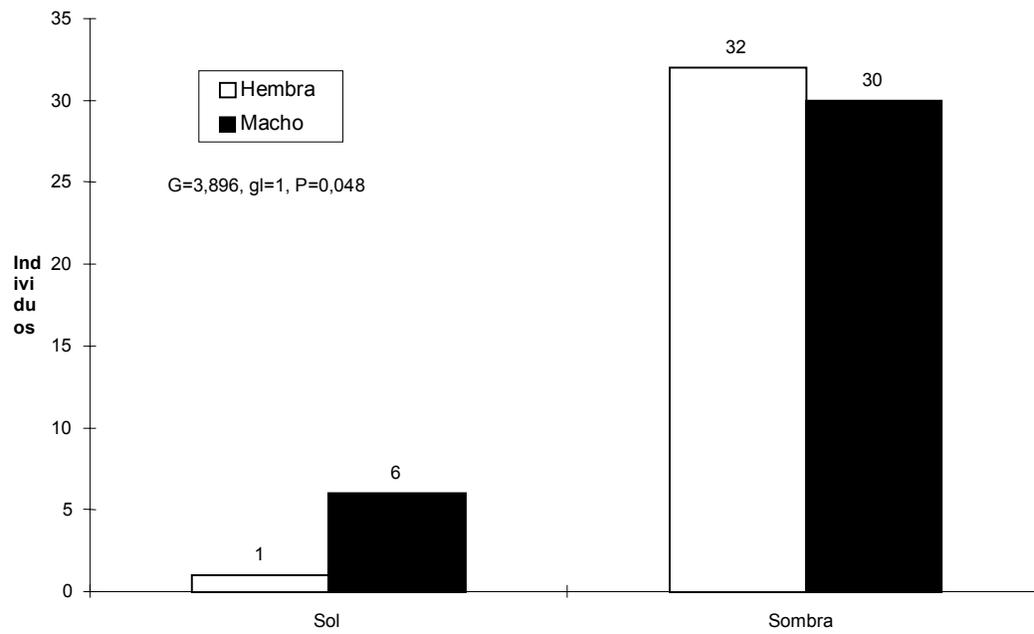


Fig 6. Distribución de sexos de la morfoespecie A en sol o sombra

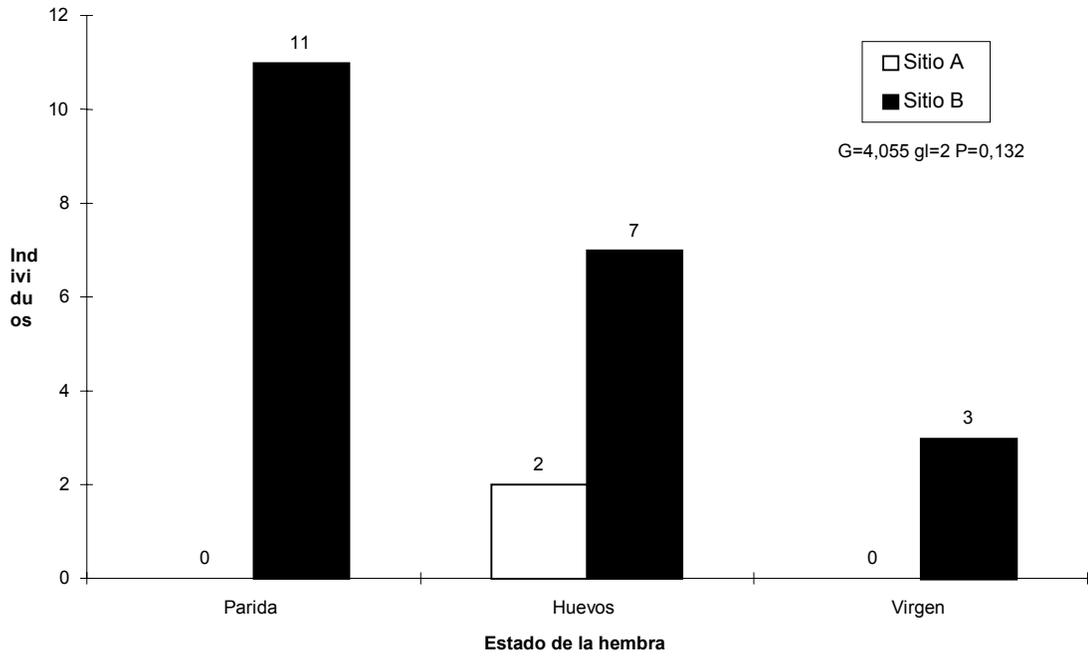


Fig 7. Estado reproductivo de hembras A por sitio

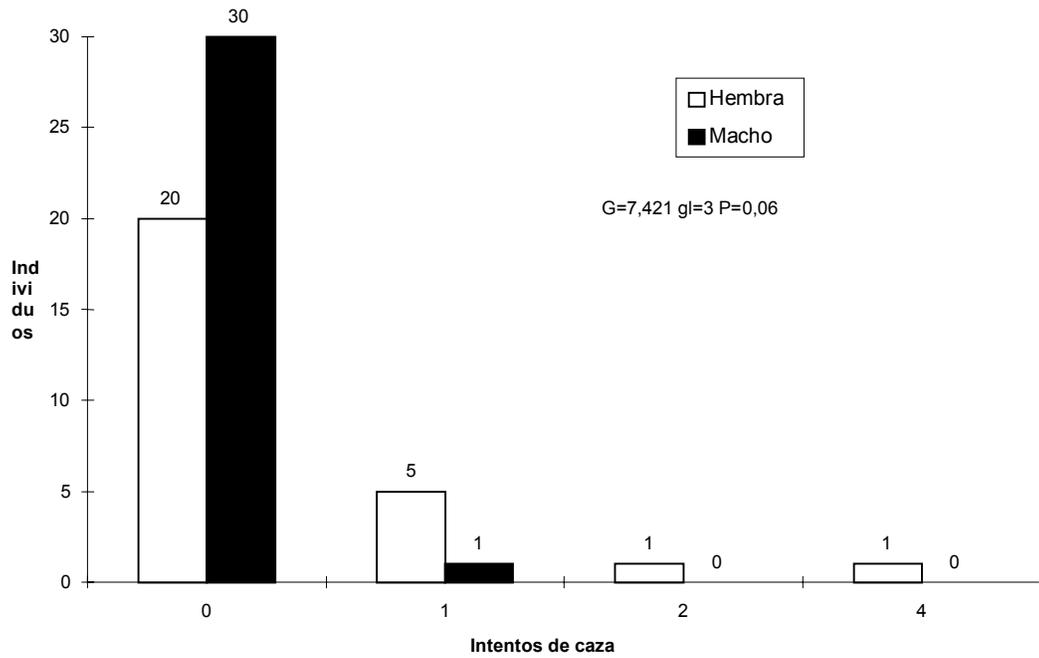


Fig 8. Intentos de caza reportados para la morfoespecie A

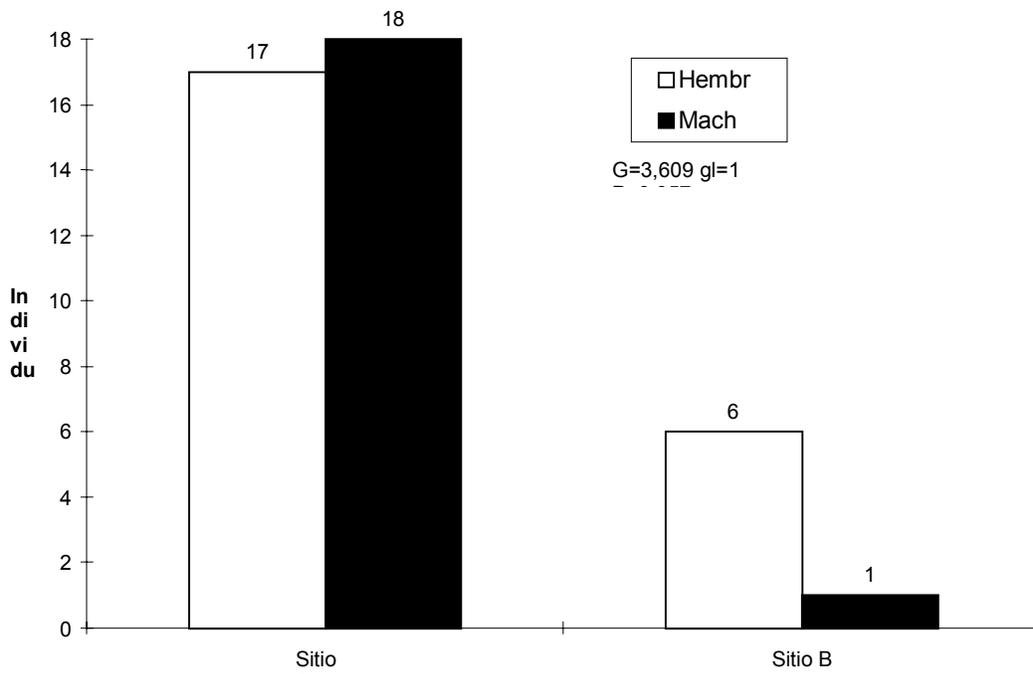


Fig 9. Distribución de sexos por sitio en la

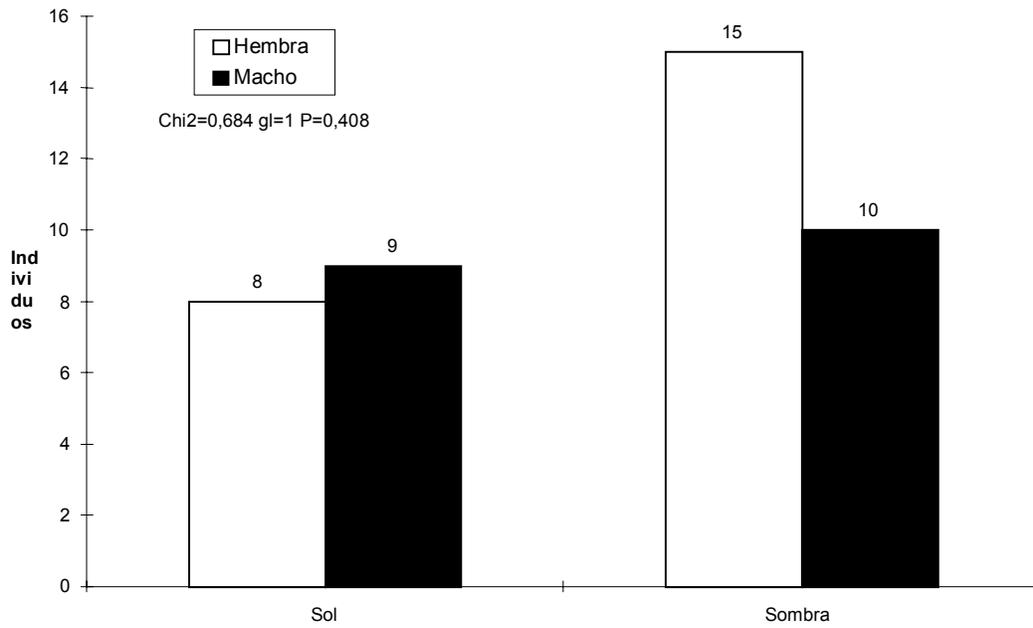


Fig 10. Distribución de sexos de morfoespecie B en sol o sombra

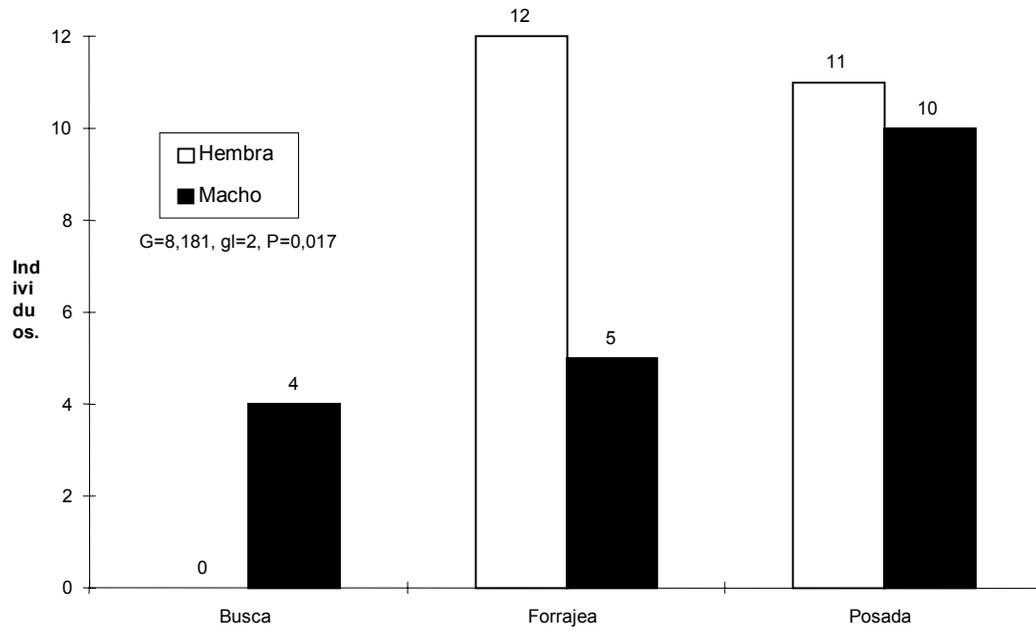


Fig 11. Actividad observada en hembras y machos de la morfoespecie B.

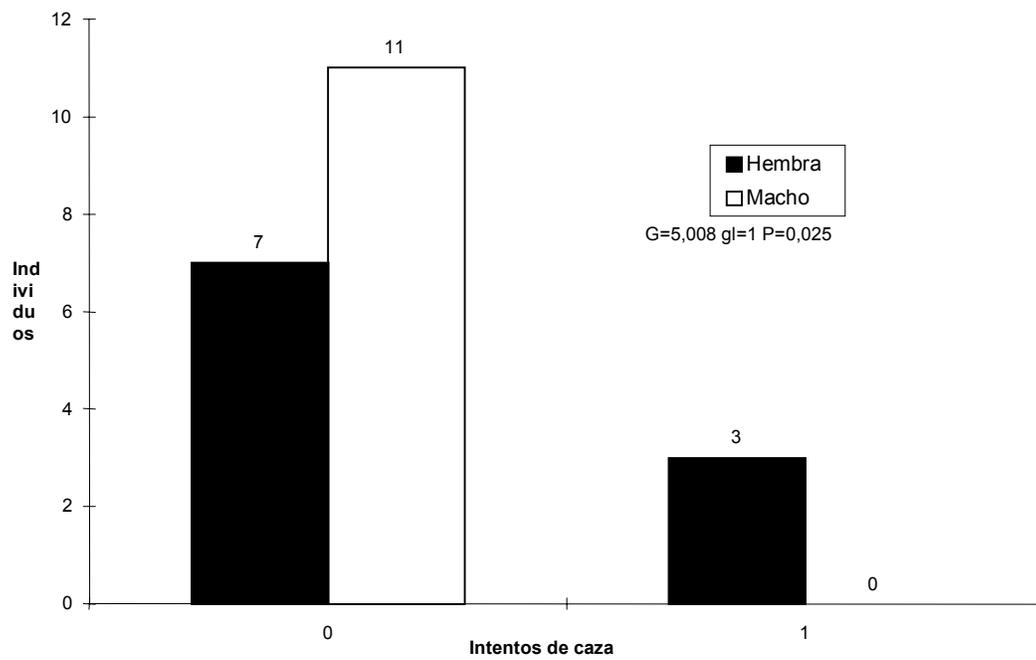


Fig 12. Intentos de caza reportados para la morfoespecie B

Antenas:

 A, E, I, 15H, 50, 51

 SolA4H, B, H,
D, J, I, 7BH, 16H, SamA5H

 C

Cabezas

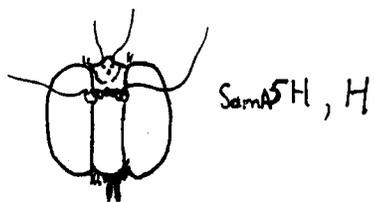
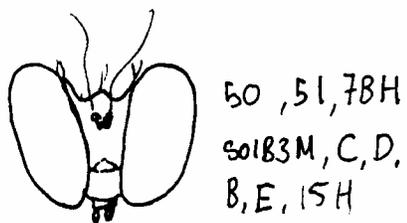
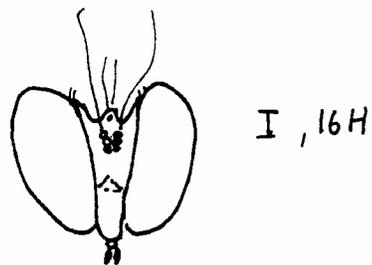
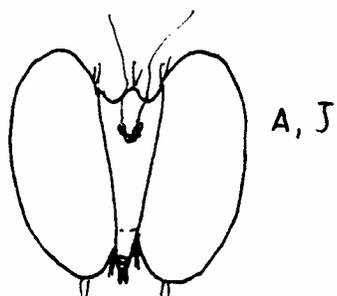


Fig. A1: Detalle de cabezas y antenas de las morfoespecies.

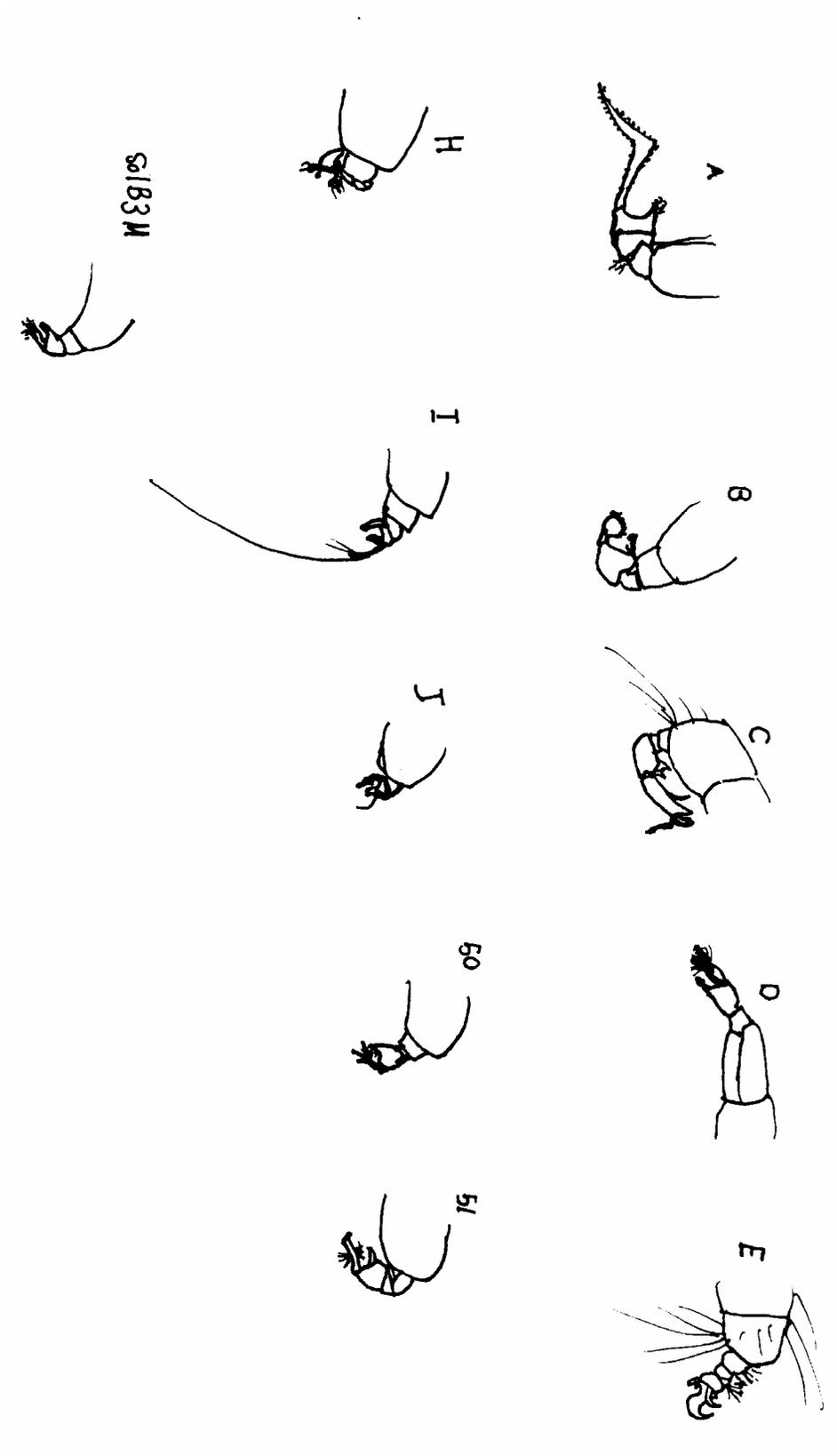


Fig. A2: Detalle de la genitalia de los machos de las morfoespecies.

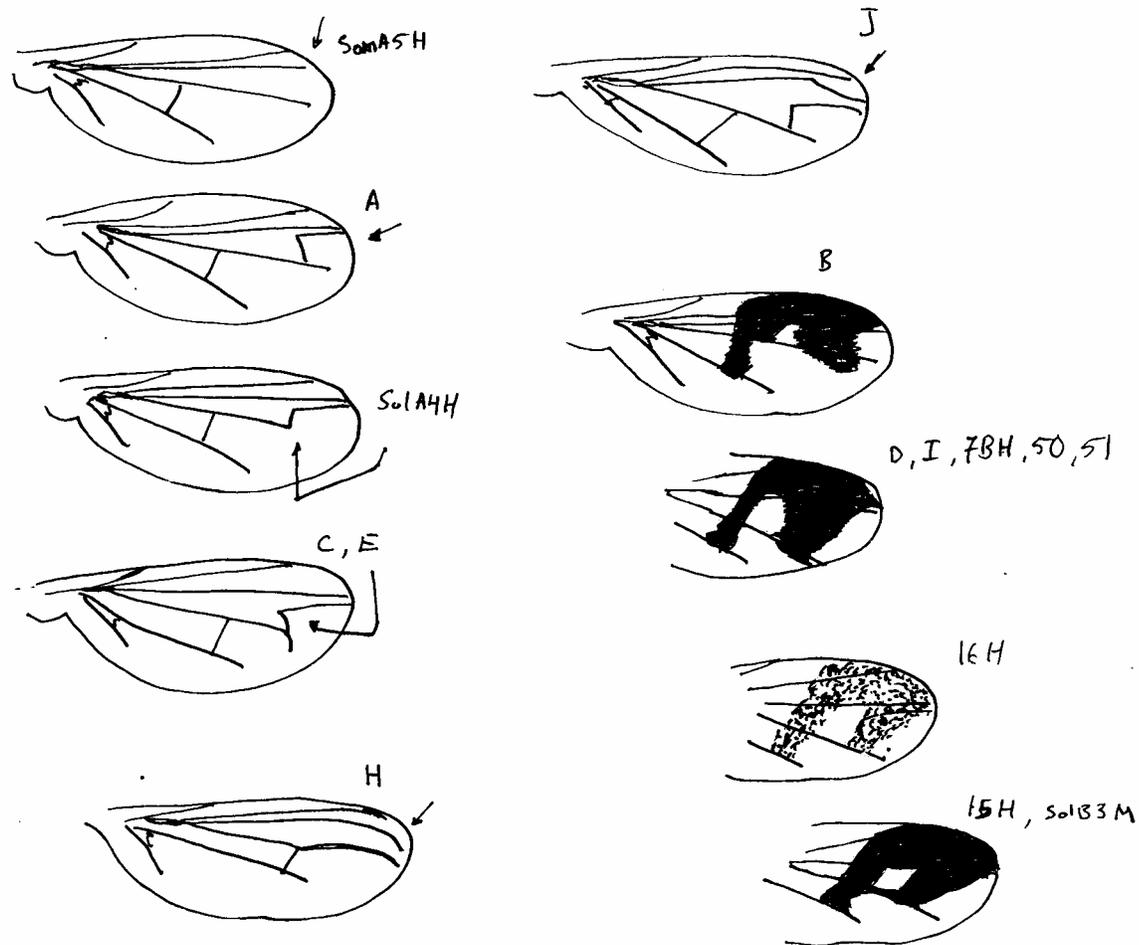


Fig. A3: Detalle de las alas de las morfoespecies.

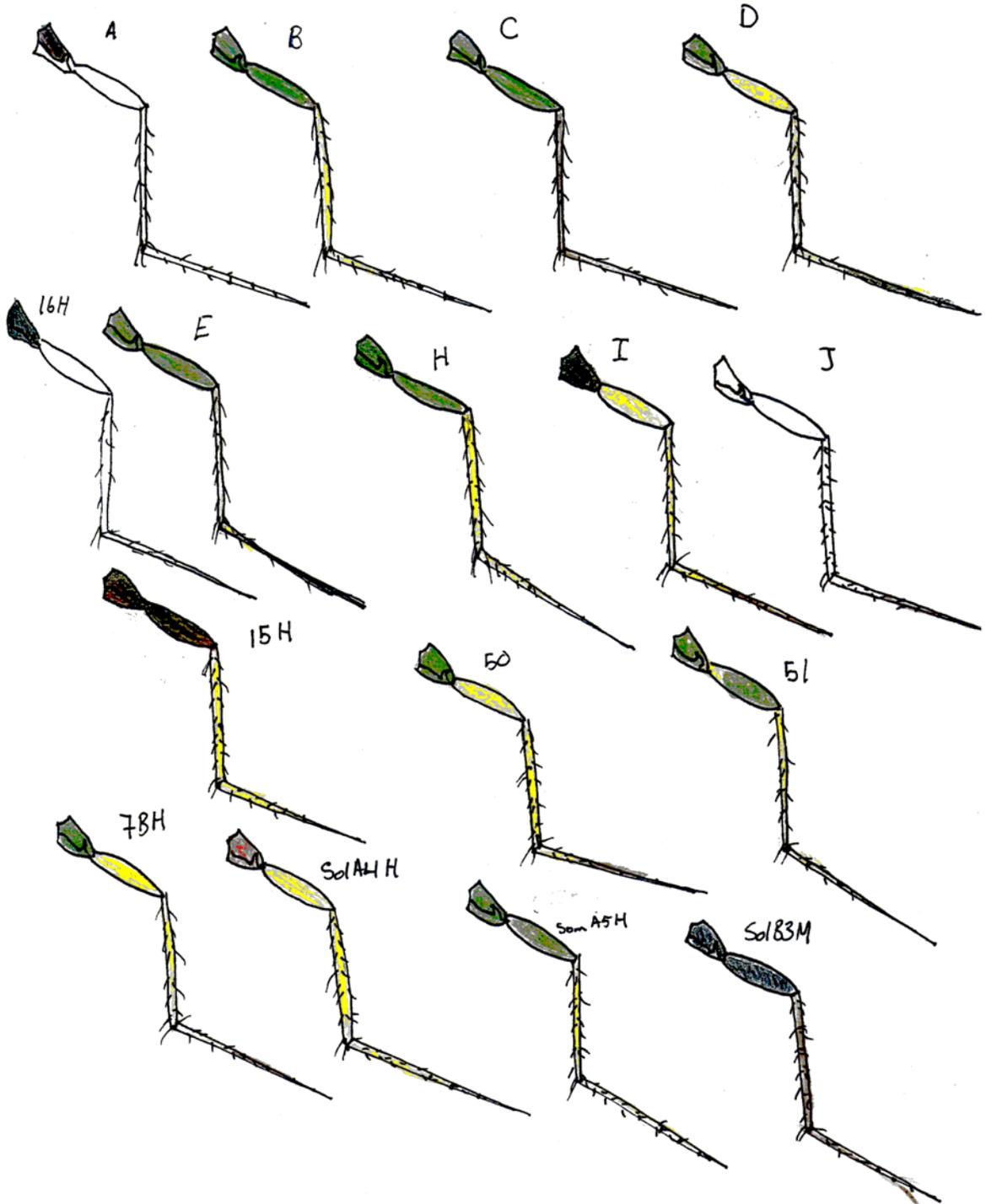


Fig. A4: Detalle de las patas de las morfoespecies.

Herbivoría selectiva en *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae)

Alvaro Cartín

Las hormigas cortadoras de hojas, son de los herbívoros más comunes del neotrópico (Howard, 1987). En *Atta cephalotes*, la característica más común al observador, es que acarrean fragmentos de hojas, por un camino que ellas mantienen limpio.

La colonia, debe suministrar a su jardín de hongos, un balance adecuado de nutrientes y humedad, para su buen desarrollo (Rockwood, 1976), sin dejar de lado, una selección adecuada de plantas. Se ha encontrado, que las colonias exhiben una gran diversidad en la selección del recurso.

Hay muchos factores que afectan esta selección y la mayoría se relacionan con aspectos químicos. Los compuestos secundarios de las plantas (entre ellos, terpenoides, esteroides, fenoles, taninos, etc.), generan en algunos casos, repelencia de las obreras o toxicidad para el hongo que cultivan (Hubbell et al, 1984), y en otros casos crean, más bien, atracción (Howard, 1987, 1988). Los epífilos en las hojas, producen compuestos químicos que tienen un efecto semejante al de las plantas (Rundel, 1978 en Mueller y Wolf-Mueller, 1991). La estacionalidad, afecta la composición química de las hojas, dependiendo de la época del año (Rockwood, 1975). Hojas jóvenes o viejas, tienen metabolitos secundarios diferentes que afectan la selectividad (Nichols-Orians, 1992; Barrer y Cherret, 1972).±

El objetivo de este trabajo, es determinar si *Atta cephalotes* tiene preferencia por alguna o algunas familias de plantas, si hay selectividad en cuanto a la edad de la hoja o su condición y si presenta una selectividad constante en cuanto a familias de plantas y condición de las hojas, en una forma más general.

MÉTODOS

Este trabajo fue realizado en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, en Enero y Febrero de 1999. Se trabajó en un camino de *Atta cephalotes*, dentro del Refugio, utilizándose 16 familias de plantas y un helecho, incluyendo plantas que estaban siendo cortadas en ese momento. Simultáneamente, se colocaron cuatro familias, cada una con tres grupos de 50 fragmentos, separados por distancias de dos metros, cada uno correspondiendo a un tratamiento distinto: hojas jóvenes, hojas maduras con y maduras sin epífilos. Los grupos se dejaron, intactos, durante dos horas, luego se contó el número de fragmentos remanentes, y por diferencia se determinó la cantidad removida. El procedimiento se siguió con cuatro familias más, hasta completar los 17 grupos. Se hizo tres réplicas con cada familia.

Se utilizó un ANDEVA y prueba de Tukey ($\alpha=0.05$), para comprobar cuales familias fueron preferidas. La selectividad por la edad de la hoja, se obtuvo comparando la remoción total de fragmentos jóvenes contra fragmentos maduros sin epífilos. La selectividad por condición, se determinó comparando la remoción total de fragmentos maduros con epífilos contra aquellos sin epífilos. Ambos análisis, se llevaron a cabo por medio de un ANDEVA y una prueba de Tukey ($\alpha=0.05$). La constancia de selectividad de familias, edad y condición de fragmentos de hojas, se determinó, comparando las proporciones obtenidas para cada réplica, en cada caso, por medio de una prueba de chi-cuadrado de homogeneidad.

RESULTADOS

Cada una de las especies utilizadas, presentó diferentes valores de remoción de hojas, que van desde los casi cero hasta más de 40 fragmentos por grupo de hojas (Fig. 1). Los valores más altos fueron más evidentes en las familias Rutaceae, Clusiaceae y Zingiberaceae, las cuales fueron preferidas por sobre las demás ($F=11.28$; $gl=16,134$; $Tukey<0.05$). Mientras que las familias Melastomataceae y el helecho, que eran las plantas forrajeadas antes, durante y después de este trabajo, fueron menos removidas. Las demás familias, conformaron un grupo homogéneo con valores de remoción, que no sobrepasaron los 10 fragmentos ($F=11.28$; $gl=16,134$; $Tukey>0.05$).

Los tres tratamientos implicaron, condiciones diferentes de las hojas, a las cuales *Atta cephalotes* respondió diferencialmente ($F=9.11$; $gl=2,134$; $p<0.001$)(Fig. 2), variando desde una remoción de 6, hasta los 14 fragmentos. A pesar de esa diferencia, las hojas jóvenes y maduras sin epífilos, fueron igualmente preferidas ($Tukey>0.05$), pero estos segundos si fueron preferidos, sobre aquellos fragmentos con epífilos en su superficie ($Tukey<0.05$).

Algunas familias presentaron patrones de remoción, que paulatinamente fueron disminuyendo (Clusiaceae, Rutaceae, por ejemplo)(Fig. 3), otras presentaron patrones irregulares, es decir, que no implican disminución paulatina (Areacaceae, por ejemplo). Mientras tanto, otras familias, no presentaron mucha variación (Anonnaceae, Bromeliaceae, etc.). Estos diferentes patrones resaltaron la inconstancia de selectividad de *Atta cephalotes*, ($\chi^2=272.01$; $gl=32$; $p<0.001$), junto con lo obtenido para los tres tratamientos utilizados, ya que cada uno presentó disminución en los valores de remoción ($\chi^2=26.60$; $gl=4$; $p<0.001$)

DISCUSIÓN

Los resultados evidenciaron, que *Atta cephalotes*, presentó selectividad, en cuanto a las familias de plantas que el fueron presentadas (Fig. 1).

Los niveles bajos de remoción, pueden deberse, al carácter tóxico o repelente de alguna o algunas de las sustancias contenidas en las hojas. Uno de esos compuestos que podría afectar (aunque no es comprobable), son los alcaloides, los cuales son más tóxicos en ambientes tropicales (Langenheim, 1984). Varias de las familias utilizadas, poseen un gran porcentaje de representantes que poseen alcaloides, entre ellas, Piperaceae, Annonaceae, Melastomataceae, etc. (Levin, 1976). Esto no es aplicable a otras familias, pero podría esperarse que sí.

La familia Rutaceae, también posee alcaloides (Levin, 1976), y a pesar de ello, presentó una alta remoción. Esta planta posee, un olor característico debido a la presencia de los aceites, y posiblemente generaron atracción para *Atta cephalotes*, pero luego afectaron, llevando a una disminución paulatina de remoción (Fig. 3).

Se esperaba una mayor atracción por las hojas jóvenes, ya que son más succulentas y ricas en nutrientes (Nichols-Orians y Schultz, 1990), y probablemente menos tóxicos, algo muy conveniente para el jardín de hongos. Probablemente este resultado, se debió a que hubo preferencia por hojas jóvenes en unas familias, por hojas viejas en otras y por igual en otras.

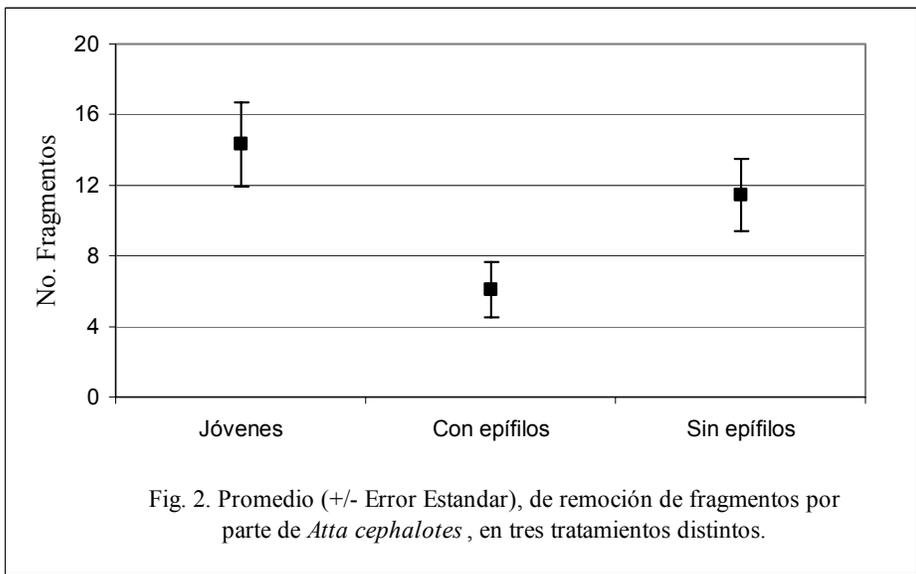
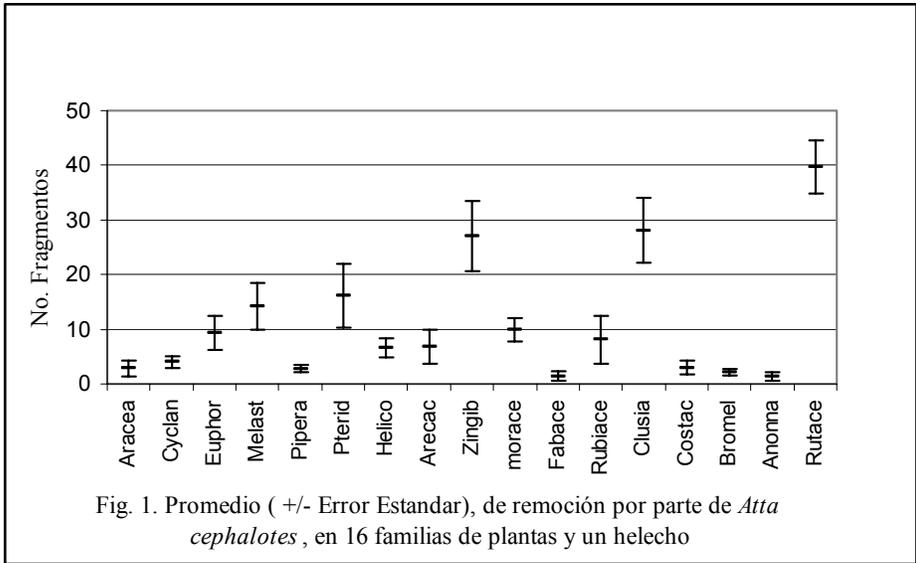
Una mayor preferencia por hojas sin epífilos, era lo que se esperaba y coincide con los trabajos hechos por Mueller y Wolf-Mueller (1991), en La Selva. Hubbell *et al*, (1983, en Mueller y Wolf-Mueller, 1991), indican que las hepáticas (un componente de los epífilos), poseen terpenoides tóxicos para la hormiga y el hongo. No sería difícil imaginar la presencia de otros tipos de compuestos. Los líquenes, otro componente de los epífilos, encontrados en los fragmentos utilizados, presenta compuestos químicos repelentes y el trabajo de Slansky (1979, citado por Lawrey, 1986), concluye que el ácido vulpínico, puede funcionar como una sustancia antiherbivoría.

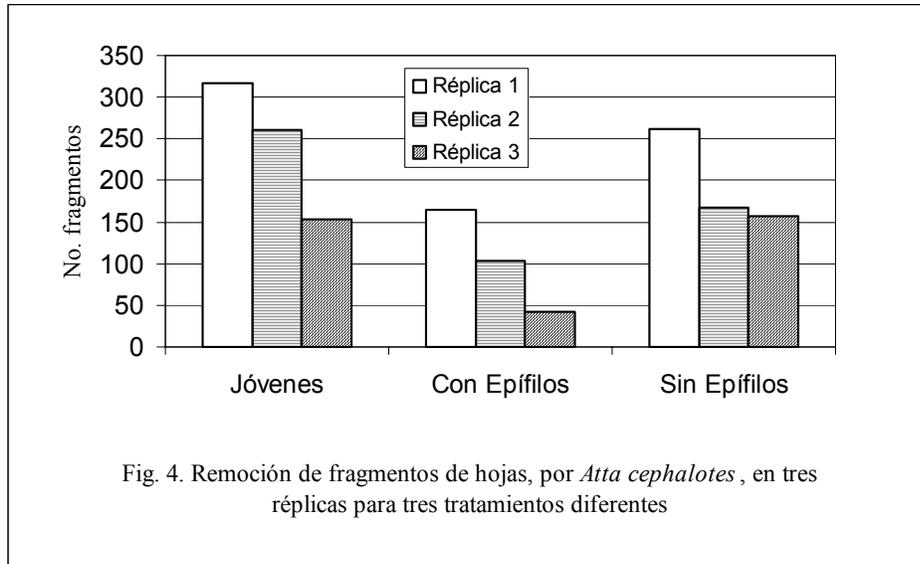
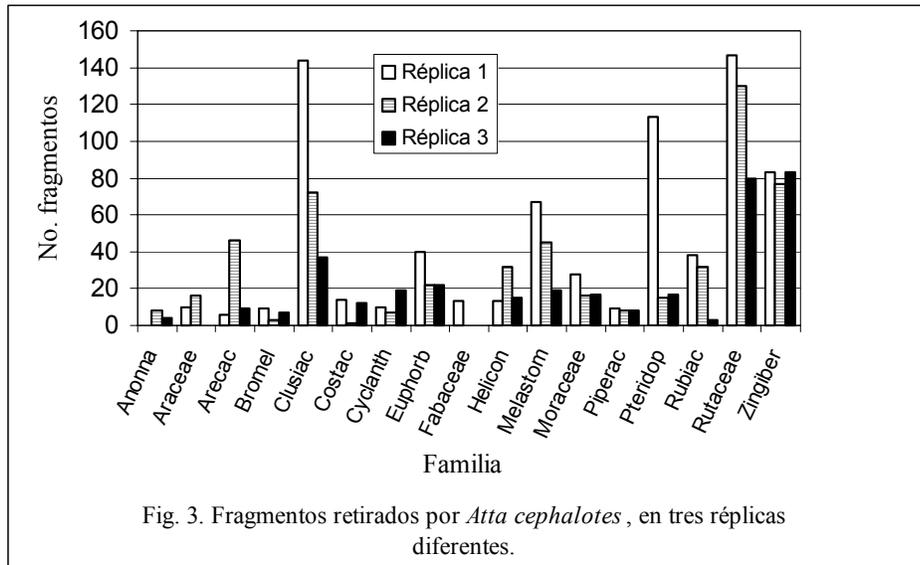
Los diferentes valores de remoción para cada réplica, tanto en las familias como en los tratamientos, refuerzan la idea de la inconstancia de selectividad. Hay varios casos en que hubo una disminución paulatina de la remoción, desde la primera réplica hasta la segunda, incluyendo los tratamientos. En otros hay mucha variación. Sencillamente, esto podría involucrar un comportamiento de aprendizaje, ya que la hormiga aprende a rechazar y a aceptar otros alimentos (Rockwood, 1976). Probablemente, para la hormiga, encontrar recurso disponible resulta atractivo, y luego ella aprende de su error. Para el hongo, el recurso puede influir generando diferentes respuestas, de acuerdo con sus necesidades, y este de alguna forma (posiblemente química), hace ver a la colonia, si el recurso es o no adecuado, por lo cual la remoción varía.

En general, la química de la hoja, pudo haber determinado si fue atractiva para la hormiga o no. Desdichadamente, una variable como esta, no pudo ser manejada, ya que implica análisis algo sofisticados, lo cual esta fuera del alcance de este trabajo. Un aspecto importante, y que, igualmente, no pudo ser analizado, es el efecto estacional en las hojas. Esto influye en la química secundaria (Hubbell *et al*, 1984), y probablemente en otros aspectos, y por ende, afecta la selección. Es posible que si se hace una experiencia similar en otra época del año, se obtendrían resultados diferentes.

BIBLIOGRAFÍA

- Barrer, P.M. y J.M. Cherret. 1972. Some Factors Affecting the Site and Pattern of Leaf-Cutting Activity in the Ant *Atta cephalotes* L. J. Entomol. 47 (1): 15 – 27.
- Howard, J.J. 1987. Leafcutting Ant Diet Selection: The Role of Nutrients, Water, and Secondary Chemistry. Ecology 68 (3): 503 – 515.
- Howard, J.J. 1988. Leafcutting and Diet Selection: Relative Influence of Leaf Chemistry and Physical Features. Ecology 69 (1): 250 – 260.
- Hubbell, S.P., J.J. Howard y D.F. Wiemer. 1984. Chemical Leaf Repellency to an Attine Ant: Seasonal Distribution Among Potential Host Plant Species. Ecology 65 (4) : 1067 – 1076.
- Langenheim, J.H. 1984. The Role of Plant Secondary Chemicals in Wet Tropical Ecosystems. En: Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez -Yánes. 189 – 208.
- Lawrey, J.D. 1986. Biological Role of Lichen Substances. The Bryologist 89 (2): 111 – 122.
- Levin, D.A. 1976. Alkaloid-Bearing Plants: An Ecogeographic Perspective. Am. Natur. 110 (972): 261 – 284.
- Mueller, U.G. y B. Wolf-Mueller. 1991. Ephyphyll Deterrence to the Leafcutter Ant *Atta cephalotes*. Oecology 86 : 36 – 39.
- Nichols-Orians, C. 1992. The Acceptability of Young and Mature Leaves to Leaf-Cutter Ants Varies with Light Environment. Biotropica 24(2a): 211 – 214.
- Nichols-Orians, C. y J.C. Schultz. 1990. Interactions Among Leaf Toughness, Chemistry and Harvesting by Attine Ants. Ecol. Entomol. 15: 311 – 320.
- Rockwood, L.L. 1975. The Effects of Seasonally on Foraging in Two Species of Leaf-Cutting Ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. Biotropica 7(3): 176 – 193.
- Rockwood, L.L. 1976. Plant Selection and Foraging Patterns in Two Species of Leaf-Cutting Ants (*Atta*). Ecology 57: 48 – 61.





Preferencia de termitas (*Nasutitermes*) por algunas características fisonómicas de los árboles en un bosque y un manglar

Óscar M. Chaves

Durante cientos de años, la acción de las termitas ha producido cuantiosas pérdidas económicas para la humanidad, especialmente en condiciones tropicales y subtropicales (Mathews, 1977). Estos isópteros están relacionados con las cucarachas, y presentan un comportamiento social similar al de hormigas y abejas. Su principal alimento es la madera de árboles y los tejidos leñosos de otras plantas (Edwards; Mill, 1986). En su hábitat natural convierten la madera muerta en humus enriqueciendo el suelo, por lo que juegan un importante papel ecológico en el reciclaje de nutrientes.

El género *Nasutitermes* es común en los trópicos, y su principal dieta la representa la vegetación lignificada. Sus termiteros son generalmente arbóreos y de coloración oscura, estando principalmente formados por barro y celulosa, igual que los diferentes trillos que salen de él (Lubin, 1991). En la naturaleza, la edad del árbol, lignificación y longitud son algunas de las características que parecen tener un efecto en la actividad de las termitas, mientras que se muestran muy generalistas en cuanto al tipo de árbol (Mathews, 1977).

La finalidad de este trabajo fue determinar si la presencia de termitas en los árboles de un bosque y de un manglar, se ve afectada por alguno de los siguientes factores: especie, DAP, tamaño, corteza, y condición, y así establecer si existe alguna preferencia.

MÉTODOS

Este trabajo se llevó a cabo en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, y en el manglar La Purruja ubicados en la ciudad de Golfito, Puntarenas. Se trabajó durante diez días entre el 13 de enero y el 3 de febrero de 1999.

Se trazaron diez transectos lineales de 50 m de longitud divididos en cinco parcelas de 10 x 5 m en el bosque, y ocho transectos iguales en el manglar. Para este fin se contó con un mecate de 60 m dividido en cinco parcelas de 10 m, cada una numerada del 1 al 5. Los transectos estaban separados entre sí por distancias muy variables en el bosque, que oscilaron entre los 50 y 1000 m aproximadamente, según lo permitiera la topografía del terreno, mientras que en el manglar la distancia entre cada transecto sí fue uniforme, aproximadamente de 25 m. Seguidamente en cada transecto se elegían tres parcelas al azar y se procedía a examinar todos los árboles con diámetros superiores a los 3 cm, y se medían los siguientes factores: especie, DAP, tamaño (grande o pequeño), tipo de corteza (lisa, rugosa o espinosa), y condición (sano o dañado). En cuanto al tamaño, se consideraron árboles grandes todos aquellos con una longitud superior a los 10 m, y pequeños, los que tuvieran longitud inferior. Para medir el DAP, se usó una cinta métrica de 3 m, y para clasificar la especie de árbol se colectó muestras en los casos en que se pudiera, y sino, se anotaban las características principales con la ayuda de binoculares. Para la clasificación definitiva se utilizó la literatura pertinente: (Quesada et al., 1997) y (Holdridge et al., 1997).

Los datos fueron analizados con una prueba de X^2 o una prueba G según fuera más apropiado. También se utilizaron ANDEVA para determinar si existía alguna preferencia en cuanto al DAP en ambos sitios, y para el bosque también se realizó una prueba de Tukey para ver entre que categorías de árbol se presentaban las diferencias. Se calculó el coeficiente I , (s^2/x), para determinar el patrón de distribución de las termitas en ambos sitios.

RESULTADOS

En el bosque, de un total de 134 árboles muestreados, sólo 54 presentaban termiteros o trillos, y de éstos únicamente 29 tenían termitas. Para el manglar, la situación fue similar: de un total de 105 árboles muestreados, 29 presentaron termiteros o trillos, y de éstos, sólo 16 tenían termitas. En el manglar, las termitas mostraron un patrón de distribución agrupado, mientras que para el bosque parecen distribuirse al azar (Cuadro 1). Por otra parte, si se toman en cuenta sólo la presencia y ausencia de termitas en ambos sitios, resulta que en el bosque hubo una mayor cantidad de árboles con termitas en comparación con el manglar ($X^2=4.18$, g.l.=1, $p=0.0410$).

No parece existir preferencia por ninguna especie de árbol (Cuadro 2), ni en el bosque ni en el manglar ($G=101,12$; g.l.=86; $p=0,127$ y $G=7,410$; g.l.=8; $p=0,493$ respectivamente), pero en el caso de *Iriartea deltoides*, se encontró que la gran mayoría de estas no presentaban termitas. En el bosque se muestrearon un total de 44 especies de árboles, mientras que en el manglar sólo 5. En el bosque las termitas prefieren los árboles con DAP superiores ($F=5.964$, g.l.=0.02, $p=0.003$), presentándose la diferencia entre árboles con y árboles sin; a diferencia del manglar, en donde no se aprecia una preferencia clara, aunque sí podría hablarse de cierta tendencia ($F=2.88$, g.l.= 0.02, $p=0.061$), (Cuadro 3). Por otra parte el rango de DAP en el bosque (3 a 115 cm), fue más amplio que en el manglar (3 a 31 cm). La misma situación se presentó

en cuanto a la longitud del árbol, prefiriendo las termitas los árboles de mayor longitud en el bosque ($X^2=13,43$; g.l.=2; $p=0,001$ y $X^2=4,77$; g.l.=2; $p=0,092$ respectivamente).

En el bosque, predominaron los árboles de corteza lisa, y la mayoría de éstos no presentaron termitas (Cuadros 4), situación que cambia en el caso de la rugosa ($G=13,80$; g.l.=4; $p=0,008$). En contraste, en el manglar, predominó la corteza rugosa, y ésta no pareció estar influyendo en la presencia de termitas ($G=4,942$, g.l.=2, $p=0,084$).

Tanto en el bosque como en el manglar, la condición del árbol está afectando en forma significativa la presencia o ausencia de termitas ($X^2=20,56$; g.l.=2; $p=0,000$ y $X^2=20,096$; g.l.=2; $p=0,000$ respectivamente). En ambos sitios la mayoría de árboles sanos no presentaban termitas, mientras que la mayor parte de los dañados sí tenían o tuvieron (Cuadros 4).

DISCUSIÓN

Los resultados indicaron que sólo una pequeña parte del total de árboles muestreados en ambos sitios, presentaban termiteros o trillos, y una parte aún menor de éstos estaban con termitas. Un resultado muy semejante obtuvo Espinosa (1990), en un estudio sobre la orientación de termiteros en una plantación de palma africana. También este mismo autor encontró una distribución uniforme de termiteros, aunque aparecían en densidades muy bajas, y sugiere que esto se debe a que la plantación es de una edad uniforme, pero que probablemente en un área en estado natural, el efecto de la agrupación sea más evidente. Esta hipótesis parece ser apoyada en parte por las observaciones y resultados obtenidos del presente trabajo; pues al menos en el manglar las termitas presentaron distribución agrupada, lo cual explicaría en parte, la baja cantidad de árboles con termitas encontrados en este lugar, a lo cual hay que añadir el hecho de que el área muestreada fue mucho menor en comparación con el bosque, en donde los transectos estaban mucho más distanciados entre sí. A diferencia del manglar, en el bosque, esta distribución más bien pareciera ser aleatoria, lo cual puede deberse, como se dijo antes a que los transectos en este caso estaban mucho más distanciados entre sí, pues la topografía abrupta del lugar no permitió que fuera de otra manera.

Por otra parte, los resultados muestran que existieron más árboles con termitas en el bosque, que en el manglar, lo cual podría deberse a que en el primer sitio el área total muestreada fue mucho mayor. También pareciera que el bosque es lugar que favorece la dispersión y colonización por parte de las termitas, a diferencia del manglar, en donde el estrés producido por la cercanía del agua parece ser un factor limitante.

Como se esperaba, en ninguno de los dos sitios se encontró una especificidad por parte de las termitas. Esto es posible que se deba a que esos insectos son muy generalistas en cuanto a las maderas que comen. Según Mathews (1977), las termitas ocupan invariablemente cualquier tipo de madera muerta, aunque son incapaces de atacar madera viva. En relación con esto, según Raven, Evert y Eichhorn (1998), existen árboles con madera de extrema dureza, que son prácticamente inmunes al ataque de estos isópteros. Aquí es importante mencionar la gran mayoría de individuos de la palma *Iriartea deltoides*, no presentaban termitas, lo cual podría deberse a la fisiología misma de esta planta, pues aunque existen ramas con hojas secas, estas son muy poco lignificadas, no son leñosas, por lo cual no representan un alimento adecuado para las termitas, a no ser que toda la planta esté muerta, en cuyo caso consumirían el tallo, tal y como se observó en el bosque..

La presencia o ausencia de termitas difirió significativamente en cuanto al diámetro en el bosque, pero no en el manglar. Se esperaba encontrar que al aumentar el DAP, fuera mucho más factible encontrar termitas, tal y como ocurrió en el bosque, pues son árboles mucho más lignificados y viejos, con un tejido vascular secundario bien desarrollado (Weier et al., 1979), por lo que es más probable que tengan ramas secas que pueden ser aprovechadas por las termitas, y además existe mayor área superficial para su actividad. Pese a esto en el manglar, el DAP no parece estar afectando la presencia de termitas, aunque se puede hablar de una ligera tendencia de las termitas a preferir árboles con DAP mayores. Entre otras cosas esto último podría deberse a que el rango de diámetros en el bosque fue mucho mayor al del manglar, por lo cual también la probabilidad de diámetros con frecuencias altas y bajas va a ser superior en el bosque, mientras que en el manglar la situación es mucho más uniforme. También aquí puede estar influyendo el hecho de que en el manglar la muestra fue de un tamaño inferior a la del bosque, por lo cual si se hubiese aumentado, es probable que también se encontrara ese patrón.

En cuanto a la longitud del árbol se encontraron diferencias significativas en el bosque, pero no en el manglar, lo cual está muy relacionado con el DAP, pues según Weier (1979), entre más viejo sea el árbol, mayor longitud y DAP tendrá. Por lo tanto la explicación de este resultado es la misma que para el caso anterior.

El tipo de corteza también presenta diferencias significativas en el bosque, existiendo una mayoría de árboles con corteza lisa, de los cuales la gran parte no presentaron termitas, a diferencia de la rugosa y la espinosa que en su mayoría sí presentaron. Este resultado pareciera no tener mucho sentido si se toma en cuenta que las termitas son organismos muy generalistas, como se dijo anteriormente. Sin embargo esto puede estar afectado por el tipo de árboles existentes en este bosque, ya que la gran mayoría fueron de corteza lisa y una minoría rugosa y espinosa.. Proporcionalmente hablando, las cortezas rugosa y espinosa tuvieron un efecto mucho mayor en la presencia de termitas en comparación con la lisa, lo cual pareciera deberse a la casualidad. Por otro lado, este resultado parece contrastar con el obtenido en el manglar, en donde la corteza no presentó diferencias significativas, lo cual resulta más razonable. Aquí es importante aclarar que en el

manglar, dependiendo de la edad y especie del árbol, sólo se encontraron sólo dos categorías de corteza: lisa o rugosa, por lo cual la frecuencia de árboles en ambas categorías fue mucho más homogénea.

Finalmente, en cuanto a la condición del árbol, los resultados mostraron que está afectando en forma significativa la presencia o ausencia de termitas en ambos sitios, existiendo una preferencia de las termitas hacia los árboles dañados, mientras que los sanos en su mayoría no presentaban. Este resultado parece indicar como dicen Edwards y Mill (1986), que las termitas no pueden atacar árboles vivos sanos, como se indicó con anterioridad, sino que atacan los muertos o cualquier parte del árbol que esté seca. Así, la amplia gama de sustancias producidas por el árbol en tallos y ramas entre las que se encuentran: taninos, que son sustancias con sabor amargo y astringente a los tejidos en que se encuentra; látex, que es una secreción lechosa producida por diferentes familias de plantas, y que está constituida por una mezcla compleja de resinas, aceites, proteína, gomas, taninos, azúcares, alcaloides, y sales de calcio u magnesio; resinas, las cuales forman un tipo de sustancias secretadas por tubos resiníferos, y compuestas por materiales resinosos que además contienen una gran cantidad de aceites esenciales (Weier et al., 1979), parecen estar afectando de alguna manera la presencia de termitas, teniendo posiblemente un efecto nocivo. En contraste con lo anterior, Eberhard (1999) sostiene que la presencia estos metabolitos secundarios no afectan de forma alguna la actividad de las termitas, sino que lo que está realmente influyendo es el hecho de estar muerto o vivo, y que las razones por las cuales no atacan madera viva, aún se desconocen. Una hipótesis podría ser que los microorganismos simbiotes (como ciertos protozoarios y bacterias), permiten a las termitas digerir la celulosa, pero no otro tipo de sustancias presentes en árboles vivos. De manera que en el transcurso de la evolución este tipo de simbiosis, no parece haberse incrementado la capacidad de estos microorganismos simbiotes para procesar otras sustancias diferentes a la celulosa presentes en árboles vivos, lo cual según Eberhard (1999), hubiese aumentado en gran parte el éxito ecológico tanto del huésped como del hospedero. Por otra parte, en el caso de los árboles que aparentemente estaban sanos, esto es, sin ninguna estructura seca o podrida, y que presentaban termitas, es posible que éstas no los estén utilizando como alimento, sino que representan un simple obstáculo en el camino o un puente para llegar a alguna rama seca de algún árbol vecino, como se evidencia con más claridad en el manglar, en donde un mismo trillo se puede comunicar hasta cuatro o más mangles sanos hasta llegar a otro que esté seco o tenga alguna parte seca. Aunque también surge la complicación de que un árbol que un momento dado esté sano, no significa que siempre haya sido así, puede darse el caso de árboles que pueden haber sido dañados en algún momento, y después de varios años, si el agente dañino desaparece, podrían regenerarse, gracias al crecimiento anual de los árboles leñosos de que habla Weier (1979).

BIBLIOGRAFÍA

- Eberhard, W. 1999. Conversación personal. Universidad de Costa Rica. San Pedro Montes de Oca
- Edwards, R.; Mill, A. 1986. Termites in buildings. Rentokil Ltd., Felcourt, East Grinstead. Pp. 49-52, 109-112
- Espinosa, A. 1990. Orientación de termiteros en una plantación de palma africana (*Elaeis guineensis*), y algunas observaciones de historia natural. En Curso de Ecología de Poblaciones, Parrita, Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología, Costa Rica. Pp. 169-171.
- Holdridge, L.; Poveda, L.; Jiménez, Q., 1997. Árboles de Costa Rica. 2a. ed. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica. 522 pp.
- Lubin, V. 1991. *Nasutitermes* (Comején, Hormiga Blanca, *Nasute Termita*, Arboreal Termite). En Historia Natural de Costa Rica. Janzen, D.H. (Ed). Traducción de Chavarría, M. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp. 757-759.
- Mathews, A. 1977. Studies on Termites from Mato Grosso State, Brazil. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro. Pp. 14-17, 159-168.
- Quesada, F; Jiménez, Q; Zamora, N; Aguilar, R; González, J. 1997. Árboles de la Península de Osa. INBIO, Heredia. 412 p.
- Weier, T.; Stocking, G.; Babour, M. 1979. Botánica 5a ed. Editorial LIMUSA, México. Pp. 139-159.

Cuadro 1. Coeficiente I , y otros indicadores estadísticos utilizados para determinar patrón de distribución por transecto en ambos sitios.

Indicador	Bosque			Manglar		
	Con	Tuvo	Presencia	Con	Tuvo	Presencia
$X \pm s^2$	2,9 ± 5,2	2,5 ± 4,9	5.4 ± 10.5	2.0 ± 14.6	1.6 ± 5.4	2.9 ± 16.9
I	1,79	1,97	1,94	7,28	3,33	5,85
Chi	16,37	17,79	17,48	50,99	23,30	41,00
g.l.	9	9	9	7	7	7
P	0,128	0,075	0,083	0,000**	0,003*	0,000**

Cuadro 2. Presencia o ausencia de termitas según especie de árbol en el bosque y el manglar.

	Familia	Lugar	Sin	Con	Tuvo
Bosque	Anonaceae	Rollinia pittieri	3		1
	Apocinaceae	Lacmellea pamnamensis	1	1	2
		sp 2			1
	Arecaceae	Iriartea deltoides	9		1
	Bombacaceae	Quararibea asterolepis	2	1	1
	Cecropiaceae	Cecropia sp	1		1
	Chrysobalanaceae	Maranthes panamensis	1		
		sp 2		1	
	Clusiaceae	sp 1	1		
	Euphorbiaceae	Hyeronima sp	5		
		Pausandra trianae	1		2
	Fabaceae	Albizia sp	1		
		Dussia sp	1		
		Erythrina	2	1	
		Inga sp	1	1	
		Lonchocarpus sp			1
		Paramachaerium gruberi	1	1	
		Phyllocarpus riedelii	1		1
	Flacourtiaceae	sp 9	2	1	1
		Casearia arborea	1	1	
		Hasseltia floribunda	2	1	2
		Tetrahylacuim macrophyllum	3		
		sp 3	5	3	
	Lauraceae	Ocotea sp	6		
	Lecythidaceae	Gustavia sp	2	1	1
	Melastomataceae	sp 1	1		
	Meliaceae	Trichilia sp			1
	Moraceae	Brosimum lactescens	1		1
		Brosimum utile	2		
		Ficus tonduzii		1	
	Myristicaceae	sp 4	1		1
		sp 1	1		
		Virola koschnyi	1		
	Myrtaceae	sp 1	2	8	2
	Piperaceae	Piper sp		1	
	Rubiaceae	Borojoa patinoi	1		1
		Chimarrhis latifolia	1		
		Psychotria grandis	1	2	2
		sp 4	3	1	2
	Sapotaceae	Chrysophyllum sp	1	1	
	Urticaceae	sp 1	7	1	
No Identificadas	sp 1	2			
	sp 2	1	1		
	sp 3	1			
Manglar	Aviceniaceae	Avicenia germinans	18	3	1
	Combretaceae	Laguncularia racemosa	1		1
	Pelliceraceae	Pelliciera rhizophorae	5	1	
	Rhizophoraceae	Rhizophora mangle	10	2	4
		R. racemosa	42	10	7

Cuadro 3. Promedios y desviaciones estandar del DAP para el bosque y el manglar.

Tipo de árbol	Bosque	Manglar
Sin	11.19 ± 14.36	10.67 ± 7.44
Con	22.48 ± 14.58	15.00 ± 7.29
Tuvo	15.44 ± 18.18	9.15 ± 6.32

Cuadro 4 Presencia o ausencia de termitas según corteza y condición.

Característica		Bosque			Manglar		
		Sin	con	Tuvo	Sin	con	Tuvo
Corteza	Lisa	71	18	19	30	2	4
	Rugosa	9	10	4	46	14	9
	Espinosa	0	1	2	0	0	0
Condición	Dañado	5	5	11	9	9	7
	Sano	75	24	14	67	7	6

Influencia de la sal en la distribución de cuatro tipos de agallas de *Avicennia germinans* (Mangle negro)

Lotties Fallas

El "Manglar" en términos ecológicos se refiere a una asociación taxonómicamente diversa de árboles y arbustos que forman la vegetación dominante en la zona entre mareas, tierras húmedas a lo largo de las costas tropicales y subtropicales (Tomlinson, 1986 en Ball, 1996). Estos sistemas boscosos son dominados por plantas halófitas tolerantes a la sal (Das & Ghose, 1996).

En las costas del Pacífico de Costa Rica podemos encontrar 7 especies de mangle, entre las cuales *Avicennia germinans* está presente en toda la costa, pero es más abundante en el Pacífico Seco (Jiménez y Soto, 1985).

A. germinans se distribuye en la costa pacífica de América desde Punta de Lobos, México, hasta el sur de Punta Malpelo, Perú. Esta especie presenta la mayor tolerancia a altas salinidades entre las especies de manglar de la costa Pacífica; ambas caras de las hojas presentan generalmente cristales de sal, especialmente durante la estación seca (Jiménez, 1994).

Las plantas son un importante recurso para miles de especies de insectos; virtualmente todas las partes de los vegetales son fuente de alimento para algún insecto adulto o juvenil (Barnes, 1989); *A. germinans* por lo tanto, no está exenta del ataque de herbívoros, entre los cuales, los formadores de agallas pueden ser un porcentaje importante (Hanson, com.pers.).

Los inductores de agallas en plantas vasculares incluyen principalmente ciertas especies de hongos, nemátodos, ácaros e insectos (Anathakrishnan, 1984 en Hanson y Gómez-Laurito, en preparación). De los seis tipos de agallas en *A. germinans*, reportados para Costa Rica, cuatro son objeto de la presente investigación, todas en la lámina foliar, además, 2 son registros nuevos para Golfito (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación). Estas agallas son inducidas por insectos de los órdenes Diptera y Homoptera, el objetivo es determinar si existe relación entre árboles expuestos a diferentes gradientes de sal y la presencia de agallas, así como determinar si hay asociación entre los 4 tipos de agallas seleccionados.

MÉTODOS

El estudio se desarrolló en el manglar La Purruja, en el mes de enero de 1999, en un área ubicada a unos 200 m del canal central.

Considerando que este manglar es de tipo ribereño, en el cual las salinidades del suelo son menores que las del agua de mar y disminuyen tierra adentro (Jiménez y Soto, 1985; Ball, 1996), se utilizó esta característica para muestrear tres zonas en un gradiente de sal, donde la zona 1 incluyó árboles que están expuestos a una mayor salinidad en el suelo y la zona 3, árboles con suelos con menos concentración de sal. Los cuatro tipos de agallas seleccionados para este estudio son:

La agalla TIPO 1 se encuentra en las hojas, es convexa en el haz, un cono en el envés, hasta 4mm de diámetro y 1-2 mm de alto en el envés; hueca adentro; el cono abre en su ápice cuando maduro. Inductor: Psylloidea (Diptera); ya ha sido reportada para Golfito (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación) (Fig. 1a.).

La agalla TIPO 2, es una o varias ampollas sentadas en un disco, la ampolla es de color claro y 5mm de diámetro, el disco verde como la hoja, de unos 8mm de diámetro, envés con ampolla semiesférica y a menudo con el disco menos evidente; cuando madura abre a un lado en el haz con una lámina blanca semicircular doblada hacia arriba y atrás (esto es la "puerta" donde sale el inductor). Inductor: probablemente Cecidomyiidae (Homoptera) (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación) (Fig. 1b.).

La agalla TIPO 3 se presenta la mayoría de las veces en el peciolo/vena central y se observa como un hinchamiento, multilocular, generalmente alrededor de 8mm de diámetro y 12 de longitud; cuando madura abre como una flor, dejando un embudo blanco (donde sale el inductor). Inductor: Cecidomyiidae, aparentemente la agalla se abre cuando forma la pupa (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación) (Fig. 1c.).

Finalmente la agalla TIPO 4, se diferencia por ser un círculo o semicírculo de ampollas, en el envés cada ampolla tiene un huequito en su ápice (donde sale y queda la piel pupal del inductor), cada ampolla tiene 1.5mm de diámetro, el círculo es de 6mm de diámetro; el inductor probablemente es Cecidomyiidae; esta agalla también ha sido reportada para Golfito (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación) (Fig. 1d.).

En total se muestrearon 40 árboles, 18 en la zona 1, 12 en la zona 2 y 10 en la zona 3. Para cada árbol se seleccionaron al azar 50 hojas, todas con agallas, uniformando que las hojas estuvieran en un área con alta tasa de crecimiento en la planta, ya que los inductores de agallas prefieren estos sitios (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación).

Para cada hoja se muestreó presencia y ausencia de las diferentes agallas, así como el número de individuos de cada agalla por hoja.

Para estudiar la relación de la salinidad de las zonas con la presencia de los diferentes tipos de agallas, se utilizó la Prueba de asociación de Pearson, así como para analizar la asociación entre los diferentes tipos de agallas. Además se realizó una Prueba de Chi-cuadrado para analizar las diferencias entre la presencia de agallas y la salinidad de las zonas.

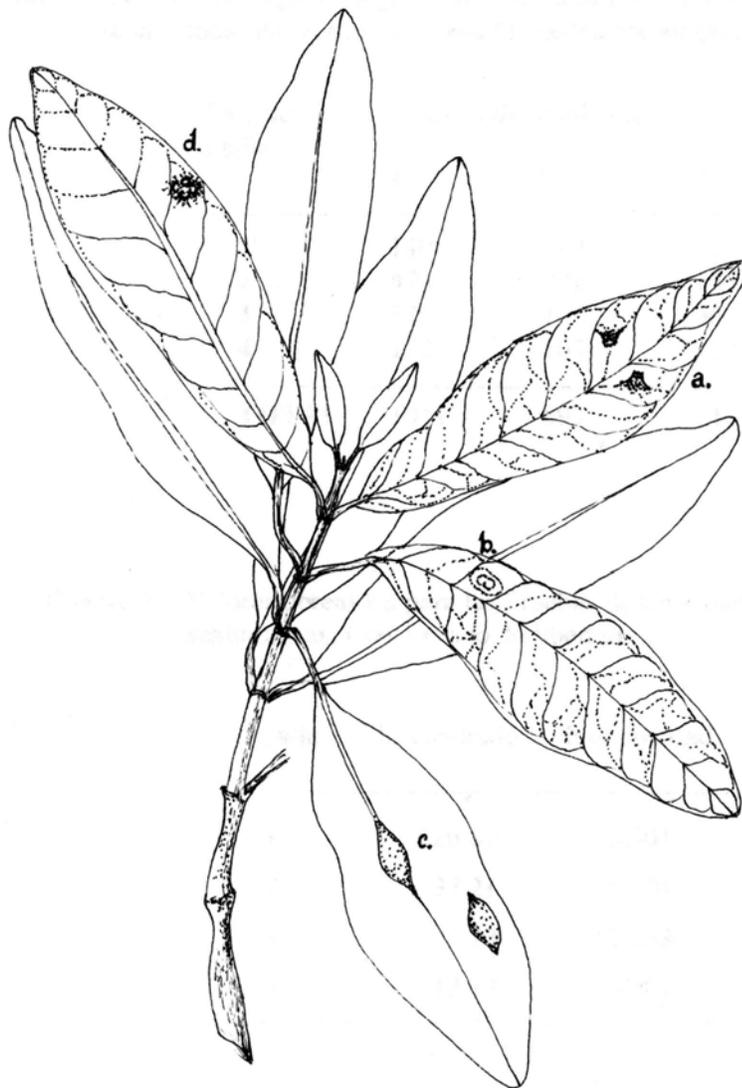


Figura 1. Morfología de las agallas seleccionadas para el estudio. a. Agalla TIPO1, b. Agalla TIPO2, c. Agalla TIPO3 y d. Agalla TIPO4.

RESULTADOS

La prueba de Asociación de Pearson señala que existen relaciones significativas entre la salinidad de la zona en que se encuentran los árboles de *A. germinans* y la presencia de agallas ($X^2= 101.02$, $gl= 3$, $p=0.0001$). Se observó un mayor número de agallas para la zona 1, mientras que uno menor para la zona 3. (Figura 2).

La proporción de agallas es mayor para los TIPOS 2, 3 y 4 en la zona 1, mientras que el TIPO 1 se encuentra más en la zona 2 (Cuadro 1).

Con los resultados obtenidos se tiene que entre los cuatro tipos de agallas hay diferencia según se encuentren los árboles en las diferentes zonas de estudio, con un $X^2= 0.85$, $gl= 1$, $p=0.356$; además se tiene que para cada tipo de agalla hay diferencias significativas según la zona (Cuadro 2).

La prueba de asociación para los diferentes tipos de agallas estudiadas, señala que existe asociación significativa entre todos los tipos, esta asociación es inversa (Cuadro 3.)

DISCUSIÓN

Tomando en cuenta que la longitud, ancho y área de las hojas es mayor cuando la salinidad del suelo es menor (Jiménez, 1994), la presencia de agallas según el muestreo, no está determinada por la superficie foliar, y la menor incidencia de agallas en la zona tres, muestra además que el efecto de la sal en el árbol, producto de una mayor o menor salinidad del suelo, no es un factor limitante para el establecimiento de las agallas, ya que en la zona con más concentración de sal hubo mayor número de agallas de tres tipos de los cuatro en estudio; además, la agalla tipo 1, según los datos se encuentra en mayor número en la zona intermedia, una vez más, no hay más número de agallas en la zona con menos concentración de sal (zona 3).

De una u otra forma, la plasticidad de los agalladores les permite lidiar con las condiciones del medio y manipulan las hojas, estimulando la producción de un tejido especial en el interior de la agalla—tejido nutritivo—el cual es rico en aminoácidos y otros nutrientes; este tejido provee todo el alimento que el inductor necesita para completar su desarrollo (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación) dejando de lado la interferencia de la sal; en este sentido además, el manejo que hace *A. germinans* de la sal es otra ventaja para los insectos, ya que mucho de los excesos los envía a las hojas más viejas, ya abandonadas por los agalladores y también ambas caras de las hojas presentan cristales de sal (Jiménez, 1994), así las hojas todavía funcionales para los agalladores presentan esta forma de descarga de la sal.

Naturalmente las plantas deben defenderse, disuadiendo a sus enemigos desarrollando características que las hacen difíciles de comer o demasiado difíciles de encontrar (Leight, 1982), sin embargo aquí parece que lo que sucede es que la planta desarrolla más mecanismos que no afectan a las agallas sino más bien a otros predadores, que perjudican más su capacidad fotosintética ya que eliminan superficie foliar, esto podría explicar la presencia del mayor número de agallas en la zona 1.

Las diferencias observadas en el grado de herbivoría, reflejado en la presencia de agallas en la planta hospedera, podrían deberse a que la planta tiene un buen sistema anatómico-fisiológico que le permite hacer un manejo del excedente de sal, que hace que incorpore sal de manera selectiva en algunos tejidos, de forma tan eficiente que los agalleros no se ven afectados en la obtención de recursos y más bien buscan hojas más suculentas, según observaciones de campo, que le brindan cantidades de nutrientes mayores, entre ellos el agua.

En estudios realizados con herbivoría en Puerto Soley, se encontró que eran más atacadas aquellas plantas de zonas con menor influencia de la sal (Soto y Jiménez, 1982); esto viene a reflejar que debe existir un mecanismo de manejo de la sal en *A. germinans* que no afecte la actividad de los agalleros.

La diferencia marcada en la distribución en las tres zonas de la agalla TIPO 2 puede que esté relacionada con la amplia dispersión de su huésped, ya que es parte de uno de los grupos más importantes de inductores (Hanson y Gómez-Laurito, en preparación). Sin embargo las diferencias no tan marcadas dentro de los otros tipos de agallas sugieren que las diferencias en cuanto a la salinidad a que están expuestos los árboles podrían no ser tan influyentes para ellas, del tal forma que sea necesario el muestreo de una mayor área para confirmar los resultados obtenidos.

La asociación inversa que se encontró entre los diferentes tipos de agallas, muestra como la presencia de un tipo de excluye la de otro, en este sentido también se observó, aunque no hay datos cuantitativos, que igual se podían presentar aglomeraciones de un tipo determinado de agalla, así como combinaciones de éstos, en las hojas de cualquiera de las zonas del muestreo, lo que podía indicar que esos eventos aglomerativos son meramente aleatorios, en este sentido valdría realizar un muestreo más dirigido hacia la abundancia de estos eventos y su significancia para la fisiología de las planta.

Según los datos contemplados para el estudio, la proporción de los cuatro tipos de agallas analizados varía según el gradiente de sal dentro del manglar sea por manipulación de los agalleros o por vulnerabilidad de la planta debido al estrés ambiental, encontrando mayor incidencia en la zona 1. Vemos entonces como la adaptación de los insectos a diferentes sitios en un nivel ambiental demuestra como la competencia promueve la especialización hasta donde la variación ambiental lo permita (Leight, 1982).

BIBLIOGRAFÍA

- Ananthakrishnan, T. 1986. Biology of the gall insects. Oxford & IBH Publishing Co. Inglaterra. 362 pp.
 Ball, M. 1996. Comparative Ecophysiology of Mangrove Forest and Tropical Lowland Moist Rainforest. En Mulkey, S. *Et. al.* (Ed.) Tropical Plant Ecophysiology. An International Thomson Publishing Company. New York. pp. 461- 496.
 Barnes, R. 1989. Zoología de los Invertebrados. 5° ed., Nueva Editorial Interamericana, México. pp. 1-3, 511-526, 739-758.

- Das, S. & Ghose, M. 1996. Anatomy of leaves of some mangroves and their associates of sundarbans, West Bengal. *Phytomorphology*, 46(2). pp. 139- 150.
- Hanson, P y Gómez, J. 1999. Las agallas de las plantas de Costa Rica. En preparación.
- Leigh, E. 1982. Introducción: ¿Porqué hay tantos tipos de árboles tropicales? En Leigh, E. ; Rand, A. y Windsor, D. (Ed) *Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. 1990. Smithsonian Press. Colombia. pp. 75- 99.
- Jiménez, J. 1994. Los Manglares del Pacífico Centroamericano. EUNA. Heredia, Costa Rica. pp. 131-135.
- Soto, R. & Jiménez, J. 1982. Análisis fisonómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 30(2): 161- 168.

Cuadro 1. Incidencia de agallas según zonas de muestreo. Cada columna es una zona y cada fila un tipo de agalla (en orden ascendente).

Tipo de Agalla	Zona del gradiente			Total
	1	2	3	
1	140	187	16	490
2	473	272	155	900
3	176	131	96	403
4	222	103	134	459
TOTAL	1011	693	548	2252

Cuadro 2. Valores obtenidos para las Pruebas de Chi-cuadrado para tipo de agalla según zonas. Con 1 grado de libertad.

Agalla	Chi-cuadrado	Probabilidad
1	126.80	0.001
2	33.21	0.001
3	1.23	0.268
4	13.13	0.001

Cuadro 3. Asociación entre los tipos de agallas muestreadas en toda el área de estudio. En todas, la probabilidad asociada es 0.00001.

Agallas	X ²	Phi
A1-A2	260.42	-0.36
A1-A3	87.62	-0.21
A1-A4	60.72	-0.17
A2-A3	135.53	-0.26
A2-A4	307.61	-0.39
A3-A4	103.63	-0.23

Efecto de la salinidad en la herbivoría de larvas de mariposas raspadoras (Pyralidae) en el mangle negro

María Auxiliadora González

Los mangles constituyen un grupo de especies de árboles que crecen directamente o cerca de la zona de mareas, a través de las costas tropicales y subtropicales (Simberloff, 1991; Ball, 1996). Poseen una alta productividad primaria, convirtiéndose en fuente de gran cantidad de detritus tanto para los ambientes locales como para los ecosistemas vecinos (Hogg y Gillan, 1984, Lacerda et al, 1986; Onuf et al, 1977). Asociado a lo anterior, la herbivoría en los manglares, podría ser causa de una significativa disminución de la productividad en estos ecosistemas (Lacerda et al, 1986).

A pesar de la amplia distribución de bosques de manglar, la fauna de insectos asociada a estas comunidades ha sido poco estudiada (Feller y Mathis, 1997). Se piensa que las especies de mangle están bien protegidas por taninos, por lo cual no son comestibles para la mayoría de insectos herbívoros. Sin embargo, estudios realizados en los últimos años parecen indicar que la diversidad e importancia de la fauna de insectos asociada a manglares es mucho mayor de lo que se creía (Feller y Mathis, 1997).

En *Avicennia germinans*, han sido reportados varios tipos de herbívoros (Farnsworth y Ellison, 1991). Sin embargo, poco o nada se sabe sobre los patrones de preferencia de estos herbívoros sobre el grado de daño que causan en esta planta.

Un caso particular lo constituyen larvas de Lepidópteros de la familia Pyralidae, los cuales parecen ser los causantes del mayor daño en *A. germinans* (Hanson, com. pers). Se trata de herbívoros que están raspando en el envés de las hojas. Curiosamente *A. germinans*, posee cristales de sal en esta cara de las hojas (Jiménez, 1994) y quizá exista alguna relación entre la preferencia por algún tipo de hojas y la concentración de sal en estas (Farnsworth y Ellison, 1991, Johnstone, 1991).

El objetivo de este trabajo es determinar el factor de preferencia de esta especie de larva para alimentarse de *A. germinans*, basándose en el grado de exposición a la marea, altura de los árboles y en el tamaño, edad e índice de grosor de la hoja, relacionando cada uno de estos factores con la salinidad.

MÉTODOS

El estudio se realizó en el Manglar La Purruja, Golfito, en el mes de enero y primera semana de febrero de 1999.

Como área de trabajo se tomaron ambos lados a lo largo de un sendero ubicado en el manglar, cerca de una calle pública. Se marcaron 50 árboles de acuerdo a su orden de aparición a lo largo del sendero debido a que *A. germinans* tiene una distribución poco abundante, principalmente en sitios lejos de los canales de agua y de alta salinidad (Jiménez y Soto, 1985).

De estos 50 árboles se tomaron 30 al azar. Se clasificaron en tres sitios (10 en cada uno) de acuerdo a su tiempo de exposición a la marea (alta, media, baja) y se les midió su altura.

Para lo primero se observó el orden de llenado por la marea y se ubicó cada árbol dentro de este gradiente. Dado que la estructura del Manglar La Purruja es tipo ribereño (con salinidades del suelo menores que las del agua de mar y disminuyen tierra adentro) (Jiménez y Soto, 1985; Bermúdez, 1998) fue posible utilizar un gradiente de mareas como un indicador de la concentración de sal en los árboles, así árboles expuestos por mayor tiempo a la marea presentan una mayor concentración de sal (Ball, 1996).

La altura se obtuvo midiendo el ángulo (α) de la copa de árbol con la horizontal, la distancia entre el árbol y quien lo mide (d) y la altura de quien lo mide (a). Luego se aplica la fórmula $\tan \alpha = d/a$. En árboles menores de 1.50 m se midió directamente con cinta métrica.

De cada árbol se tomaron al azar 30 hojas de todas partes de la copa. De las 30 hojas fueron seleccionadas por números aleatorios una muestra de 15 hojas por árbol, a las cuales se les midió el porcentaje de daño, el índice de grosor y la edad.

Para estimar el porcentaje de daño por hoja (%d), se midió su área total (AT) y área con daño (AD) en cm^2 con un medidor del área foliar modelo 3100 Li-Cor. Luego se obtuvo la diferencia $d = AT - AD$ y se sacó un porcentaje de daño $\%d = d/AT \cdot 100$. Luego se estimaron promedios de herbivoría por árbol.

El índice de grosor se estimó mediante la relación del peso foliar entre el área foliar de cada hoja, como indicativo la relación entre el tamaño de la hoja y la retención de agua. Así hojas con un índice mayor podría pensarse que tienden a acumular más agua y por lo tanto más sal (Camilleri y Ribi, 1983; Niño, 1990). El peso seco se obtuvo utilizando una balanza analítica OHAUS Precision standard modelo TS 200V.

La edad se determinó tomando 20 larvas que se colocaron en bolsas plásticas con ramitas (a las que se les marcó con anterioridad las áreas de las hojas con daños previos para evitar errores) y se determinó al cabo de 48 horas el tipo de hojas que prefirieron, jóvenes o viejas de acuerdo a las características de cada hoja y a la posición de estas en la rama.

Se estimó el potencial hídrico de árboles a través del gradiente de marea para determinar la existencia de un gradiente de salinidad. El método utilizado fue el de volumen constante (Salisbury y Ross, 1985). Para ello se tomaron al azar cuatro árboles de cada uno de los sitios, a los que se les tomó una ramita, a las cuales se les hicieron cortes cerca de los nudos y se les aplicó el procedimiento mencionado para estimar el potencial hídrico.

Se realizó un ANDEVA anidado para observar diferencias de herbivoría entre árboles por sitio y entre sitios. Se hicieron correlaciones entre el porcentaje de herbivoría, la altura de los árboles, tamaño de hoja, índice de grosor. Además se realizó una prueba de T-Student para determinar la preferencia de consumo entre hojas jóvenes o viejas.

RESULTADOS

Para los tres sitios estudiados el porcentaje de herbivoría observada fue similar (cuadro 1) ($F=1.849$; $gl=2$; $p=0.159$), sin embargo, árboles dentro de cada sitio presentaron diferencias ($F=2.166$; $gl=28$, $p=0.001$).

No se encontró correlación entre el porcentaje de herbivoría y el área total de la hoja ($r=0.072$, $n=450$, $p=0.126$) (fig.1), ni con el índice de grosor ($r_s = -0.332$, $n=73$, $p>0,05$) (fig.2), aunque esta última parece ser del tipo inverso, pero es baja.

El tamaño del árbol parece estar relacionado con la preferencia de herbivoría de esta larva ($r=0.537$, $p=0.002$, $n=30$), árboles con mayor altura presentaron mayor porcentaje de herbivoría que árboles de menor tamaño (fig.3).

El porcentaje de herbivoría promedio para las hojas jóvenes fue mayor que para las viejas (12.67 ± 11.29 y 6.9 ± 6.21 respectivamente), aunque no parece existir un tipo de preferencia por algún tipo de ellas ($t=0.000$, $gl=1$, $p=1$).

DISCUSIÓN

No se encontraron diferencias de herbivoría respecto al tamaño de la hoja, la edad, el gradiente de marea e índice de grosor. Sin embargo se encontró una correlación positiva entre la altura del árbol y el porcentaje de herbivoría promedio por árbol, aunque fue baja. Dos cosas podrían estar ocurriendo, que los árboles de menor tamaño estén relacionados con mayores salinidades o que se trate de juveniles.

Árboles de mayor altura generalmente están asociados a menores salinidades, (Jiménez, 1994; Jiménez y Soto, 1985; Bermúdez, 1998; Ball, 1996) lo cual podría indicar que una mayor herbivoría en árboles de mayor tamaño está directamente relacionado con su baja concentración de sal. Es decir, que para este caso las larvas se estarían alimentando de hojas con menores concentraciones de sal. Sin embargo, como se mencionó anteriormente no todos los árboles de tamaño pequeño representan árboles expuestos a altas salinidades. Algunos de estos podrían ser árboles jóvenes (quizá aquellos árboles pequeños en los sitios de medianas y bajas exposiciones a la marea). En árboles jóvenes, este patrón de herbivoría quizá se deba a diferencias químicas entre árboles juveniles y maduros. Además podría ser que las larvas se encuentren en árboles de cierta altura para escapar de depredadores o para evitar ser arrastrados por la marea.

Algunos autores han encontrado resultados similares a los obtenidos en este estudio. Jiménez y Soto (1982) observaron baja herbivoría en hojas pequeñas de árboles enanos en áreas de alta salinidad. De manera similar Feller y Mathis (1997), encontraron una mayor herbivoría en árboles grandes de *Rizophora mangle* que en los de menor tamaño, indicando que posiblemente las diferencias físicas y químicas en los tejidos de las plantas resultan de diferentes gradientes ambientales en la disponibilidad de recursos para el crecimiento del árbol.

Farnsworth, y Ellison (1991), encontraron que las hojas de juveniles de *A. germinans* tuvieron menor daño de herbívoros que hojas de árboles grandes, indicando asociación de la herbivoría con la edad de la planta. Esto indica que los herbívoros en este sistema están distinguiendo entre sustratos alimenticios a un nivel fino de hoja. Además encontraron, que la calidad de la planta, la luz y la distribución de los árboles influyen en la herbivoría de comunidades de mangle.

Por su parte Johnstone (1981), no encontró diferencias en herbivoría en mangles midiendo la cantidad de cloruros en las hojas. De igual modo, Lacerda et al (1986), no encontraron correlación significativa entre la concentración de Cl, Na y total de N; sin embargo si encontraron relación positiva con carbohidratos solubles y fenoles y relación negativa con fibra cruda y los contenidos de agua.

Otras medidas en la calidad de la hoja como contenido de nutrientes, han sido correlacionadas con la herbivoría en mangles por varios autores (Onuf et al, 1977; Johnstone, 1981; Lacerda et al, 1986). Sin embargo, la mayoría de estudios han dado resultados contradictorios (Feller y Mathis, 1997).

Para estudios posteriores sería conveniente medir con métodos más precisos la concentración de sal en las hojas ya que en este caso no se logró. Sería interesante ver a un nivel más fino si existen diferencias en la preferencia o no, quizá midiendo Cl en las hojas o potencial hídrico. En este estudio se intentó medir este último, pero no fue posible obtener resultados, por falta de tiempo y de una mayor muestra a la cual se le realizaran los análisis, ya que solo se hizo un corte para una rama de cada uno de los 12 árboles seleccionados.

También sería conveniente tomar el peso de las hojas para el índice de grosor con peso fresco ya que este es un mejor indicativo de la relación buscada que el peso seco (Camilleri y Ribi, 1983).

Estudios anteriores de este tipo en *A. germinans* involucran herbivoría en general pero muy poco se han centralizado en el caso de una única clase de insecto, como el analizado aquí. Por lo tanto, sería interesante hacer mediciones más finas y ver si se obtienen resultados similares.

BIBLIOGRAFÍA

- Ball, M. 1996. Comparative ecophysiology of Mangroves Forest and tropical Lowland Moist Rainforest. In Tropical Forest Plant Ecophysiology. Ed. By Stephen S. Mulkey et al. International Thomson publishing Company. N.Y. Pp: 461-496.
- Bermúdez, T. 1998. Efecto de la salinidad sobre la composición florística y estructural del Manglar La Purruja, Golfito, Puntarenas. Curso de Biología de Campo. UCR. Pp: 118-122.
- Camilleri, J.C. y Ribi, G. 1983. Leaf thickness of mangroves (*Rhizophora mangle*) growing in different salinities. Biotropica. 15(2): 139-141.
- Feller, I.C. y Mathis, W.N. 1997. Primary herbivory by wood-boring insects along an architectural gradient of *Rizophora mangle*. Biotropica. 29(4): 440-451.
- Farnsworth, E.J. y Ellison, A. M. 1991. Patterns of herbivory in Belizean mangrove Swamps. Biotropica. 23(4b): 555-567.
- Hogg, R. y Gillan, F.T. 1984. Fatty acids, sterols and hydrocarbons in the lives of eleven species of mangroves. Phytochemistry. 23(1): 93-97.
- Jiménez, J.A. y Soto, S.R. 1982. Análisis fisionómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 30: 161-168.
- Jiménez, J.A. y Soto, S.R. 1985. Patrones regionales de la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 33(1): 25-37.
- Jiménez, J.A. 1994. Los manglares del Pacífico de Centroamérica. EFUNA. Heredia, C.R. 336p.
- Johnstone, I.M. 1981. Consumption of leaves by herbivores in mixed mangroves stands. Biotropica 13:252-259.
- Lacerda, L.D; José, D.V. Rezende, C.E. Francisco, M.C. Wasserman, J.C. y Martins, J.C. 1986. Leaf chemical characteristics affecting herbivory in New World mangrove forest. Biotropica. 18 (4): 350-355.
- Niño, B. L. 1990. Observación de algunas características foliares en árboles de *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) en ambientes intervenidos. Curso Ecología de poblaciones. OET. Pp:173-175.
- Onuf, C.P.; Teal, J.M. y Valiela, I. 1977. Interactions of nutrients, plant growth and herbivory in a mangrove ecosystem. Ecology. 58:514-526.
- Salisbury F. y Ross. 1985. Plant Physiology. Waldsworth Publishing Com. 3 Ed. Belmont. Pp:540. Cap 2.
- Simberloff, D. 1991. Mangroves. En Historia Natural de Costa Rica. Janzen, D.H. (Ed). University of Chicago Press. Pp: 276-279.

Cuadro 1: Porcentaje de herbivoría promedio (\pm desviación estándar) para cada sitio con diferente exposición a la marea.

Sitio	% herbivoría	DS
Alta	5.30	9.49
Media	3.48	8.46
Baja	4.72	7.14

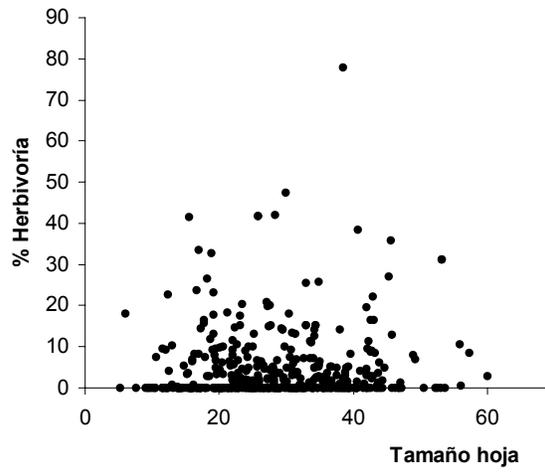


Fig 1: Tamaño de hoja contra porcentaje de herbivoría

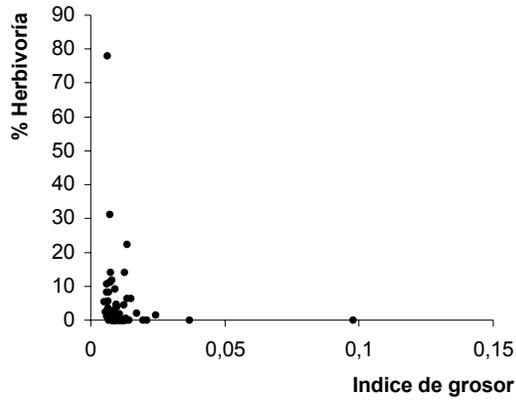


Fig.2: Indice de grosor contra herbivoría

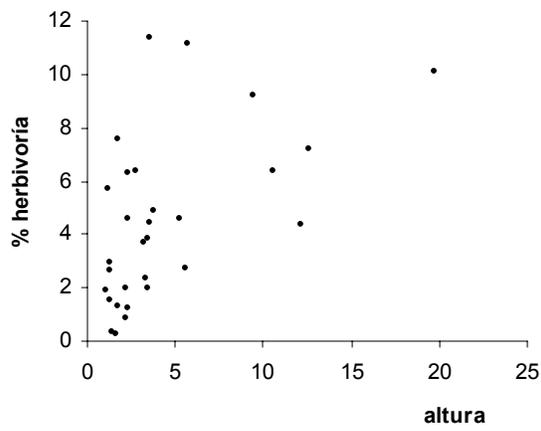


Fig.3: Porcentaje de herbivoría según altura del árbol

Insectos acuáticos en fitotelmata de inflorescencias: importancia del color, presencia de materia orgánica, y edad de la inflorescencia

Ximena Miranda

En algunas depresiones naturales que se encuentran en plantas vivas o muertas se acumula agua y se forma un ambiente acuático especial en el que viven diferentes organismos (McCafferty 1981). Estos ambientes fueron definidos en 1971 por Maguire como fitotelmata (Gutiérrez 1996). En los trópicos el hábitat tipo fitotelmata es común en troncos de árboles, tanques de bromelias, y plantas como *Heliconia* (Heliconiaceae) y *Calathea* (Marantaceae), cuyas inflorescencias tienen brácteas que retienen agua (Stiles 1991, Hogue 1993, Gutiérrez 1996).

Entre los organismos que viven en fitotelmata hay muchos insectos acuáticos y semiacuáticos, principalmente larvas de ciertas familias de Diptera, Coleoptera, Odonata y algunos otros órdenes (McCafferty 1981). Los grupos encontrados en un fitotelmata dependen de las características de este; el medio es diferente en una bromelia que acumula agua entre las hojas y tiene la capacidad de regular el pH, que en una *Heliconia* que acumula agua en las brácteas de la inflorescencia y esta se combina con secreciones de la misma planta (Gutiérrez 1996). En las inflorescencias el medio es más efímero y cambia con la aparición de las flores, maduración de los frutos, y descomposición de las brácteas.

El agua de las brácteas comienza a ser colonizada por insectos acuáticos cuando las hembras adultas llegan a la inflorescencia y deciden ovipositar. La elección del sitio de oviposición puede involucrar indicadores visuales, táctiles, y químicos (Anderson y Wallace 1988). Estos indicadores se han estudiado en grupos de importancia económica como las moscas de la fruta (Tephritidae) y los zancudos (Culicidae), pero todavía queda mucho por entender de esta parte del comportamiento reproductivo en la mayoría de insectos (Chapman 1976, Economopoulos 1989, Katsoyannos 1989).

Es posible que las hembras adultas prefieran ciertas etapas de la inflorescencia para la oviposición, y si además tomamos en cuenta las diferencias en el tiempo de eclosión y de desarrollo larval de cada taxa que vive en este hábitat, se espera que se dé toda una sucesión de organismos a través del tiempo (Gómez 1990).

Este trabajo tiene tres objetivos principales. El primero es determinar la importancia que tiene el color como atractivo para hembras que ovipositan en los fitotelmata de inflorescencias. El segundo es determinar la importancia que tiene la presencia de materia orgánica en estos sistemas, también como factor involucrado en la elección del sitio de oviposición. El tercer objetivo es estudiar la sucesión de taxas que se da en diferentes etapas de la inflorescencia de *Calathea lutea* (Marantaceae). En Costa Rica los estudios de la fauna entomológica de fitotelmata se han concentrado en bromelias y heliconias (Picado 1913, Sturr 1993, Gómez 1990, Srivastava 1997, Bianchi et al. 1998), lo que hace interesante realizar trabajos en especies de *Calathea* y otros hábitats de este tipo que no se han estudiado todavía.

MÉTODOS

El estudio se realizó entre el 17 de enero y el 3 de febrero de 1999, en el bosque conocido como El Naranjal, junto al Aeropuerto de Golfito. Para poner a prueba la posibilidad de atracción visual por el color de la inflorescencia y la importancia de la materia orgánica en descomposición, se construyeron pocitos artificiales y se colocaron en el bosque para que fueran colonizados por insectos. Estos pocitos eran de plástico transparente y tenían un volumen de 16mL. A todos se les hicieron cuatro pequeños horificios cubiertos con malín a 1cm del borde superior para que, con las lluvias, el agua saliera por ellos antes de rebalsarse. De esta forma se trató de evitar que los insectos se salieran del recipiente.

Se prepararon 40 pocitos, y estos se sometieron a cuatro tratamientos diferentes. A 10 pocitos se les pegó cinta de topógrafo roja cubriendo su superficie lateral. Se hizo lo mismo con otros 10, pero con cinta de topógrafo amarilla. Los otros 20 se dejaron sin tapar con cinta de color.

A los pocitos rojos, los amarillos, y diez de los transparentes, se les colocó materia orgánica en descomposición. Esta se preparó con hojas de varios tipos de árboles recogidas del suelo. Se creó una mezcla homogénea de pequeños pedazos de la hojarasca colectada y se colocó en el congelador por 24 horas para matar propágulos y así evitar su introducción en los pocitos. Para cada pocito se pesó 0,500g de hojarasca tratada con una balanza analítica OHAUS Precision Standard TS120.

Se hizo un diseño experimental de bloques. Los bloques se colocaron en forma lineal, con los tratamientos siempre en el mismo orden. Dicho orden se determinó al azar; se colocó de primero el rojo, segundo el transparente sin materia orgánica, tercero el transparente con materia orgánica, y cuarto el amarillo.

Cada pocito se sujetó firmemente a la corteza de un árbol con 2 clavos e hilo de nylon, a 140 cm de altura sobre el suelo. Los bloques se colocaron en dos líneas contiguas, tratando de mantener las dos líneas paralelas a la quebrada, a aproximadamente 15m de esta. Se mantuvo una distancia de entre 4 y 5 metros entre cada dos pocitos.

Los pocitos se llenaron con aproximadamente 10mL de agua de la quebrada. Todos permanecieron en el bosque durante 15 días. Fueron revisados cada tres o cuatro días para compensar cualquier pérdida excesiva de agua que se pudiera dar por la caída fuerte de gotas de lluvia, la evaporación, o la extracción por algún animal del bosque. Cuando se

concluyó el período de 15 días se sacó todo el material de cada pocito para ser revisado en el laboratorio con un estereoscopio. Todos los insectos encontrados se conservaron en alcohol para ser identificados.

Para determinar el efecto de la edad del fitotelmata en un caso específico, se tomaron inflorescencias de *Calathea lutea* de diferentes edades y se sacaron todos los insectos acuáticos o semiacuáticos encontrados en sus brácteas, flores y frutos. Los insectos se conservaron en alcohol y se identificaron. Las larvas de Syrphidae y *Drosophila sp* Fueron clasificadas en categorías de tamaños para hacer una distribución de tamaños según las tres edades. En Syrphidae las categorías son de 1 mm, y en *Drosophila sp* son de 0.5 mm. Se revisaron 5 inflorescencias muy jóvenes, 5 jóvenes, y 5 viejas. Para definir la edad de la inflorescencia se tomaron en cuenta características como la cantidad de flores abiertas, cantidad de frutos, y condición del material vegetal (aspecto tierno o podrido). Se tomaron otras seis inflorescencias y se colocaron en bolsas plásticas con aire para criar algunos adultos de los insectos y facilitar la identificación.

Para determinar el efecto del tratamiento en la cantidad de individuos encontrados en los pocitos, se hizo un Andeva de Bloques y tres pruebas de contrastes para analizar el efecto de los tratamientos por separado. Una prueba de contrastes comparó los tratamientos con cinta de marcar (amarillo y rojo), con los tratamientos que no tenían cinta de marcar (transparente con materia orgánica y transparente sin materia orgánica). Otro contraste comparó, entre los tres tratamientos que tenían materia orgánica, los tratamientos que tenían color (amarillo y rojo), con el transparente. La tercera prueba de contrastes comparó el tratamiento amarillo con el rojo. Se hizo un chi-cuadrado para poner a prueba la homogeneidad de la distribución de individuos según tratamiento y réplica.

Para determinar el efecto de los taxa y las tres edades de las inflorescencias sobre la variación en la cantidad de individuos encontrados por pocito, se realizó un Andeva simple de dos vías. Luego se realizó una prueba de Tukey para comparar la abundancia de los taxa y de las inflorescencias de las tres edades distintas. También se llevó a cabo un chi-cuadrado para poner a prueba la homogeneidad de la distribución de los individuos de cada taxa según la edad de la inflorescencia.

Se calculó el índice de diversidad de Shannon con logaritmo en base 2 para cada edad, y luego se calcularon pseudovalores de Shannon con el método de JackKnife para poder comparar la diversidad entre las tres edades de inflorescencia. Para comparar la diversidad y la riqueza de especies entre las edades de inflorescencia se utilizaron Andeva y Tukey. También se calcularon los índices de similitud de Morisita para cada edad de inflorescencia.

RESULTADOS

En los pocitos artificiales se encontró un total de 49 larvas de Ephydridae (Diptera), 13 larvas de varios tipos de dípteros en estadios tan tempranos que no se pudo identificar, 2 larvas de Chironomidae, y 9 huevos que probablemente son de Ephydridae (solo se encontraron donde habían larvas de Ephydridae). Solo con Ephydridae se obtuvo suficiente información para analizar el efecto de los tratamientos. Se encontraron en 5 pocitos rojos con materia orgánica, 2 amarillos con materia orgánica, y 2 transparentes con materia orgánica (cuadro 1).

En uno de los pocitos transparentes sin materia orgánica cayó una masa de savia dentro del agua, y en este se presentó una fauna diferente al resto de los pocitos de este tratamiento. Aunque en los otros 9 pocitos de este tratamiento solo se encontró un Chironomidae, en este se encontraron 3 Psychodidae y 2 larvas de dípteros no identificados. El pocito fue eliminado para efectos del análisis por haber tenido una entrada muy grande de materia orgánica.

El tratamiento tiene un efecto significativo en la cantidad de individuos encontrados en un pocito ($F=3.22$, g.l.=3, $p=0.039$), mientras que la réplica no tiene un efecto importante sobre esta variable ($F=0.80$, g.l.=9, $p=0.617$). Se encontraron más individuos en los pocitos cubiertos que en los no cubiertos por cinta de color ($F=5.12$, g.l.=1, $p=0.032$). Al comparar solo los tratamientos que tenían materia orgánica, no hubo una diferencia significativa entre la cantidad de individuos encontrados en pocitos con color y los encontrados en pocitos sin color ($F=3.41$, g.l.=1, $p=0.076$). Entre los tratamientos amarillo y rojo, se encuentra una mayor cantidad de individuos en los pocitos rojos ($F=4.55$, g.l.=1, $p=0.043$).

La distribución de individuos según tratamiento y réplica no es homogénea ($\chi^2=51.82$, g.l.=27, $p=0.003$). Aunque más pocitos rojos fueron colonizados, la cantidad de individuos es muy variable, y varios pocitos rojos no fueron colonizados. Además en algunos bloques solo se encontraron larvas en el pocito amarillo (cuadro 1).

En las inflorescencias de *Calathea lutea* se encontró un total de 1136 insectos acuáticos y semiacuáticos de los órdenes Diptera, Lepidoptera y Coleoptera, incluyendo larvas y pupas. Las pupas encontradas fueron de Ceratopogonidae 1 en las muy jóvenes, 6 en las jóvenes y 15 en viejas; de Chironomidae solo 4 en las viejas; de *Drosophila sp* 13 en las viejas; de Psychodidae 1 en las viejas, y de Lepidoptera 2 en las jóvenes y 2 en las viejas. Las larvas de Ephydridae que se encontraron en los pocitos artificiales no se encontraron en las inflorescencias.

Hay diferencias en cuanto al número de individuos que se encuentran en inflorescencias de distintas edades ($F=7.14$, g.l.=2, $p=0.001$), y en el número de individuos que se encuentran de cada taxa ($F=7.43$, g.l.=11, $p<0.001$). De acuerdo a la prueba de Tukey realizada para las 3 edades de inflorescencia, en las muy jóvenes y jóvenes se da similar cantidad de individuos por inflorescencia, mientras que sí hay una diferencia significativa entre estas dos edades y las viejas ($\alpha=0.05$). Hay una mayor cantidad de individuos en inflorescencias viejas que en jóvenes y muy jóvenes (cuadro 2).

De acuerdo a la prueba de Tukey para comparar la cantidad de individuos según taxa, la mayor abundancia la tienen los Chironomidae y Ceratopogonidae; el segundo grupo en abundancia está conformado por Ceratopogonidae y Syrphidae, y el tercer grupo en abundancia contiene a Syrphidae y los demás taxa (fig.1; cuadro 2).

La distribución de individuos de cada taxa según la edad de la inflorescencia no es homogénea ($\chi^2=448.47$, g.l.=22, $p<0.001$); en la mayoría de taxas el número de individuos aumenta conforme la inflorescencia envejece, pero en Syrphidae la cantidad de larvas más bien disminuye conforme la inflorescencia envejece, y en Lepidoptera el número de larvas aumenta en las inflorescencias jóvenes y luego disminuye en las viejas (cuadro 2).

La distribución de larvas de Syrphidae según categoría de tamaño y edad de la inflorescencia no es homogénea ($\chi^2=146.63$, g.l.=18, $p<0.001$); las inflorescencias muy jóvenes tienen larvas más pequeñas que las viejas (fig.2). La distribución de larvas de *Drosophila sp* según categoría de tamaño y edad de la inflorescencia es homogénea ($\chi^2=18.27$, g.l.=16, $p=0.308$); es posible encontrar larvas de todas las categorías de edad en las tres edades de inflorescencia (fig.3).

Hay diferencias significativas en la diversidad de las edades ($F=6.88$, g.l.=2, $p=0.0102$; cuadro 3) y también en la cantidad de taxa ($F=26.0$, g.l.=2, $p<0.0001$; cuadro 3). Según las pruebas de Tukey, las inflorescencias jóvenes y viejas tienen una diversidad similar, mientras que las muy jóvenes difieren de las jóvenes y viejas ($\alpha=0.05$); la diversidad es mayor en las jóvenes y viejas. El índice de similitud de Morisita obtenido entre las inflorescencias muy jóvenes y jóvenes fue de 0.68, el obtenido entre las muy jóvenes y las viejas fue de 0.30, y el obtenido entre las jóvenes y viejas fue de 0.82.

DISCUSIÓN

Al encontrar más Ephydriidae en los pocitos cubiertos con cinta de color, era posible que esto no fuera por atracción visual sino por una preferencia a la oviposición en sitios más oscuros. Aún comparando solo los tratamientos amarillo y rojo se da una mayor cantidad de larvas en los rojos, lo que indica que las hembras adultas de estas moscas son atraídas por el rojo. Es interesante que en general los insectos tienden a reconocer como colores el azul y el amarillo mientras que el rojo no (Chapman 1976). Sin embargo en experimentos realizados con las moscas de la fruta (Tephritidae) estas sí se ven atraídas al rojo, y también al amarillo, por ser colores asociados a las frutas que ellas buscan para ovipositar (Economopoulos 1989). El caso de estos Ephydriidae podría ser similar; el color rojo sería atractivo por estar asociado al medio acuático en el que se desarrollan las larvas, que puede ser un fitotelma de color como inflorescencias que acumulan agua en sus brácteas.

Aunque el rojo resultó atraer más moscas que el amarillo, los Ephydriidae fueron capaces de encontrar dos pocitos amarillos e incluso dos de los transparentes. Es posible que el amarillo también sea un color característico de las inflorescencias que buscan pero que este no sea tan atractivo por no hacer un contraste tan fuerte como lo hace el rojo. Sin embargo la capacidad de encontrar un pocito sin color quiere decir que la atracción visual no es la única forma que tienen estas moscas para encontrar el sitio de oviposición; podrían guiarse desde el inicio por estímulos químicos, como sucede en otros dípteros (Chapman 1976, Economopoulos 1989).

Los resultados indican que la presencia de materia orgánica es determinante en la colonización de insectos acuáticos. En los pocitos que no tenían materia orgánica en descomposición solo apareció un Chironomidae que probablemente se estaba alimentando de la poca materia que cayó durante los quince días en que estuvieron expuestos. No solo la presencia sino también el tipo de materia orgánica es importante; en los pocitos con hojas en descomposición se encontraron constantemente los mismos taxa: efíridos que se alimentan de microorganismos como bacterias, algas unicelulares, y levaduras (Wirth et. al. 1987) que están descomponiendo la hojarasca colocada en los pocitos; la caída de savia de una palmera dentro de un pocito hizo que apareciera Psychodidae, un grupo que no apareció en los pocitos que solamente tenían hojarasca.

En estudios con mosquitos (Culicidae), insectos que también ovipositan en el agua, se ha encontrado que los mosquitos no ponen sus huevos en cualquier cuerpo de agua al que son atraídos; la oviposición depende mucho de los estímulos recibidos por los quimiorreceptores tarsales cuando el insecto aterriza en el agua (Chapman 1976). Esto puede suceder con los insectos acuáticos que se encontraron en los pocitos, lo cual no solo explicaría porqué cuando cayó materia orgánica distinta en un pocito aparecieron nuevos grupos de insectos, sino también la razón por la cual en las inflorescencias de *Calathea lutea* no se encontraron los Ephydriidae que se encontraron en los pocitos.

El hecho de que las inflorescencias de *Calathea lutea* viejas tengan una mayor cantidad de individuos que las más jóvenes se debe a que estas han estado expuestas por más tiempo a la colonización de insectos. Esto hace que puedan llegar más individuos de diferentes taxa, lo cual se refleja en la diversidad; las inflorescencias jóvenes y viejas son más diversas que las muy jóvenes. Con el tiempo también van cambiando las características de la inflorescencia, y con la descomposición de las flores, frutos y brácteas aumenta la cantidad de detritus. Grupos muy abundantes como Chironomidae, Psychodidae, *Drosophila sp*, y Ceratopogonidae se alimentan principalmente de materia en descomposición (McCafferty 1981, Wheeler 1976), y su cantidad aumenta con el tiempo. Estos grupos pueden estar colonizando la inflorescencia en todas sus etapas, como se ve en la distribución de tamaños de *Drosophila sp* por la presencia de larvas muy pequeñas en las inflorescencias jóvenes y viejas, o pueden estar colonizando solamente las inflorescencias viejas, lo cual explicaría la presencia de larvas como Psychodidae casi restringida a las brácteas de estas.

Es interesante que si bien en abundancia son similares las inflorescencias muy jóvenes y jóvenes en comparación con las viejas, en diversidad son las inflorescencias jóvenes y viejas las que se parecen en comparación a las muy jóvenes. Es importante recordar que las categorías de edad tomadas en cuenta son arbitrarias con relación al continuo de tiempo en que suceden los hechos; es posible que las inflorescencias consideradas como muy jóvenes estén más cerca en el tiempo de lo que están las jóvenes de las viejas. Además los cambios en la curva de diversidad vs. tiempo de exposición de la inflorescencia probablemente no ocurren en el mismo momento ni en la misma forma que los cambios en la curva del número de individuos vs tiempo.

En los resultados (cuadro 3) se puede ver claramente que la cantidad de Syrphidae decrece con el tiempo, patrón que se observó también en un estudio realizado con *Heliconia wagneriana* (Gómez, 1990). La abundancia de insectos a través del tiempo también está relacionada con sus ciclos de desarrollo y las interacciones con otros insectos (Gómez 1990, Srivastava 1997). En este caso, la gran cantidad de individuos pequeños en las inflorescencias muy jóvenes, y una menor cantidad de individuos pero de mayor tamaño en las más viejas (fig.2), apuntan hacia una colonización en etapas tempranas de las inflorescencias. La disminución en número podría ser porque estas eclosionan como adultos o por una alta mortalidad de larvas que se podría dar ya sea porque son malos competidores por recursos, o por la presencia de depredadores como la larva de Carabidae. Es importante mencionar que en una sola de las inflorescencias se concentraba una gran cantidad de Syrphidae, por lo que para explicar lo que realmente sucede en este caso se debe hacer un estudio con más inflorescencias y corroborar si realmente este es el patrón.

El caso de los lepidópteros también es distinto; estos aumentan en las inflorescencias jóvenes y luego disminuyen en las viejas. La gran mayoría de larvas de Lepidoptera se alimentan de follaje y tienden a ser bastante específicas para la planta (Smart 1975); es posible que las larvas prefieran las brácteas tiernas y que por eso el número de individuos solo aumente durante las primeras dos edades, y que luego se conviertan en adultos en las inflorescencias jóvenes y viejas, de lo cual se tiene evidencia por la presencia de pupas en estas edades.

Según otros estudios hechos en Costa Rica, la fauna entomológica encontrada en *Calathea lutea* es parecida a la que se reporta para *Heliconia wagneriana* (Gómez 1990) y varias especies de bromeliáceas (Sturr 1993, Srivastava 1997) en que predominan las larvas de Diptera detritívoras. Sin embargo, las familias presentes son variables; en la *Calathea* estudiada no aparecieron larvas de Culicidae, familia muy abundante en los estudios mencionados; en la bromeliácea *Guzmania* (Bianchi et.al. 1998), el taxa más abundante era el coleóptero *Scirtes sp* (Scirtidae); en *Heliconia stricta* (Gutiérrez 1996) no aparecen Chironomidae, la familia más abundante en *Calathea lutea*. *Ephydriidae*, la familia más abundante en los pocitos, solo se menciona en el trabajo hecho con *Guzmania* por Bianchi et.al. (1998). En la literatura citada no se encontró Drosophilidae en bromeliáceas ni heliconias, aunque sí se encontró reportada como infrecuente en fitotelmata del bambú *Guadua* (Louton et.al. 1996). Aparentemente cada especie puede tener su propia comunidad asociada al fitotelmata, compuesta por grupos que varían con las condiciones y la historia de este ambiente.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, N.H. y J.B. Wallace, 1988. Habitat, Life history and Behavioral Adaptations of Aquatic Insects. En: Merritt, R.W. y K.W. Cummins. An Introduction to the Aquatic Insects of North America; Segunda Edición. Kendall/Hunt Publishing Company; Dubuque, Canada. pp 38-58.
- Bianchi, G., R. Luna y K. Carvalho, 1998. Comunidades de macroinvertebrados acuáticos en fitotelmata de bromelias. Mimeografiado.
- Borror, D.J. y R.E.White, 1970. A Field Guide to Insects America north of Mexico. Houghton Mifflin Company, New York.404 pp.
- Chapman, R.F. 1976. The insects: structure and function; Tercera Edición. American Elsevier Publishing Company Inc., New York. 819 pp.
- Economopoulos, A.P. 1989. Use of Traps Based on Color and/or Shape. En: Robinson, A.S. y G.Hooper. Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier Science Publishing Company Inc., New York. Vol.3B: 315-327.
- Gómez, C. 1990. Interacciones múltiples en *Heliconia wagneriana*: Diversidad de macroinvertebrados, visitas y flujo de polen. En: Paaby, P. y F. Bolaños. Libro del curso Ecología de Poblaciones 1990, O.E.T. Mimeografiado. p 289-293.
- Gutiérrez, J.D. 1996. Algunos aspectos de la ecología de los insectos asociados a las inflorescencias de *Heliconia stricta*; Tesis para obtener el título de bachillerato en Biología. Bogotá, Colombia. 60 pp.
- Hogue, C.L. 1993. Latin American Insects and Entomology. University of California Press, Berkeley. 536 pp.
- Katsoyannos, B.I. 1989. Response to Shape, Size and Color. En: Robinson, A.S. y G. Hooper. Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier Science Publishing Company Inc., New York. Vol. 3A: 307-325.
- Louton, J., J. Gelhaus y R. Bouchard, 1996. The Aquatic Macrofauna of Water-Filled Bamboo (Poaceae:Bambusoideae: *Guadua*) Internodes in a Peruvian Lowland Tropical Forest. Biotropica 28(2):228-242.
- McCafferty, W.P. 1981. Aquatic Entomology. Jones and Bartlett Publishers, Boston. 448 pp.

- Picado, C. 1913. Las Bromeliáceas epífitas consideradas como Medio Biológico. En: Picado, C. 1988. Obras Completas. Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago. Vol. I: 19-243.
- Smart, P. 1975. The Illustrated Encyclopedia of the Butterfly World. Salamander Books Limited, London. 275 pp.
- Srivastava, D. 1997. The miniature world of bromeliads: linking insect diversity, functional groups and habitat size. Mimeografiado.
- Stiles, F.G. 1991. *Heliconia lathispatha* (Heliconiaceae). En: Janzen, D. Historia Natural de Costa Rica. Editorial U.C.R. p 252-254.
- Sturr, E. 1993. Interacción de factores bióticos y abióticos en bromelias de la especie *Androlepis skinneri*. Resumen de tesis para obtener título en Universidad de Munich, Alemania. Mimeografiado.
- Wheeler, M.R. 1987. Drosophilidae. En: McAlpin, J.F. Manual of Nearctic Diptera. Canadian Government Publishing Centre, Quebec, Canada. Vol II: 1011-1018.
- Wirth, W.W., W.N. Mathis y J.R. Vockeroth, 1987. Ephydriidae. En : McAlpin, J.F. Manual of Nearctic Diptera. Canadian Government Publishing Centre, Quebec, Canada. Vol II: 1027-1047.

Cuadro 1. Distribución de individuos de Ephydriidae en los pocitos según tratamiento y réplica, y promedio de individuos por réplica para cada tratamiento.

REPLICA	TRATAMIENTO				Total
	Rojo con mat. orgánica	Amarillo con mat. orgánica	Transp. con mat. Orgánica	Transp. sin mat. orgánica	
1	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0
3	1	0	0	0	1
4	0	1	0	0	1
5	9	0	0	0	9
6	4	0	0	0	4
7	11	0	2	0	13
8	0	0	0	0	0
9	0	8	0	-	8
10	12	0	1	0	13
Total	37	9	3	0	49
Promedio	3.70 ± 5.01	0.90 ± 2.51	0.30 ± 0.67	0.00 ± 0.00	4.90 ± 5.38

Cuadro 2. Promedios del número de individuos por inflorescencia de cada edad y de individuos de cada taxa por inflorescencia.

TAXA	EDAD DE LA INFLORESCENCIA			Total
	Muy Joven	Joven	Vieja	
Chironomidae (Diptera)	0.0 ± 0.0	16.8 ± 18.3	71.4 ± 33.3	29.4 ± 37.5
Ceratopogonidae (Diptera)	14.8 ± 12.2	22.2 ± 10.3	29.2 ± 16.1	22.1 ± 13.6
Syrphidae (Diptera)	15.2 ± 30.2	6.0 ± 3.7	4.2 ± 4.6	8.5 ± 17.2
Psychodidae (Diptera)	0.0 ± 0.0	0.2 ± 0.5	19.8 ± 37.1	6.7 ± 22.1
<i>Drosophila sp</i> (Diptera)	1.4 ± 1.7	3.6 ± 3.3	10.2 ± 6.2	5.1 ± 5.5
Diptera no id. 1	0.0 ± 0.0	0.4 ± 0.9	0.4 ± 0.6	0.3 ± 0.6
Diptera no id. 2	0.0 ± 0.0	0.6 ± 1.3	0.8 ± 0.8	0.5 ± 0.9
Diptera no id. 3	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.4 ± 0.9	0.1 ± 0.5
Lepidoptera	1.4 ± 1.5	3.2 ± 1.8	1.6 ± 1.8	2.1 ± 1.2
Hydrophilidae sp1	0.0 ±	0.4 ± 0.9	1.0 ± 1.0	0.5 ± 0.8
(Coleoptera, larvas)	0.0			
Hydrophilidae sp2	0.0 ± 0.0	0.6 ± 0.6	0.8 ± 0.8	0.5 ± 0.6
(Coleoptera, adultos)				
Carabidae (Coleoptera, larvas)	0.2 ± 0.5	0.2 ± 0.5	0.2 ± 0.5	0.2 ± 0.4
Total	33.0 ± 39.0	54.2 ± 25.7	140.0 ± 72.6	75.7 ± 66.5

Cuadro 3. Número de taxas (S) y valores del índice de diversidad de Shannon para las tres edades de inflorescencia de *Calathea lutea* consideradas en el estudio.

EDAD	S	H	Hmax	J
Muy joven	5	1.47	2.32	0.63
Jóven	11	2.21	3.46	0.64
Vieja	12	2.06	3.59	0.58

CHIRON CERATO SYRPHID PSYCHO DROSO LEPID HYDROPH1 HYDROPH2 INDET2 INDET1 CARAB INDET3

Fig. 1. Resultados de la prueba de Tukey para comparar la abundancia de individuos en cada taxa. Las líneas agrupan los taxa entre los cuales no hay diferencia significativa en el promedio de individuos ($p < 0.05$).

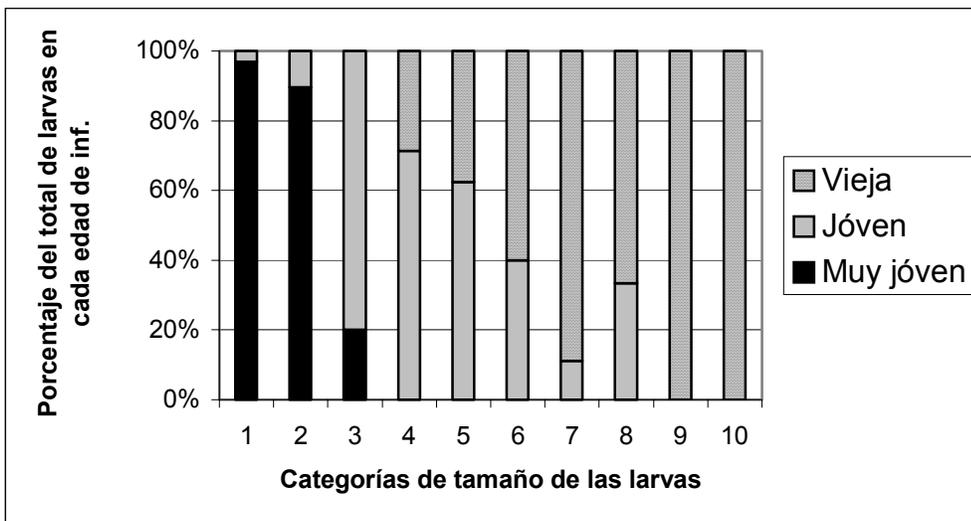


Fig.2. Distribución de tamaños de las larvas de Syrphidae según la edad de las inflorescencias de *Calathea lutea*.

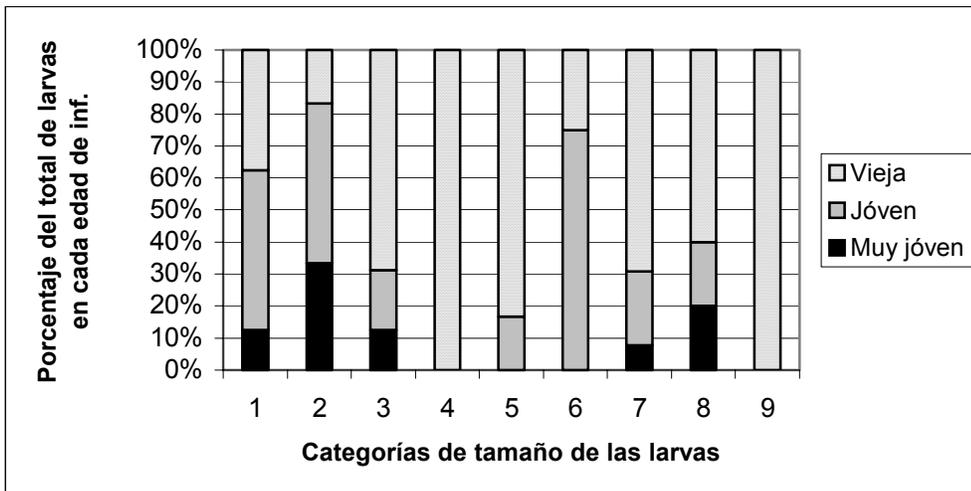


Fig.3. Distribución de tamaños de las larvas de *Drosophila sp* según la edad de las inflorescencias de *Calathea lutea*.

Distribución, territorialismo y comportamiento agresivo de machos de libélulas (Odonata: Zygoptera)

Floria Mora

Los individuos del orden Odonata presentan una asociación cercana con el agua. Generalmente, los machos adultos se encuentran a lo largo de ríos, en lagos y otros hábitats acuáticos durante la mayor parte del día y las hembras visitan el agua menos frecuentemente para copular y ovipositar (Paulson, 1982).

La competencia tanto inter como intraspecífica puede involucrar interacciones directas o agresivas entre los individuos (Smith, 1986). Este comportamiento se presenta en los machos de muchas especies que establecen territorios que defienden agresivamente desde una percha o por medio de vuelos ocasionales y desplazan individuos de la misma o diferente especie. Tanto la altura como el patrón de vuelo son muy específicos para cada especie (McCafferty, 1981). Según Johnson (1963), la distribución espacial de los machos es influenciada por el territorialismo.

Así como los machos dominantes presentan un comportamiento territorial, también se presenta otra conducta sexual en este grupo de insectos. Los individuos que actúan como satélites no defienden un sitio determinado, constantemente cambian de percha y son expulsados del territorio de otros (Rojas, 1985).

Corbert (1980) sugiere que la naturaleza e intensidad del comportamiento agresivo varía entre las diferentes especies de acuerdo a densidad de machos y la distancia desde el centro del territorio. Otro aspecto importante es la disponibilidad de recursos. Los recursos asociados a actividades reproductivas son parte importante del nicho de estas especies. El grado de traslape y la amplitud de este nicho puede variar entre las diferentes especies presentes asociados a un riachuelo en particular. Según Smith (1985), tanto el traslape como la amplitud de nicho son proporcionales al grado de competencia por un recurso. Realmente se conoce muy poco de la dinámica de comunidades de adultos de Odonata, sus relaciones interespecíficas y la importancia de factores ecológicos en estas interacciones.

El objetivo principal del presente estudio es analizar la distribución, territorialismo y comportamiento agresivo de machos adultos de Zygoptera y la influencia de ciertos factores ecológicos sobre estos.

MÉTODOS

El estudio se realizó durante el mes de enero y la primera semana de febrero de 1999 en la Quebrada Cañaza, localizada en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, Puntarenas. Esta quebrada presenta una vegetación de bosque con crecimiento secundario y las especies más abundantes son *Heliconia sp*, *Flamingea strobilifera* y *Piper sp*. La vegetación a lo lados de la quebrada no es muy alta (aprox. 10 m) por lo que el porcentaje de luz incidente es alto.

Se efectuaron un total de ocho muestreos en un transecto de 200 m. a lo largo de la quebrada entre las 8 y 13 horas. Se intentó capturar todos los zigópteros observados de las especies más comunes con una red entomológica y los individuos capturados se marcaron en un ala con tinta indeleble asignándole un código a cada individuo. Se identificó una especie de calopterígido y tres morfoespecies de coenagrionidos.

Se efectuaron 4 muestreos en los que se observó el comportamiento agresivo de los machos (se utilizaron binóculos 7x35), y 4 muestreos a los que se les aplicó dos tratamientos diferentes. Se hicieron dos muestreos con una carnada de *Hetaerina americana* amarrada a una caña de bambú con un hilo blanco la cual se movía para que volara y le acercaba a cualquier individuo a lo largo del transecto para observar la agresividad de éste y dos muestreos con *Argia sp1*. como carnada. Se utilizaron estas dos carnadas por ser las especies más abundantes.

El hábitat fue dividido en tres estratos: 0-1 m., 1-2 m., y 2-3 m. El tipo de percha utilizada por las libélulas se separó en hojas de *F. strobilifera*, *Piper sp*, *Heliconia sp* y ramas secas (1-2 cm de diámetro). También se clasificó la incidencia de la luz en las categorías de sol y sombra, y la hora en que se observó cada interacción.

El comportamiento agresivo se definió de la siguiente forma: ataques, cuando el zigóptero hacía movimientos de advertencia abriendo parcialmente sus alas desde su percha (Eberhard, 1985), y cuando efectuaba vuelos directos y circulares hacia el intruso (Corbert, 1980), y no ataques cuando la libélula no respondía a la presencia de otro individuo. También se observó si el individuo que era atacado se desplazaba o no. En los muestreos con carnada se registró si la libélula que era expuesta al tratamiento atacaba o no, y si después de atacar huía o no.

El uso de perchas, estratos e incidencia de luz por las libélulas fue analizado con el índice de amplitud de nicho (J). También se utilizó el índice de traslape de nicho de Schoener (1970) para obtener la proporción en que cada par de especies compartió estos recursos.

Se calculó una prueba G para analizar si había alguna especie más agresiva tanto en los muestreos por observación como con carnada, y otra para determinar si el desplazamiento era semejante para todas las especies. Se hizo otra prueba G para determinar si las libélulas huían más con una carnada que con la otra y un Chi-cuadrado para determinar si había diferencias en el comportamiento agresivo según hora. Para efectuar estos últimos análisis se agrupó a *Argia sp 2* y *Acanthagrion sp* en la categoría de "otras especies" por presentar una cantidad muy baja de observaciones.

RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 125 observaciones, 56 pertenecientes a interacciones agresivas entre las diferentes especies y 69 de tratamientos con las dos carnadas utilizadas. La especie con mayor abundancia fue *Hetaerina americana*, seguida por *Argia sp 1*. Las dos especies restantes *Argia sp 2* y *Acanthagrion sp* fueron menos comunes (Cuadro 1, 2 y 3).

H. americana ($J=0.659$) y *Argia sp 1* ($J=0.659$) se observaron principalmente a una altura de 0 a 1 m. de la quebrada (Cuadro 1 y 4). Estas dos especies utilizaron ampliamente las perchas ($J=0.81$ y $J=0.873$ respectivamente, Cuadro 2 y 4). *Argia sp 2* ($J=0.00$) se ubicó solamente en hojas de Heliconia y *Acanthagrion sp* ($J=0.40$) en su mayoría fue encontrada en ramas secas (Cuadro 2 y 4).

Respecto a la incidencia de luz, todas las especies prefirieron áreas soleadas, y tanto *Argia sp 1* ($J=0.00$) como *Acanthagrion sp* ($J=0.00$) utilizaron exclusivamente este recurso (Cuadro 3 y 4). *H. americana* presentó un alto traslape según estrato utilizado tanto con *Argia sp 1* como con *Argia sp 2* (Cuadro 5). Las dos especies de este género a su vez también presentaron un valor de traslape elevado (Cuadro 5).

Acanthagrion sp obtuvo la menor coincidencia en el uso de estratos y substratos con el resto de especies (Cuadro 5). En la utilización de perchas solamente *H. americana* y *Argia sp 1* coincidieron, el resto de valores de traslape fue bajo (Cuadro 5). La mayor semejanza entre las especies se obtuvo en el uso de áreas soleadas (Cuadro 5).

De las interacciones observadas, el 84% de las libélulas atacaron para defender su territorio (47 ataques). Sin embargo, no se obtuvieron diferencias significativas respecto al grado de agresividad en las diferentes especies ($X^2=6.71$, g.l. = 4, $p=0.15$), y sí hubo diferencias significativas respecto a la efectividad de ataque en que los machos desplazaban a otro individuo por parte de las especies ($X^2=11.55$, g.l.= 4, $p=0.021$) (Fig. 1). En los tratamientos con carnada aplicados, los individuos atacaron menos (61%), y no se presentó una especie más agresiva que las demás ($X^2=4.78$, g.l.=2, $p=0.092$). Tampoco hubo diferencia en las huidas según carnada. ($X^2=0.43$, g.l.=2, $p=0.81$).

Se observa un mayor número de ataques a lo largo de la mañana que de machos que no pelean (Fig. 2), sin embargo no hay diferencias significativas en el comportamiento agresivo conforme aumentan las horas ($X^2=4.95$ g.l.=4, $p=0.29$).

DISCUSIÓN

Las cuatro especies se ubicaron principalmente a una altura de 0 a 1 m., mientras que no mostraron predilección en el uso de perchas. Esta localización a baja altura se podría relacionar con actividades reproductivas (Bick y Bick, 1965). Según Rojas (1985), los machos territoriales se perchan en sitios cerca del nivel del agua. Del total de interacciones entre machos observadas, la cantidad de ataques y desplazamientos fue alta por lo que la mayoría de estos odonatos serían machos dominantes defendiendo un territorio.

Los individuos usaron ampliamente las perchas a lo largo de la quebrada. En este caso, la percha en sí no sería tan relevante, sino su ubicación respecto al agua, a otros individuos y a sitios ventajosos para interceptar hembras (Bick y Bick, 1965). Otro factor determinante en la repartición de los individuos es la distribución de esta vegetación a los lados de la quebrada.

Todas las especies prefirieron sitios expuestos al sol, siendo este el factor principal en la distribución de los individuos, más que cualquier otro recurso. Según Corbet (1962), las libélulas son insectos con una gran dependencia de la luz solar. La intensidad luminica y la hora del día fueron determinantes en la actividad de los odonatos (Lutz y Pittman, 1970), bajando la actividad considerablemente en condiciones de menos sol. En los días de muestreo en la quebrada Cañaza, la incidencia de luz no fue constante a lo largo de las mañanas debido la presencia de nubes y lluvia pero se observó una tendencia por parte de los individuos a una mayor actividad cuando se encontraban en un sitio expuesto al sol.

Tanto *H. americana* como *Argia sp 1*, las especies más abundantes, atacaron y fueron atacadas en mayor cantidad. La naturaleza de agresividad varía en las diferentes especies (Corbet, 1980) y según Bick y Bick (1965), un factor determinante en la agresividad de una libélula es la cantidad total de machos en un sitio específico. Los costos y beneficios de defender un área dependen de la cantidad de individuos que han establecido un territorio específico y cuanto esfuerzo podrían invertir otros individuos en desplazar al macho dominante (Baker, 1983).

En el caso de los individuos a los que se les aplicó los tratamientos con carnada, la cantidad de ataques fue menor. Es importante recalcar que se le aplicó el tratamiento a todos los zigópteros que se encontraron en el transecto. Estos machos fueron expuestos a una interacción no natural, y fueron obligados a interactuar con otro individuo. Es posible que algunos de estos machos fueran satélites ya que se desplazaron en lugar de defender un territorio, sus sitios de percha no eran constantes y se ubicaban a una mayor altura, comportamiento que coincide con el descrito por Rojas (1985) para satélites. Una menor cantidad del total de individuos se comportaron de forma agresiva lo que indica que el número de individuos con territorios puede ser un bajo porcentaje de la población total de machos.

Tanto Jacobs (1955) como Lutz y Pittman (1969) mencionan que las interacciones agresivas intraspecíficas son mucho más comunes que las interespecíficas. Las interacciones agresivas se presentaron en mayor cantidad entre machos de una misma especie por lo que se podría esperar que si la competencia entre diferentes especies es reducida, estas especies pueden tener una mayor amplitud de nicho (Smith, 1985). No se observa una segregación de nicho en el caso de *H. americana* y las dos especies de *Argia*, sólo *Acanthagrion sp* parece ser más específica en el uso de recursos. Este traslape extensivo de nicho podría indicar que existe poca competencia y que los recursos son abundantes (Smith, 1985).

Acanthagrion sp al ser más pequeña que las demás y mucho menos abundante parece ser una especie más débil que las demás. Al ser más especialista, esta libélula podría evitar competencia directa con las demás especies (Smith, 1985). *Argia sp 1* y *Argia sp 2* presentan un alto traslape al percharse a una baja altura y exclusivamente en áreas expuestas al sol. Sin embargo, la primera especie es muy abundante en comparación a *Argia sp2* y dada esta diferencia en la cantidad de individuos la competencia no sería muy intensa.

Según Corbet (1962) el contacto físico como forma de ataque es un tipo de comportamiento territorial ineficiente ya que una cantidad considerable de energía es utilizada en encuentros entre diferentes especies y los individuos pueden sufrir daños físicos y hasta morir. Johnson (1963) sugiere que dentro de las posibles funciones del territorialismo es reducir interferencia con actividades de cortejo y reproducción, y disminuir el tiempo utilizado en interacciones agresivas. La forma en que los machos interactúan entre sí se relaciona de forma muy cercana con su habilidad de reconocer las especies y sexo de otras libélulas. Los patrones distintivos de los machos podrían tener un valor adaptativo en permitir que los individuos reconozcan machos de su propia especie y así reducir interacciones interespecíficas innecesarias (Corbet, 1962).

BIBLIOGRAFÍA

- Baker, R.R. 1983. Insect territoriality. Annual Review of Entomology. 28: 65-89
- Bick, G.H y J.C. Bick. 1965 Demography and behavior of the damselfly, *Argia apicalis* (say), (Odonata: Coenagrionidae) Ecology, Vol. 46, N. 4: 461-472
- Corbet, P. 1962. A biology of dragonflies. H. F. & G. Witherby LTD. 247 p.
- Corbet, P. 1980. Biology of Odonata. Annual Review of Entomology. 25: 189-217
- Eberhard, W.G. 1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Selys (Calopterygidae). Odonatologica 15(1): 51-60
- Jacobs, M.E. 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. Ecology, Vol. 36, N. 4: 566-586
- Johnson, C. 1963. The evolution of territorialism in the Odonata. Evolution 18:89-92
- Lutz P.E. y A.R. Pittman. 1969. Some ecological factors influencing a community of adult Odonata. Ecology, Vol. 51, N. 2: 279-284
- McCafferty, W.P. 1981. The fishermen's and ecologists' illustrated guide to insects and their relatives. Jones & Bartlett Publishers. 448 p.
- Paulson, D.R. 1982. Odonata. En Hurlbert, S.H. y Villalobos- Figueroa, S (Ed.). Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies. 529 p.
- Rojas, E. 1985. Efecto de la edad y tamaño reproductivo (la capacidad de tener un territorio en un "lek"), en los machos de la libélula *Hetaerina fuscoguttata* (Odonata: Calopterygidae) Tesis Universidad de Costa Rica. 48 p.
- Schoener, T. W. 1970. Non- synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology 51: 408-418
- Smith, R W. 1985. Elements of Ecology. Harper & Row Publishers, New York. 677 p.

Cuadro 1. Individuos de cada especie de zigópteros observados según estrato utilizado en la Quebrada Cañaza, Golfito

Especie	0-1 m.	1-2 m.	2-3 m.	Total
<i>H. americana</i>	20	5	2	27
<i>Argia sp 1</i>	16	4	2	22
<i>Argia sp 2</i>	3	1	0	4
<i>Acanthagrion sp</i>	1	2	0	3

Cuadro 2. Individuos de cada especie de zigópteros observados según percha utilizada en la Quebrada Cañaza, Golfito

Especie	Hoja Flamingea	Hoja Heliconia	Hoja Piper	Rama seca	Total
<i>H. americana</i>	8	3	10	6	27
<i>Argia sp 1</i>	10	2	5	2	22
<i>Argia sp 2</i>	0	4	0	0	4
<i>Acanthagrion</i>	1	0	0	2	3

Cuadro 3. Individuos de cada especie de zigópteros observados en sol y sombra, Quebrada Cañaza, Golfito

Especie	Sol	Sombra	Total
<i>H. americana</i>	24	3	27
<i>Argia sp 1</i>	22	0	22
<i>Argia sp 2</i>	2	2	4
<i>Acanthagrion</i>	3	0	3

Cuadro 4. Amplitud de nicho (en porcentaje) para cada especie según el uso de percha, estrato e incidencia de luz.

Especie	Estrato	Percha	Incidencia luz
<i>H. americana</i>	65,9%	81%	21,5%
<i>Argia sp 1</i>	65,9%	87,3%	0%
<i>Argia sp 2</i>	51,1%	0%	43%
<i>Acanthagrion</i>	57,7%	40%	0%

Cuadro 5. Valores de traslape de nicho para cada especie de libélula según el uso de estrato, percha, e incidencia de luz

	<i>H. americana</i>			<i>Argia sp 1</i>			<i>Argia sp 2</i>			<i>Acanthagrion sp</i>		
	E	P	L	E	P	L	E	P	L	E	P	L
<i>H.a</i>	1											
<i>A sp 1</i>	0.98	0.71	0.89	1								
<i>A sp 2</i>	0.93	0.11	0.61	0.91	0.09	0,5	1					
<i>Ac sp</i>	0.52	0.52	0.89	0.51	0.42	1	0.58	0	0.5	1		

E=Estrato
 P=Percha
 L=Incidencia de luz

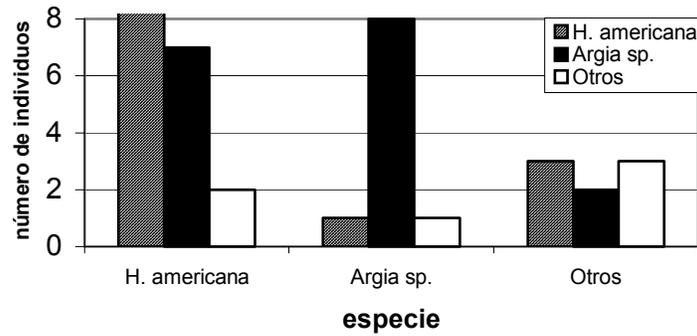


Fig 1. Cantidad de ataques exitosos inter e intraspecíficos en machos de Zygoptera, Quebrada Cañaza, Golfito.

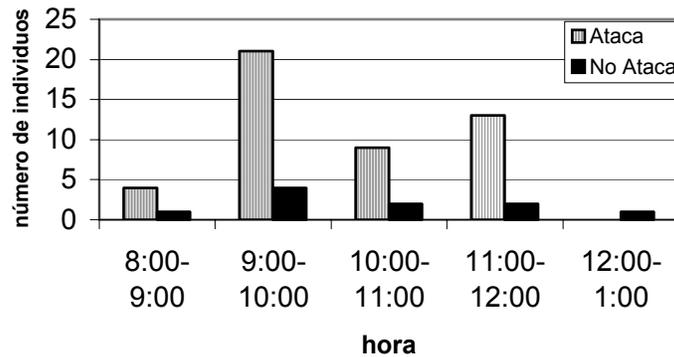


Fig 2. Comportamiento agresivo de machos de las especies de Zygoptera por hora, Quebrada La Cañaza, Golfito

Comportamiento agresivo en machos de *Gonatodes albogularis* (Sauria: Gekkonidae) ante la presencia de modelos

Marco V. Retana

La mayoría de lagartijas realizan un sinnúmero de despliegues que incluyen estados de alerta, variedad de movimientos corporales, aumentos de papada, ataques, persecuciones y conductas agresivas que están relacionadas con periodos de apareamiento y recursos disponibles (Galán, 1995). La selección natural debe favorecer un nivel particular de agresión entre organismos conespecíficos del mismo sexo dentro de una población. La agresión está cercanamente relacionada a la habilidad de competir por parejas, comida, espacio u otros recursos. Un animal que no es lo suficientemente agresivo puede perder en la competencia por recursos. Un animal que es muy agresivo, sin embargo, puede no gastar suficiente energía en recolección de alimentos, apareamientos, evasión de depredadores u otras actividades adaptativas, y va a estar en desventaja relativa ante un macho menos agresivo. El nivel de agresión que es la más adaptativa debe estar relacionada con muchos caracteres como la densidad de la población, sobrevivencia, tasa sexual, suplemento de alimento, características físicas del ambiente, y posiblemente dimorfismo sexual (Vinegar, 1975). En un despliegue agresivo típico, las lagartijas presentan un aspecto lateral más grande a su oponente. Por ejemplo en *Anolis* se a observado que los machos tienden a huir de un antagonista de mayor tamaño, mientras que los que enfrentan los despliegues van a incitar una agresión a menudo contra el oponente (Stamps, 1977). Los despliegues de agresividad en animales a menudo son vistos como el resultado de tendencias en conflicto de pelea y agresión (Echelle, Echelle y Fitch, 1971).

Las lagartijas son los vertebrados más comunes de un área, probablemente, parte de su éxito se deba a que en muchos hábitats son los depredadores terrestres y arbóreos más eficientes (Scott y Limerick, 1991). Según Fitch (1982) en Costa Rica hay una gran población de lagartijas, una de estas es *Gonatodes albogularis*, la cual es una lagartija diurna, que habita superficies verticales grandes (troncos de árbol, edificios, etc.) con grietas, las cuales son utilizadas por los machos para protegerse y para ovoposición de las hembras (Sexton y Turner, 1971, Laurie, 1997). La época reproductiva se da entre septiembre-octubre mientras que en diciembre-abril, época seca se da una disminución muy marcada. El tamaño poblacional de esta especie varía entre 32-43 mm (Sexton y Turner, 1971 y Fitch, 1982). Existe un marcado dimorfismo, donde los machos son de cuerpo color negro con cabeza color naranja y punta de la cola blanca, mientras que las hembras son de color café con pequeñas líneas discontinuas oscuras en el cuerpo (Taylor, 1956).

El principal objetivo del presente trabajo es obtener una aproximación al conocimiento del comportamiento agresivo y otros despliegues que se manifiestan en *Gonatodes albogularis* producto de la provocación por medio de modelos.

MÉTODOS

El estudio se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, entre el 17 de enero y el 3 de febrero de 1999 en el Naranjal. Se trabajó con machos de *Gonatodes albogularis* en 6 árboles de *Ficus* que están al lado del camino que conduce al Naranjal. Se utilizaron 8 distintos modelos de plastilina, 6 con un promedio de 42mm (cabeza-ano), uno de 28 mm y otro de 75 mm, además variaciones en su coloración (Cuadro 1). Cada modelo se acercaba al macho entre 20-30cm usando un alambre rígido de 80cm de largo, ya que según Talbot (1979) se da un efecto mínimo distante que opera en encuentros individuo-individuo; donde congéneres responden ante el otro solo a corta distancia (7-25 cm). Cada tratamiento se aplicó a 18 o 22 machos. Se observaron una serie de movimientos de despliegues en estos machos como fueron: levantamiento curvo del cuerpo sobre sus cuatro extremidades a manera de impresionar; aumento de la parte gular; movimiento lado a lado de la cola; lento caminar paralelo en aparente círculo respecto al modelo y un movimiento de la cabeza de arriba hacia abajo rápidamente. Se anotaron despliegues, ataques, persecuciones en respuesta a los modelos. Los datos fueron analizados con prueba G o chi-cuadrados para validar los modelos.

RESULTADOS

Se encontró diferencias de respuesta hacia la coloración de la cabeza de los modelos, donde hubo muy poco ensanchamiento de la parte gular; caminado lento; levantamiento del cuerpo y búsqueda del intruso por parte de los machos residentes contra el modelo color cabeza negra y punta cola blanca, mientras que para los modelos color cabeza naranja con punta cola blanca y cabeza naranja con punta cola negra hubo mucho más respuestas agresivas, de ataques y persecuciones ($G=16.333$, $gl=6$, $p=0.012$)(Fig. 1). La manera de determinar a los intrusos se dio por medio de la observación (movimiento de la cabeza hacia donde estaba el modelo) por parte de los machos residentes. Hubo una mayor tendencia de despliegues hacia los modelos de color cabeza naranja.

Hubo diferencias ante las diferencias de tamaño del intruso (modelo), donde tanto para el modelo de tamaño normal(43 mm) como el de menor tamaño(28 mm), los machos residentes respondieron con un aumento notorio de la parte gular, al igual que un levantamiento de cuerpo y caminado hacia el intruso, mientras que con el modelo de gran tamaño (75 mm) hubo nula respuesta de ataque y persecución pero sí una total observación del intruso y manifestaciones de despliegues ante este ($G=13.083$, $gl=6$, $p=0.042$)(Fig. 2).

Cuadro 1. Características de los modelos presentados a machos de *Gonatodes albogularis*.

Tratamiento	Modelo	Tamaño(mm)
1	♂ cabeza naranja y punta cola blanca	43
2	♂ cabeza naranja y punta cola negra	42
3	♂ cabeza negra y punta cola blanca	42
4	♂ cabeza naranja y punta cola blanca	28
5	♂ cabeza naranja y punta cola blanca	75
6	♂ cabeza-parte gular naranja-punta cola blanca	43
7	Individuo todo color blanco	41
8	Individuo todo color negro	42

Se encontró diferencias respecto a la coloración total del cuerpo, donde el modelo de color normal (cabeza naranja, cuerpo negro y punta cola blanca) recibió tanto ataques como persecuciones además de despliegues, mientras que el modelo de color totalmente blanco, fue observado por los machos residentes, y también recibió moderadamente despliegues de advertencia (Echelle, Echelle y Fitch, 1971) ($G=9.121$, $gl=3$, $p=0.028$) (Fig. 3). El modelo de color totalmente negro se descarto por no obtener respuesta por parte de los machos residentes.

Se encontraron diferencias cuando se utilizó el modelo de coloración normal con la parte gular ensanchada, donde varios machos residentes atacaron al intruso, además del levantamiento de cuerpo, caminado lento dirigido hacia el intruso con la zona gular aumentada. Con respecto al modelo normal, este recibió menos ataques y despliegues ($G=8.463$, $gl=3$, $p=0.037$)(Fig. 4).

Respecto al comportamiento específico del despliegue de papada completa, media y nada ante todos los modelos, se observó lo siguiente: Dominó la papada completa hacia los modelos con cabeza naranja y diferente color de punta de cola; el de mayor tamaño, y el que presentaba la garganta ensanchada, aunque también hubo despliegues medios y carencia de ellos. Con el modelo de cabeza negra y punta de cola blanca el 91% de los individuos no mostraron despliegue alguno. La ocurrencia de los tres tipos fue similar ante el modelo de cabeza naranja y punta de cola blanca. Con el individuo de color blanco no se observó individuos con despliegue completo de papada, pero sí despliegues medios y no despliegues en porcentajes similares ($\chi^2=87.433$, $gl=12$, $p<0.001$) (Fig. 5).

DISCUSIÓN

La interacción social entre machos es de naturaleza territorial, la agresividad del macho esta dirigida contra adultos y subadultos y frecuentemente individuos inmaduros. Cuando hay acercamiento de machos, se da una serie de despliegues recíprocos repetitivos entre machos, aunque tratan de mantener su propio territorio (Andrews, 1971). Machos subadultos o inmaduros dentro o cerca de los límites territoriales de un macho establecido son físicamente atacados y perseguidos fuera de su territorio.

En los machos adultos de *G. albogularis* se observó que estas lagartijas son territoriales como así lo han sugerido otros autores en estudios efectuados a varias lagartijas en el trópico (Galán, 1995, Stamps, 1977, Fitch, 1982, James, 1979), muy posiblemente debido a que la defensa del territorio es una actividad extremadamente importante, porque los machos pueden maximizar su potencial reproductivo al mantener derechos exclusivos de apareamiento con hembras incluidas en sus territorios. Una gran proporción del tiempo y presuntamente energía, de los machos es gastada interactuando con otros machos (Andrews, 1971, y Parmelee y Guyer, 1995).

La determinación por parte de los machos residentes hacia los modelos aplicados puede deberse al constante estado de alerta que mantienen, ya sea por la presencia de otros machos; relaciones interespecíficas con otras especies de lagartijas o la presencia de depredadores potenciales como podría ser la serpiente *Oxibelis aeneus*, una de las cuales fue localizada en la base de las raíces de uno de los *Ficus* muestreados cazando lagartijas que representan su principal dieta

(Scott, 1991). Cabe mencionar que un alto porcentaje de machos se encontraban a una altura mayor de 2m, por lo que la mayoría observo al "posible intruso" por lo que en perchas altas hacen que los despliegues de advertencia sean más marcados, son sitios para vigilar y observar mejor otros machos y parece darle al individuo una ventaja en interacciones agonísticas. Los machos muestran más resistencia de ser cambiados a perchas menores, presuntamente por interacciones sociales (Andrews, 1971).

Los modelos de cabeza naranja con punta cola blanca y cabeza naranja punta cola negra presentados ante los machos recibieron una alta respuesta de despliegue, no así el modelo de cabeza negra y punta de la cola blanca, al igual que el modelo totalmente negro, el cual se descartó en la práctica del trabajo por su nula respuesta ante 7 machos de *G. albogularis*. Basado en el marcado dimorfismo en la coloración presente en esta especie, podría pensarse en que la coloración llamativa de los machos (cabeza color naranjada y punta de cola blanca) estuviera influyendo en los despliegues obtenidos, ya que según Galán (1995) la coloración corporal tiene una amplia significación social en los vertebrados, siendo de gran importancia en los comportamientos sexuales, agresivos y parentales. Las coloraciones en los machos de saurios están asociados al crecimiento, maduración y los períodos estacionales de reproducción (Cooper y Burns, 1987). En los machos, el grado de agresión se correlaciona positivamente con el grado de dicromatismo sexual (Vinegar, 1975), también un mayor grado en un despliegue agresivo entre machos esta correlacionado con un mayor territorio (Echelle, Echelle y Fitch, 1971).

Despliegues de balanceo de la cabeza juegan un papel importante en el comportamiento social. Los despliegues codifican identidad de especies y posiblemente identidad individual. La naturaleza conspicua de los despliegues de balanceo de cabeza es aumentado por el color intensificado de los machos territoriales y por la selección de despliegue altamente visibles. La estructura de un despliegue representa la forma óptima de transmitir tipos particulares de información en un ambiente en particular (Dugan, 1982).

Despliegues de "lagartijas" o movimientos sencillos de la cabeza sin estar la lagartija en posición de desafío es realizado por ambos sexos ya sea en presencia o ausencia de otras lagartijas. Estos movimientos sencillos y "lagartijas" son consideradas como despliegues agresivos de baja intensidad (Vinegar, 1975). Despliegues de un macho dominante a menudo incitan respuestas de pelea (agachándose o un comportamiento de escape) en más de uno de los subordinados. Es posible que los despliegues agresivos puedan servir como funciones de advertencia en sentido general, ya sea dirigido hacia un individuo en particular o hechos en respuesta a una situación ambiental general (Echelle, Echelle y Fitch, 1971).

Cuando un macho se encuentra con otro macho, usualmente uno de los machos comprime sus lados lateralmente y extiende su papada. Un macho en esta postura de "desafío" a menudo va a realizar "lagartijas" o se mueve alrededor del otro macho orientando su eje corporal paralelamente al del otro macho pero en sentido contrario (Galán, 1995). A veces, las peleas involucran mordidas (Vinegar, 1975). Morder al enemigo y mantener la mordida se considera como la acción más agresiva en las peleas donde mantener la mordida va acompañado de despliegues de desafío (Vinegar, 1975). En la mayoría de los casos, la defensa territorial ocurre entre un macho residente y machos más pequeños y jóvenes. El tamaño y grado de agresividad influencia, en parte, encuentros exitosos (Talbot, 1979). Machos pequeños o subadultos son rara vez asociados a hembras y mantienen territorios mucho menores que los machos adultos. (Andrews, 1971).

Diferencias en agresión entre machos puede estar relacionado a la densidad de individuos, aunque en este estudio no se midió este factor. Densidades altas van a rendir peleas violentas o constantes, menos adaptativas que en densidades bajas. Si un macho gasta mucho tiempo y energía peleando contra cada macho que se encuentre, entonces en altas densidades va a encontrarse con más lagartijas y gastar más energía en pelear, lo cual va a dejarle menos tiempo y energía disponible para recolección de alimento, apareamientos y cualquier otra actividad, entonces se podría justificar el resultado observado de poco ataque y persecución en todos los modelos aplicados. Más aún, si un macho residente lucha violentamente cada vez que se encuentra con otro macho, este podría correr más riesgo de salir herido. Los despliegues son ventajosos en conservar energía. Las peleas graduales van a surgir como respuesta a ser herido, o cuando se va a ganar más al continuar la pelea que por conservar energía. Un macho va a tener más que ganar al pelear contra un intruso persistente que por abandonar su sitio o compartirlo con su competidor. Los encuentros sugieren que la selección favorece la retirada en los intrusos por el alto potencial de agresión de los residentes (Vinegar, 1975). Podría predecirse que el aumento de ataque que se observó ante el modelo de cabeza y garganta naranja con punta cola blanca se debió a que ese modelo provocaba una mayor impresión hacia el residente. Situaciones parecidas ocurrieron en estudios realizados con *Anolis* (Echelle, Echelle, y Fitch, 1971).

La persecución por parte de machos residentes, se podría decir que es bastante controlada, posiblemente debido al gasto desfavorable de energía que podría sufrir un individuo. La mayoría de las lagartijas no están fisiológicamente adaptadas a largos periodos de persecución ya que la respiración cambia rápidamente a la vía anaeróbica (Bennett y Licth, 1972).

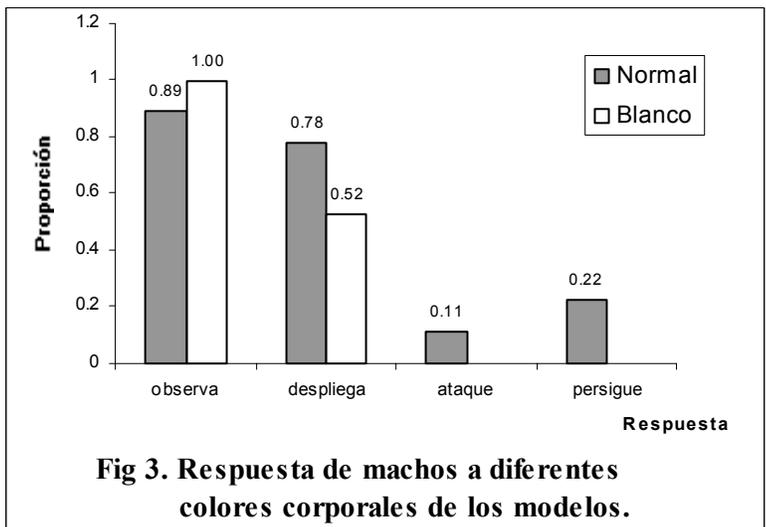
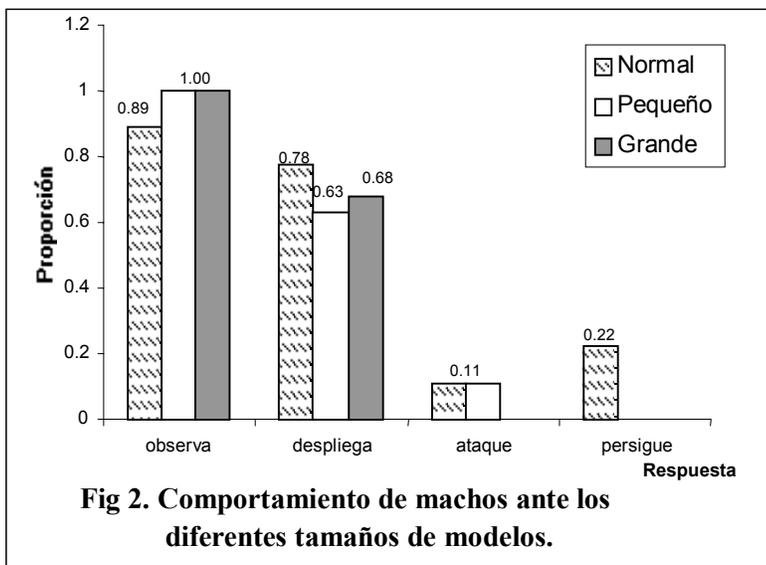
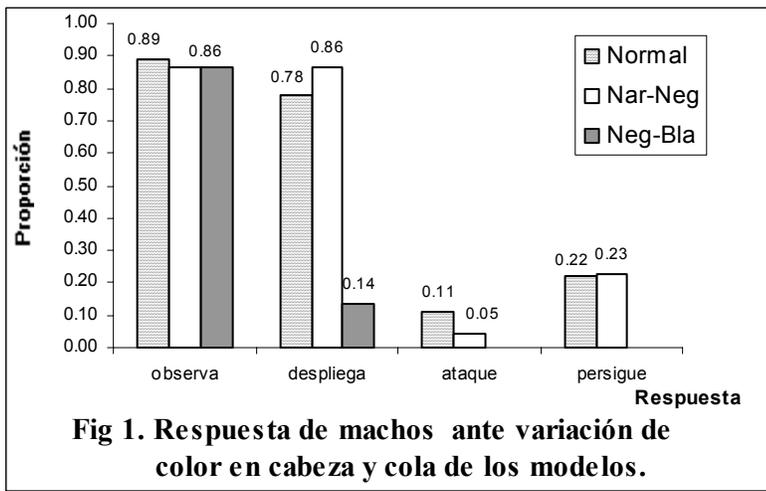
El balanceo y movimientos de papada funcionan como "despliegues de advertencia". Tales despliegues probablemente funcionan para mantener las relaciones espaciales y sociales dentro de las poblaciones locales por repulsiones mutuas entre posibles competidores y, sobre un nivel sutil, por el establecimiento de las asociaciones macho-hembra y relaciones dominancia-subordinancia (Echelle, Echelle y Fitch, 1971). Patrones motores distintos ocurren durante los despliegues agresivos en *Anolis*. Incluyen: erección de la cresta nugal y dorsal, aumento de papada, latiguelo de la cola,

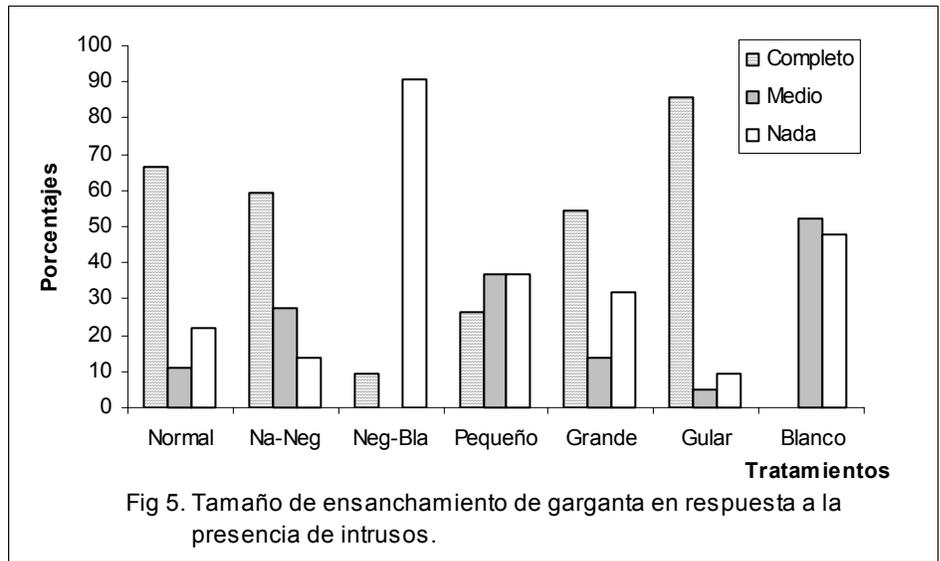
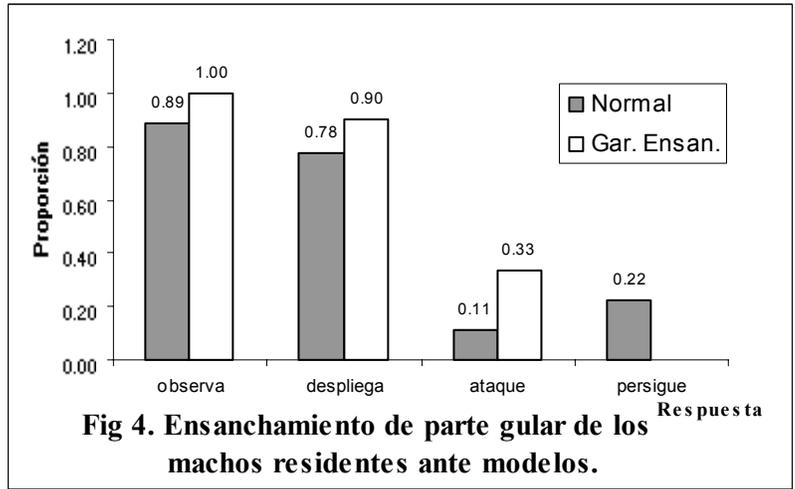
apertura de la boca, protrusión de la lengua, inflación de la región gular, empujones hacia arriba "lagartijas" y balanceo de la cabeza; estos últimos de forma simultánea (Echelle, Echelle y Fitch, 1971).

Para futuros estudios sería recomendable tratar de utilizar en el campo modelos vivos de *Gonatodes albogularis* ideándose una forma de presentarlos a los machos residentes, además de observarlos en laboratorio, para establecer muchos otros aspectos que son difíciles de medir con modelos, como por ej. Autonomía de la cola, tiempo de regeneración, cortejo y apareamiento, entre otros.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrews, R. M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* Lizard. *Ecology*. 52: 261-270.
- Bennett, A. F. y Licht, P. 1972. Anaerobic metabolism during activity lizards. *Comp. Physio*. 81: 277-288.
- Cooper, W.E. Jr. y Burns, N. 1987. Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Anim. Behav.* 35:526-532.
- Dugan, B. 1982. A field study of the headbob displays of male green iguanas (*Iguana iguana*): Variation in form and context. *Anim. Behav.* 30: 327-338.
- Echelle, A. A., Echelle, A.F. y Fitch, H.S. 1971. A comparative analysis of aggressive display in nine species of Costa Rican *Anolis*. *Herpetologica*. 27(3):271-288.
- Fitch, H. S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Museum of Natural History*. 96: 1-27
- Galán, P. 1995. Cambios estacionales de coloración y comportamiento agonístico, de cortejo y de apareamiento en el lacértido *Podarcis bocagei*. *Rev. Esp. Herp* 9: 57-75
- James, J. T. 1979. Time Budget, Niche Overlap, Inter-and Intraspecific Aggression in *Anolis humilis* and *A. limifrons* from Costa Rica. *Copeia* 3:472-481.
- Parmelee J. R. y Guyer, C. 1995. Sexual Differences in Foraging Behavior of an Anoline Lizard, *Norops humilis*. *Journal of Herpetology*. 29(4): 619-621.
- Laurie, J. V., Peter, Z., y André, M. 1997. Ecological Variation among Populations of the Gekkonid Lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon Basin. *Copeia* 1: 32-43.
- Sexton, O. J. y Turner, O. 1971. The Reproductive cycle of a neotropical Lizard. *Ecology* 52:159-164.
- Scott N. J. 1991. *Oxibelis aeneus*. En D.H. Jansen (Ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 415.
- Scott N. J. y Limerick, S. 1991. Reptiles y Anfibios. En D.H. Jansen (Ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 355-368.
- Stamps, J. A. 1977. The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* 58: 349-358.
- Talbot, J.J. 1979. Time Budget, Niche Overlap, Inter-and Intraspecific Aggression in *Anolis humilis* and *A. limifrons* from Costa Rica. *Copeia*. 3: 472-481.
- Taylor, E. H. 1956. A Review of the Lizards of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci Bult.* 38:27-31.
- Vinegar, M.B. 1975. Comparative aggression in *Sceloporus virgatus*, *S. undulatus consobrinus*, and *S. u. tristichus* (Sauria: Iguanidae). *Anim. Behav.* 23: 279-286.





Variación morfológica y acústica en el sapo *Bufo melanochloris*

Leonora Rodríguez

Las características morfológicas y acústicas de una especie o población pueden ser determinadas por factores ambientales y/o por selección natural. Los primeros poseen variaciones propias que afectan directamente el desarrollo y comportamiento de los individuos, mientras que la segunda explica la variación como una ventaja adaptativa para desarrollarse bajo esos factores ambientales. (Schwartz y Wells 1985, Leigh 1990, Bronner 1996).

De hecho, la selección sexual es una de las principales causas de las diferencias entre individuos, poblaciones y especies. El éxito reproductivo puede ser afectado por selección intrasexual (competencia entre machos) y por selección intersexual (elección por hembras). (Shy 1985, Grafe 1997)

En muchos caracteres sexuales secundarios que tienen las funciones de elección de pareja y competencia puede ocurrir alometría positiva, que es cuando el beneficio de desarrollar un carácter grande aumenta más rápido que el beneficio de desarrollar un cuerpo grande. Conforme los animales crecen invierten recursos en el cuerpo y las estructuras de modo que animales grandes tienen caracteres más grandes, y esto aumenta su éxito de reproducción. Este fenómeno se ha reportado para varios vertebrados. (Alatalo et al. 1988, Petrie 1988, 1992, Green 1992)

Los cantos de anuros poseen propiedades acústicas especie- e individuo-específicas y proveen información sobre sexo, estado reproductivo y ubicación. De esta forma, también sirven para atraer pareja y advertir territorios, por lo que reciben influencia de la selección sexual. Se cree que las propiedades acústicas están relacionadas al tamaño del cuerpo. Sin embargo, pocas veces se han realizado estudios de vocalizaciones sobre diferencias intraespecíficas. (Shy 1985, Duellman & Trueb 1986, Gerhardt & Watson 1995, Stebbins & Cohen 1995, Grafe 1997)

Algunos autores también han reportado variación morfométrica y acústica en muchas especies de animales entre poblaciones separadas por barreras geográficas y físicas como ríos, mares, islas, fragmentos de tierra, altitud, temperatura y otras (Bronner 1996, Ledig et al. 1997, Driscoll 1998, Ford 1998, Toda et al. 1998).

Bufo melanochloris es una especie muy poco estudiada. Sin embargo, se sabe que, al igual que otras especies del mismo género, emite un canto de una serie de notas con propiedades acústicas idénticas resultando en un trino (Duellman y Trueb 1986). Además, se reproduce en cuerpos ilimitados de agua y los machos cantan desde o cerca de ella (Scott y Limerick 1991).

El objetivo de este trabajo es estudiar la variación morfológica y acústica de machos en edad reproductiva del sapo *B. melanochloris* en Golfito, Puntarenas. Se pretende determinar cuatro aspectos: 1- la variación en el ámbito poblacional entre tres ríos aislados por barreras geográficas; 2- la variación en el ámbito individual entre todos los machos observados; 3- si existe alometría en los caracteres morfológicos de todos los individuos; 4- si la variación acústica individual está relacionada con el tamaño del cuerpo y, por ende, si es afectada por selección sexual.

MÉTODOS

Golfito es una zona con mucha variación en hábitats: presenta gran cantidad de ríos, montañas de pendiente muy fuerte y el mar muy cerca de ellas (Wolff et al. 1996). Los ríos de este estudio varían entre sí en el ambiente que los rodea: el río La Gamba se encuentra inserto dentro de bosque primario y aparenta estar bastante limpio; La Cañaza pasa por una parte de bosque pero luego bordea barrios de los cuales baja mucha contaminación; La Purruja bordea barrios de la zona y está también muy contaminado. Los tres están aislados entre sí por medio de carreteras y/o montañas.

El trabajo se realizó del 18 al 20 y del 25 al 27 de enero y del 1° al 3 de febrero de 1999 en Golfito, Puntarenas. Se hicieron las tomas de datos entre las 1800 y las 2330 horas. Se muestrearon machos en edad reproductiva de *B. melanochloris* en los tres ríos acabados de mencionar.

De cada individuo se tomaron cuatro medidas de la cabeza, dos de las extremidades y una del cuerpo total: longitud hocico ano (LHA), distancia entre el borde de los párpados (vistos desde la parte superior) (P-P), distancia entre crestas craneales (vistas desde la parte superior) (C-C), tamaño del dedo I de la mano derecha (desde la punta hasta donde aparece el primer tubérculo plantar) (D1), tamaño de la pata derecha (desde la punta del dedo IV hasta la ingule) (P-D4), tamaño de la parótida (en la dirección donde se ve más alargada) (PAR) y tamaño del tímpano (en dirección vertical) (TIMP). Todas las medidas se tomaron con una regla metálica hasta el 0.5 mm más cercano. Los individuos se marcaron colocando un hilo alrededor del abdomen.

Cuando fue posible se hicieron grabaciones del canto de avisamiento, los cuales se analizaron con el programa Avisoft. Se obtuvieron tres caracteres acústicos espectrales y tres temporales: frecuencia relativa (FREL) (hertz), frecuencia máxima (FMAX) (hertz), frecuencia mínima (FMIN) (hertz), duración de una nota (NOTA) (segundos), duración de un pulso (PULS) (segundos) e intervalo entre notas (INTER) (segundos).

Análisis estadístico: Se dan los promedios +/- el error estándar. Se utilizó la prueba Kruskal-Wallis para comparar cada carácter morfológico y acústico entre los tres ríos y para comparar los parámetros acústicos entre los individuos totales grabados. Se aplicó la prueba de correlación de rangos de Spearman para ver si existe una relación de dependencia entre la longitud hocico ano y cada carácter morfológico y acústico, y las pendientes se estimaron con la prueba de Regresión lineal aplicada a los datos transformados con logaritmo de base 10.

RESULTADOS

En total se capturaron 98 individuos en los tres ríos y se grabaron 25: 42 medidos y 12 grabados de La Cañaza, 31 medidos y 11 grabados de La Gamba, 25 medidos y dos grabados de La Purruja. Visualmente se encontró que los individuos de La Gamba presentan un color amarillo o café oscuro liso en el dorso. Los de La Cañaza presentan variación desde amarillo y café liso hasta patrones de manchas en las ancas. Mientras tanto, los de La Purruja muestran solo color café oscuro liso. Por su parte, la estructura del canto producido por todos los individuos se asemeja al descrito por Duellman y Trueb (1986) para el canto de avisamiento del género *Bufo*: una serie de notas continuas muy semejantes (Figura 1).

En cuanto a todas las medidas corporales entre ríos, los de La Purruja son los más pequeños. La Cañaza y La Gamba se alternan los diversos aspectos en cuanto a mayor tamaño. Estas diferencias entre ríos son significativas en todas las características excepto en la distancia entre crestas craneales y el tamaño del dedo I. (Cuadro 1).

Los caracteres acústicos de mayor magnitud los presentan los grupos de La Gamba y La Purruja. La Cañaza cuenta con todos los parámetros de menor valor. Sin embargo, los únicos parámetros que prueban ser significativamente diferentes entre los tres ríos son las frecuencias relativa y máxima. (Cuadro 2)

En el cuadro 3 se presentan los promedios y los errores estándar de los parámetros del canto por individuo, sin hacer la separación por ríos. Las probabilidades de las pruebas Kruskal-Wallis indican que entre los machos de *B. melanochloris* existen diferencias significativas en todos los factores.

Cuadro 1. Caracteres morfológicos (mm) de los machos de *Bufo melanochloris* en los ríos La Cañaza, La Gamba y La Purruja. Andeva no paramétrico Kruskal-Wallis para comparar los tres ríos.

Carácter	La Cañaza		La Gamba		La Purruja		Kruskal-Wallis		
	Promedio	EE	Promedio	EE	Promedio	EE	H	**	P
LHA	*62.04	1.00	60.36	1.06	55.40	0.60	18.63		0.0001
P-P	*18.89	0.23	18.29	0.33	17.06	0.18	24.22		<0.0001
C-C	7.63	0.10	*7.72	0.14	7.34	0.14	4.06		0.1313
D1	7.38	0.12	*7.69	0.37	6.90	0.12	4.94		0.0848
P-D4	*91.11	1.17	88.68	1.14	83.94	1.07	13.63		0.0011
PAR	7.28	0.21	*7.45	0.20	6.04	0.22	18.74		0.0001
TIMP	*4.13	0.07	4.09	0.09	3.46	0.08	31.02		<0.0001

* Río con el carácter más grande ** g.l.=2/97

Utilizando la longitud hocico-ano y los promedios de los parámetros acústicos de los 25 machos del cuadro 3, se realizaron las correlaciones de Spearman y las regresiones lineales. Existen dos relaciones de dependencia inversas al tamaño y significativas: la frecuencia mínima y la duración de una nota. Esto implica que existe una tendencia para que machos grandes emitan frecuencias mínimas y notas pequeñas, lo cual se puede ver en el cuadro 3 con los valores marcados en negrita. La variación intraespecífica de los caracteres restantes no se relaciona con significancia al tamaño, aunque a simple vista parece que las otras dos frecuencias siguen ese patrón. Las regresiones lineales dan significancia a las relaciones inversas de las frecuencias mínima y relativa. (Cuadro 4)

Todos los caracteres morfológicos poseen relaciones significativas con respecto a la longitud hocico-ano. Tanto la prueba de Spearman como la de regresión lineal apoyan esto. (Cuadro 5)

DISCUSIÓN

Duellman y Trueb (1986) mencionan que el género *Bufo* presenta coloración y estructuras (protuberancias en el cuerpo) crípticas para confundirse con el substrato en el que se encuentran. Esto explica la variación en la coloración de *B.*

melanochloris. En los tres ríos el substrato a los lados del agua consiste de arena, piedras y barro, lo cual da una gradación de colores café. Los colores de estos sapos se ajustan a ese substrato para el camuflaje.

Cuadro 2. Caracteres espectrales (hz) y temporales (s) del canto de apareamiento de *Bufo melanochloris* en los ríos La Cañaza, La Gamba y La Purruja. Andeva no paramétrico Kruskall-Wallis para comparar los tres ríos. Golfito, Puntarenas.

Carácter	La Cañaza		La Gamba		La Purruja		Kruskall-Wallis	
	Promedio	EE	Promedio	EE	Promedio	EE	H	** P
FREL	1764	41	1874	23	*1891	38	6.61	0.0366
FMIN	1722	42	1808	36	*1865	40	4.40	0.1107
FMAX	1812	38	*1935	25	1914	38	6.36	0.0415
NOTA	0.0156	0.0007	*0.0165	0.0010	0.0160	0.0017	1.49	0.4736
PULS	0.0058	0.0006	0.0050	0.0004	*0.0063	0.0008	0.91	0.6330
INTER	0.0172	0.0009	*0.0247	0.0068	0.0173	0.0014	0.95	0.6209

* Río con el carácter más grande ** g.l.=2/24

Cuadro 3. Caracteres espectrales y temporales del canto de avisamiento de cada individuo de *Bufo melanochloris* y longitud hocico-año en orden ascendente. Golfito, Puntarenas.

Ind	LHA (mm)	FREL (hz)		FMAX (hz)		FMIN (hz)		NOTA (ms)		PULS (ms)		INTER (ms)	
		X +/- EE		X +/- EE		X +/- EE		X +/- EE		X +/- EE		X +/- EE	
1	°51.5	1872	14	1886	17	1864	14	*19.2	0.8	*7.8	1.9	°14.5	0.6
2	52.5	1911	42	1994	16	1883	36	*19.5	0.6	5.0	0.4	14.7	0.6
3	52.5	1729	46	1818	35	1686	55	16.6	0.2	5.4	0.7	19.0	0.3
4	54	*1964	78	1989	71	*1935	81	°13.2	1.2	5.0	0.7	18.3	1.0
5	56	*2000	77	*2051	83	*1960	67	*19.8	0.8	4.2	0.5	18.3	2.3
6	57	1765	18	1785	17	1737	31	16.4	1.3	*7.0	0.3	19.6	0.9
7	57.5	1848	64	1868	50	1797	71	15.5	1.3	6.0	0.4	19.2	1.1
8	58	1911	25	1913	25	1909	25	16.2	0.6	°3.6	0.4	17.2	0.6
9	58	1731	4	1770	10	1686	18	18.0	1.8	5.4	0.4	°13.0	1.8
10	59	1948	22	1960	22	1886	3	18.2	0.2	6.2	0.5	19.5	0.3
11	59	1924	50	1946	46	1902	45	16.3	1.6	5.2	0.6	17.3	1.0
12	59	1798	66	1841	63	1774	65	18.3	1.3	5.8	1.1	°11.3	1.7
13	60	1849	24	1903	28	1792	21	16.5	0.3	6.0	0.7	16.8	.05
14	61	1887	5	*2035	32	1774	19	°9.5	1.8	°1.5	0.3	*21.5	1.4
15	63.5	1798	48	1927	64	1728	57	15.2	0.8	5.2	0.8	16.5	0.5
16	64	1824	30	1846	52	1800	67	18.0	0.9	5.5	0.3	19.5	0.9
17	64	1817	34	1829	36	1808	33	17.5	0.3	6.0	0.4	16.8	0.2
18	64	1768	35	1838	43	1731	36	14.0	0.4	°2.5	0.3	17.3	0.2
19	65	°1645	21	°1733	105	°1576	50	17.0	0.7	5.2	0.2	17.0	0.7
20	66.5	*2035	14	*2051	16	*2014	12	14.0	0.4	5.0	0.4	19.0	0.7
21	67	1901	53	1915	55	1852	49	14.5	1.2	5.0	0.4	18.8	1.0
22	67	1710	23	1761	28	1647	34	15.6	1.2	5.4	0.4	17.0	1.3
23	68	°1639	19	°1685	28	1580	39	°8.2	2.8	*6.5	0.6	*23.0	2.6
24	69.5	°1505	57	°1544	58	°1475	63	16.4	0.7	6.0	0.3	14.6	0.5
25	*72	1809	86	1952	29	°1550	0	16.3	1.2	5.7	0.7	*20.7	1.3
KW		71.31		65.96		75.20		62.20		50.45		67.20	
g.l.		24/106		24/106		24/106		24/105		24/105		24/105	
P		<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		0.0012		<0.0001	

* Valores más altos ° Valores más bajos

Se ha reportado en muchos casos que existe un control genético sobre el canto (Duellman y Trueb 1986). Entonces, si se toma el canto como un indicador de la divergencia genética de las poblaciones, se descarta que se haya dado divergencia debido a aislamiento geográfico ya que son muy pocos (dos de seis) los factores en los que hay diferencias significativas entre los tres ríos. En otras palabras, la montaña y la carretera no deben ser barreras geográficas que impidan la dispersión de este animal y la unión de unos de estos ríos en un lugar lejano al muestreo puede facilitar esa dispersión.

Esto implica que la variación morfológica encontrada es causada posiblemente por otros factores ecológicos como depredadores y competidores y por otros factores ambientales (Wells 1979, Evans et al. 1996). Dado que los individuos de estudio incluyen solo a los machos en estado reproductivo, se va a discutir con base en el comportamiento y éxito de reproducción.

Cuadro 4. Caracteres espectrales (hz) y temporales (ms) del canto de avisamiento y tamaño (mm) de *Bufo melanochloris*. Correlaciones de Spearman entre los caracteres acústicos y la longitud hocico-ano. Pendientes de regresión lineal (valores transformados con logaritmo de base 10). Golfito, Puntarenas.

	Promedio	EE	N	R	P	b	P
LHA	61.02	1.13	25				
FREL	1824	24	25	-0.38	0.06208	-0.30	0.0431
FMAX	1874	24	25	-0.28	0.17234	-0.24	0.0902
FMIN	1774	27	25	-0.48	0.01481	-0.45	0.0061
NOTA	16.0	0.5	25	-0.43	0.03143	-0.79	0.0768
PULS	5.3	0.3	25	0.014	0.94591	-0.21	0.7814
INTER	17.6	0.5	25	0.19	0.35354	0.45	0.2000

Cuadro 5. Caracteres morfológicos (mm) de *Bufo melanochloris*. Correlaciones de Spearman entre los caracteres corporales y la longitud hocico-ano. Pendientes de regresión lineal (valores transformados con logaritmo de base 10). Golfito, Puntarenas.

	Promedio	EE	N	R	P	b	P
LHA	59.81	0.62	98				
P-P	18.24	0.17	98	0.88	<0.00001	0.75	<0.0001
C-C	7.59	0.07	98	0.64	<0.00001	0.60	<0.0001
D1	7.36	0.13	97	0.67	<0.00001	0.92	<0.0001
P-D4	88.48	0.73	97	0.87	<0.00001	0.70	<0.0001
PAR	7.02	0.14	98	0.68	<0.00001	1.34	<0.0001
TIMP	3.95	0.05	98	0.70	<0.00001	1.02	<0.0001

Contrario a La Cañaza y La Gamba, algo que se notó en La Purruja fue que no había renacuajos, la cantidad de machos activos y cantando era muy baja y no se observó ninguna hembra ni parejas en amplexo. Pero sí estaban presentes muchos *B. marinus* y *Leptodactylus pentadactylus*. Wells (1979) informó que se han visto renacuajos de *L. pentadactylus* comiendo huevos recién puestos de *Bufo*. Esto podría ser una razón a la limitada observación de *B. melanochloris*. También se dice que la actividad de canto de *B. marinus* inhibe o reduce la de *B. melanochloris* (F. Bolaños comunicación personal), lo cual explica la baja actividad de canto.

Otra posibilidad sería que la alta contaminación afecte el desarrollo de larvas y adultos, y por ende las hembras prefieren ir a otros sitios a reproducirse. Sobre esto, Evans et al. (1996) dicen que la elección del sitio de apareamiento depende de factores como la transparencia del agua, si el cuerpo de agua es temporal o permanente, la densidad de vegetación que rodea y el pH. Sin embargo, se dice que la materia fecal sirve de alimento a los renacuajos (G. Chaves comunicación personal), por lo que un sitio contaminado es un gran recurso.

Un tamaño grande se favorece por selección si las hembras se basan en ese parámetro para seleccionar a los individuos que han demostrado la adaptación de sus genomas para la sobrevivencia y la habilidad de adquirir recursos, transfiriendo así ese beneficio a su progenie (Ryan 1980, Gerhardt y Watson 1995). Además, en especies de reproducción prolongada se favorecen los machos grandes para defender sitios de oviposición y monopolizar la mayor cantidad de hembras (Wells 1979). En La Cañaza es donde se encuentran los machos con mayor longitud hocico ano y ahí fue donde se vio la mayor cantidad de amplexos. En ese mismo río se observó una pelea entre dos de los machos más grandes, implicando que éstos son los que pueden competir por un territorio y no los pequeños. En La Gamba fueron menos los

amplexos vistos y al mismo tiempo la longitud hocico ano es menor. En La Purruja puede que se favorezca un tamaño pequeño pues no hay suficientes hembras por las cuales competir y que valga la pena ser conspicuos.

En otras palabras, la disponibilidad de hembras receptivas determina la forma e intensidad de la competencia entre machos (Wells 1979). Esto puede aplicarse de dos maneras: al no encontrar hembras en La Purruja los machos no cantan ni crecen tanto pues es un esfuerzo perdido y así atraen menos depredadores (lo cual explicaría la situación vista) o los machos cantan con mayor intensidad y crecen bastante para darse a conocer con mayor facilidad y atraer alguna hembra (lo cual no explica la situación porque el canto nunca fue intenso).

Green (1992) informa que los machos pequeños pueden tener una condición fenotípica pobre por bajo éxito de forrajeo, carga de parásitos alta u otra razón. En La Purruja se encontraron varios machos con muchas garrapatas encima. Si las hembras usan el tamaño para identificar machos exitosos, se van a dar cuenta del estado de los de este río y no van a escoger reproducirse con ellos. Esto puede ser una posible razón para la ausencia de hembras y el tamaño pequeño de machos en tal río.

El aspecto del tamaño también explica las diferencias individuales encontradas, ya que se conoce que los cantos de anuros pueden llegar a presentar propiedades que distinguen individuos dentro de una misma especie (Duellman & Trueb 1986, Stebbins & Cohen 1995).

Poder discriminar entre individuos es importante para las hembras ya que se ha visto que éstas seleccionan a los machos grandes que han demostrado una mejor adaptación de sus genomas para la sobrevivencia y la habilidad de adquirir recursos; y en varias especies se ha visto que la elección de machos grandes se basa en características acústicas como frecuencias y tasas de repetición de pulsos, las cuales están correlacionadas con el tamaño y probablemente con la edad de los individuos (Ryan 1980, Gerhardt & Watson 1995).

Grafe (1997) menciona que el canto es muy caro en términos de energía y algunos caracteres están correlacionados positivamente al gasto de energía y al consumo de oxígeno; así, estos parámetros son dependientes de la condición de los individuos y pueden ser indicadores de viabilidad por la alta variabilidad entre machos. De esta forma, la diferenciación de individuos por medio de parámetros acústicos es de gran utilidad para las hembras.

B. melanochloris, además de presentar variación individual en todos los aspectos del canto analizados, también posee algunos parámetros acústicos y todos los morfológicos relacionados con el tamaño de los machos. El hecho de que en el canto solo tres factores se relacionan o tienen pendientes significativas con respecto al tamaño puede deberse a que algunas señales del cortejo varían más que otras, tanto dentro de un individuo como entre individuos (Shy 1985, Gerhardt & Watson 1995, Grafe 1997) y a que son solo algunos caracteres los que se usan para identificar individuos, como los ya mencionados frecuencia y tasa de repetición de pulso (Ryan 1980). El caso de este sapo coincide con la literatura al ser las frecuencias (mínima y relativa) las que poseen correlación o pendiente significativa con respecto al tamaño, lo cual puede indicar que la selección sexual está afectando más esos parámetros.

En cuanto a los caracteres morfológicos que poseen pendientes superiores a la unidad al relacionarlos con el tamaño de los machos, se deben considerar varios aspectos. Para que exista alometría positiva la estructura debe ser influenciada por la elección de pareja por parte de las hembras y por la habilidad competitiva que le otorgue a los machos, y existen costos y beneficios de desarrollar tal estructura con respecto al tamaño del cuerpo (Petrie 1988, 1992). En *B. melanochloris* las correlaciones sí coinciden en que entre más grande sea un macho, mayores son sus estructuras, pero las pendientes sobre uno dan significancia a dos partes que aparentemente no tienen importancia para atraer hembras ni para competir: tamaño de la parótida y del tímpano. Por su parte, la pendiente del tímpano es casi uno, lo que indica que no es alométrica sino isométrica. Mientras tanto, la pendiente alta de la parótida podría deberse a errores en la medición en el campo ya que en algunos casos no se distinguía bien donde terminaba esta estructura.

Se deben tomar en cuenta dos posibles errores en la parte del canto: si el equipo utilizado para grabar no tiene la resolución adecuada se pueden obviar aspectos de importancia y que den significancia a las variaciones y un número de muestra pequeño también puede crear sesgos.

Otro factor que debió influir bastante a errores en este trabajo es el clima ya que nunca se muestreó bajo las mismas condiciones en los tres ríos. Por ejemplo, algunos días de muestreo en La Cañaza hizo mucho sol durante la mañana y las noches estuvieron secas, mientras que algunos días de muestreo en La Purruja estuvieron nublados o con lluvia durante la mañana y durante las noches estuvo garuando. A simple vista se notó que en un solo sitio (La Cañaza) se encontraban muchos sapos los días en que las mañanas eran soleadas y pocos cuando se nublaban o llovía en las mañanas. Y si llovía en la noche disminuía más el número de machos activos.

BIBLIOGRAFÍA

- Alatalo, R.V., J. Höglund y A. Lundberg. 1988. Patterns of variation in tail ornament size in birds. *Biological Journal of the Linnean Society*. 34:363-374.
- Bronner, G.N. 1996. Geographic patterns of morphological variation in the Hottentot golden mole, *Amblysomus hottentotus* (Insectivora: Chrysochloridae): a multivariate analysis. *Mammalia*. 60(4):729-751.

- Driscoll, D.A. 1998. Genetic structure of the frogs *Geocrinia lutea* and *Geocrinia rosea* reflects extreme population divergence and range changes, not dispersal barriers. *Evolution*. 52(4):1147-1157.
- Duellman, W.E. y L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, Inc. USA. 670 p.
- Evans, M., C. Yáber y J.-M. Hero. 1996. Factors influencing choice of breeding site by *Bufo marinus* in its natural habitat. *Copeia*. 1996(4):904-912.
- Ford, M.J. 1998. Testing models of migration and isolation among populations of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Evolution*. 52(2):539-557.
- Gerhardt, H.C. y G.F. Watson. 1995. Within-male variability in call properties and female preference in the grey treefrog. *Animal Behavior*. 50:1187-1191.
- Grafe, T.U. 1997. Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Animal Behavior*. 53:1103-1117.
- Green, A.J. 1992. Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. *Animal Behavior*. 43(1):170-172.
- Ledig, F.T., V. Jacob-Cervantes, P.D. Hodgskiss y T. Eguiluz-Piedra. 1997. Recent evolution and divergence among populations of a rare mexican endemic, Chihuahua spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution*. 51(6):1815-1827.
- Leigh, E.G. 1990. Introducción: la importancia de las fluctuaciones poblacionales. Pp. 503-508, *en* *Ecología de un Bosque Tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. (Leigh, E.G., A.S. Rand y D.M. Windsor, eds.). Traducción de O. Londoño. Primera edición. Smithsonian Institution Press. Impreso en Colombia.
- Petrie, M. 1988. Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relatively more. *Animal Behavior*. 36(4):1174-1179.
- Petrie, M. 1992. Are all secondary sexual display structures positively allometric, and, if so, why? *Animal Behavior*. 43(1):173-175.
- Ryan, M.J. 1980. Female mate choice in a neotropical frog. *Science*. 209:523-525.
- Schwartz, J.J. y K.D. Wells. 1985. Intra- and interspecific vocal behavior of the neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Copeia*. 1985:27-38.
- Scott, N.J. y S. Limerick. 1991. Capítulo 8: reptiles y anfibios. Pp. 355-430, *en* *Historia Natural de Costa Rica* (Janzen, D.H., ed.). Traducción de M. Chavarría. Primera edición. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. xvii + 822 pp.
- Shy, E. 1985. Individuality in the mating calls of the treefrog *Hyla arborea savignyi*. *Amphibia-Reptilia*. 6:343-353.
- Stebbins, R.C. y N.W. Cohen. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press. USA. 316 p.
- Toda, M., M. Nishida, M. Matsui, K.-Y. Lue y H. Ota. 1998. Genetic variation in the indian rice frog, *Rana limnocharis* (Amphibia: Anura), in Taiwan, as revealed by allozyme data. *Evolution*. 54(1):73-82.
- Wells, K.D. 1979. Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, *Bufo typhonius*. *Biotropica*. 11:301-307.
- Wolff, M., H.J. Hartmann y V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 44(3):215-231.

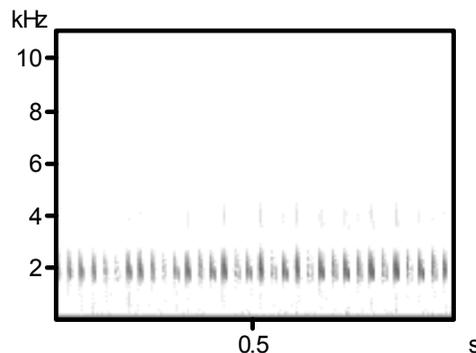


Fig. 1: Sonograma del canto de avisamiento de machos de *Bufo melanochloris*, Golfo Puntarenas

Preferencia de *Cephaloeia puncticollis* (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae) por ciertas brácteas en *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae)

Yahaira Rojas

El género *Heliconia* tiene 150 especies nativas de la región neotropical. Sus partes florales consisten de una serie de grandes brácteas ordenadas alternativamente, cada una con pequeñas flores en su interior (Machado-Allison *et al*, 1983; en Dudley, 1987).

Muchas de las especies de este género poseen una inflorescencia erecta, con brácteas que retienen una cantidad de agua suficiente para soportar comunidades acuáticas. Esta agua es derivada de la lluvia y de transporte propio de la planta y en ella yacen inmersas inicialmente las flores jóvenes, pero conforme maduran, van emergiendo y quedando así arriba del agua (Machado-Allison *et al*, 1983; en Dudley, 1987).

La especie de este género de mayor distribución en Costa Rica es *Heliconia latispatha*. Esta planta crece frecuentemente a la orilla de caminos y de ríos, bordes de bosques, persistiendo por años en sitios en regeneración (Strong, 1977).

A bajas elevaciones en Costa Rica, existen seis especies de escarabajos crisomélidos de la subfamilia Hispinae que son parte de un grupo llamado comúnmente “escarabajos de las hojas enrolladas”, el cual está restringido a *Heliconia* tanto en su estadio adulto como larval, pasando así su vida entera en las especies hospederas (Strong, 1977).

De las seis especies anteriores, cinco usan las hojas enrolladas como hábitat y alimento y sólo una de ellas, *Cephaloeia puncticollis*, utiliza las inflorescencias. Esta es una de las dos especies de dicho género encontrada con frecuencia en *H. latispatha* en las zonas bajas de Costa Rica, atacando otras especies también, todas con inflorescencia erecta (Strong, 1977). Para el caso de *C. puncticollis*, Strong (1983) afirma que sólo se encuentra en aquellas especies de *Heliconia* con inflorescencias erectas que colectan agua en sus brácteas, ya que flores pendientes tienen brácteas que están secas por dentro y no mantienen a las larvas de este coleóptero. Además de las larvas, la supervivencia de los huevos depende de la humedad, ya que según Strong (1977) por su delgada membrana están muy sujetos a la desecación.

No todas las inflorescencias poseen humedad. El volumen de agua depende de la edad de las brácteas y en otros insectos como dípteros, las hembras muestran distintas preferencias por brácteas de ciertas edades cuando ovipositan (Dudley, 1987). Según Seifert (1975), la ovoposición en las inflorescencias de *Heliconia* ocurre sólo cuando la bráctea es joven o cuando la inflorescencia como un todo es joven. Esto quiere decir que la hembra sólo copula con el macho estando en dichas inflorescencias o se moviliza hacia ellas después de la cópula para poner los huevos.

Debido a la poca movilidad de estos escarabajos (Strong, 1983), es de esperar que gran parte de los sitios escogidos para cópula sean los sitios donde se pondrán los huevos. Partiendo de esta idea y de la anteriormente mencionada dependencia por el agua, se planteó el objetivo principal de este trabajo, el cual es observar si existe una preferencia por ciertas brácteas como sitio de cópula de *C. puncticollis*. Además, se quiere determinar si existe también una preferencia por ciertas brácteas como sitio para otras actividades como lo es el forrajeo o el ocultamiento entre ellas. Como objetivo secundario se pretende determinar la presencia de larvas de otras familias de insectos que viven también en estas brácteas.

MÉTODOS

El trabajo se realizó en el lugar conocido como El Naranjal, dentro del Refugio de Vida Silvestre de Golfito, provincia de Puntarenas, del 18 al 20, del 24 al 26, 28 y 31 de enero y del 1 al 3 de febrero de 1999. El sitio seleccionado fue un parche de *H. latispatha* ubicado a la orilla derecha del camino rumbo a la “catarata 2” y la especie de escarabajo fue identificada con una clave diseñada por Staines (1996).

Se marcaron 42 inflorescencias, cuyo número de brácteas espatáceas abiertas (a las que se llamarán simplemente brácteas) varió a través de los días. Este seguimiento permitió determinar el día exacto de apertura de algunas brácteas, considerándose tal día como edad cero. Debido a que la gran mayoría de las brácteas ya estaban abiertas el día en que se inició el periodo de muestreo o se abrieron en días intermedios en los que no se muestreó, su edad fue calculada con base a la moda de las diferencias en días desde la apertura de una bráctea a la siguiente en un grupo aparte de 10 inflorescencias que no fueron manipuladas, sólo marcadas y también en las observaciones realizadas en el grupo de las 42 inflorescencias que sí fueron manipuladas. Así, la edad asignada a cada bráctea en la que directamente no se pudo observar el día de su apertura dependía de su posición con respecto a alguna bráctea de la misma inflorescencia en la que sí se pudo determinar el día de su apertura de manera directa. Se anotaba el número de la bráctea, presencia de agua, flores y frutos (los tres factores por los que se definió el tipo de bráctea), el número de cópulas y el de individuos en otras actividades como podría ser el forrajeo u ocultamiento, sin hacer diferencia entre estos últimos.

Debido a las bajas frecuencias en el número de *C. puncticollis* en muchas de las brácteas, éstas se agruparon en rangos de edad de 5 días, excepto el último grupo, que contemplaba desde los 45 hasta los 51 días aproximadamente. Las observaciones a lo largo del periodo de muestreo se consideran independientes unas de otras, excepto por la edad de la bráctea.

Para analizar estadísticamente si existe una relación entre la edad de la bráctea y la actividad de los escarabajos en ella, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s). Y para determinar si la preferencia por cierto tipo de bráctea difiere significativamente según la actividad, se empleó la prueba de Chi-cuadrado.

Para determinar si existe diferencias de edades entre los tipos de brácteas, se realizó una ANDEVA. Y para determinar si el tipo de bráctea utilizado varía según la actividad, se emplearon también pruebas de Chi-cuadrado.

RESULTADOS

En total se hicieron 2046 observaciones de brácteas de *H. latispatha*. La edad estimada de estas osciló entre cero y 51 días. Tomando el tiempo desde la apertura de una bráctea a la siguiente en 23 inflorescencias (94 brácteas), se pudo determinar que en la mayoría de los casos, una bráctea se abre cada 3 días ($CV=0.242$).

Se contaron 724 escarabajos en el transcurso de 10 días de muestreo, dispersos en 406 brácteas de 77 inflorescencias. La gran mayoría de brácteas examinadas (1640) no tenían individuos de *C. puncticollis* ($X^2=794.26$, g.l.=1, $p<0.001$).

Dentro de las brácteas, tanto para la actividad copulatoria como para el forrajeo o escondite, existe una mayor frecuencia en las de edad más temprana (fig. 1), disminuyendo conforme éstas envejecen ($r_s = -0.969$, $n=10$, $p<0.005$ y $r_s = -0.791$, $n=10$, $p<0.01$, respectivamente). Esta preferencia no difiere entre el tipo de actividad realizada ($X^2 = 9.023$, g.l.= 7, $p= 0.251$).

Existe una marcada variación entre los tipos de brácteas en cuanto a su edad promedio, siendo las que poseen sólo agua y flores las de menor edad y las más viejas las que presentan frutos solamente ($F=159.561$, g.l.= 7, $p<0.001$, cuadro 1). Las brácteas secas fueron en conjunto más viejas que las que poseían agua en su interior. Sin embargo, cuando se analizan únicamente las brácteas que presentaron individuos de *C. puncticollis*, no existe preferencia en el empleo de un cierto tipo para alguna actividad ($X^2 = 4.942$, g.l.= 4, $p= 0.293$, fig. 2). Considerando la presencia o ausencia ya sea de agua o frutos de manera separada en las brácteas que tenían crisomélidos, tampoco hay diferencias en la actividad de los escarabajos ($X^2 = 0.439$, g.l.= 1, $p= 0.507$; cuadro 2, $X^2 = 0.065$, g.l.= 1, $p=0.799$, cuadro 3, respectivamente). Sólo considerando la existencia o no de flores en el interior de las brácteas con este insecto, en su presencia las actividades tienen frecuencias similares, no sucediendo así en su ausencia, aunque este número de brácteas sin flores con *C. puncticollis* es muy bajo ($X^2 = 4.170$, g.l.= 1, $p= 0.041$, cuadro 4).

En cuanto a otras larvas de insectos que se encontraron utilizando las inflorescencias de *H. latispatha*, se observaron individuos de Chloropidae, Stratyomiidae, Syrphidae, Psychodidae y Tabanidae, todos dípteros; además de una especie de Coleoptera y otra de Lepidoptera, cuyas familias no se pudieron determinar. Esta última especie de mariposa se alimenta de las flores antes que la bráctea se abra, no permitiendo así la formación de frutos y dañando la bráctea con un orificio por donde penetra. No se pudieron localizar larvas de *C. puncticollis*.

DISCUSIÓN

La aparente preferencia hacia brácteas de edades tempranas por parte de *C. puncticollis* podría deberse a diversas razones. Como sitio de forrajeo, se podría esperar que la dureza de la pared interna de la bráctea sea menor en brácteas más jóvenes y que esto les atraiga ya que se alimentan raspándolas. También estas brácteas poseen frutos inmaduros, que como las flores, les sirven de alimento (obs. pers.). Como sitio de cópula, las inflorescencias inmaduras podrían ser mejores, ya que poseen mayor tiempo disponible para el desarrollo de la larva en su interior, el cual dura 60 días según Seifert y Seifert (1976).

Según Staines (1996) la larva está restringida a una sola inflorescencia. Esto posiblemente se debe a los riesgos que conlleva el traslado de lugar (deseccación, parasitismo, depredación). Si esto es cierto, las formas larvales deben haber emergido como adultos antes de que el tiempo de vida de la inflorescencia termine. De esta forma, el éxito reproductivo de los adultos será posiblemente mayor cuando la puesta de huevos se de en inflorescencias jóvenes.

Las larvas también raspan la pared interior de las brácteas (Strong, 1983), por lo que al igual que los adultos, les es más beneficiosa las brácteas jóvenes ya que tienen tejido tierno, más fácilmente raspado por sus piezas bucales.

En *Xenarescus monocerus* y *Cephaloleia neglecta*, Seifert y Seifert (1979) reportan un patrón en la distribución de las larvas sobre la edad de las brácteas en *Heliconia bihai*, la primera en las brácteas más jóvenes y la segunda en las más viejas. Según los autores, *X. monocerus* tiene un desarrollo larval de 228 días aproximadamente, mientras que para la otra especie es de 32. Quizás la escogencia del sitio de cópula y ovoposición así como el de donde pasar la vida como larva dependa en gran medida del tiempo de duración de este periodo, entre más largo podría aumentar la necesidad de un sitio más estable por una determinada cantidad de tiempo.

Las características de las brácteas (disponibilidad de agua y recurso alimenticio) varían con la edad, así como lo hace la frecuencia de crisomélidos en éstas, de tal forma es obvio esperar que tal frecuencia varíe también con las características de la bráctea. En este caso no sucedió posiblemente debido a que los datos de los recursos fueron estimados a una escala muy gruesa, sólo determinando presencia o ausencia de flores, frutos y agua. Pero las características de este recurso varían con la edad. Sería recomendable medir la cantidad de agua, así como el número y el grado de madurez de los frutos. Estas variables medidas más finamente podrían permitir observar preferencias por cierto tipo de brácteas.

Los dípteros y los coleópteros son la fauna que más frecuentemente se ha hallado en las inflorescencias erectas de *Heliconia* (Seifert y Seifert, 1976; Dudley, 1987; Gutiérrez, 1996). Sería interesante intentar criar todas las larvas que se encuentran dentro de las brácteas para tratar de identificarlas como adultos hasta género, ya que en su estadio larval esa labor es bastante difícil. Más aún en el caso de la larva de Coleoptera y Lepidoptera en donde no se pudieron saber las familias a las que pertenecían. Con estas larvas se podría hacer un estudio de colonización y determinar si existe una sucesión de especies que aprovechan los recursos que ofrece las inflorescencias de *H. latispatha*. Podría compararse con otras especies de *Heliconia* e incluso con otros microhábitats como por ejemplo los tanques de bromelias o pozos de agua formados en los tallos cortados de bambú.

BIBLIOGRAFÍA

- Dudley, D. 1987. The Ecology of Temporary Waters. Croom Helm, Londres y Sydney. Timber Press, Portland, Oregon. pp. 130-131.
- Gutiérrez, J.D. 1996. Algunos aspectos de la ecología de los insectos asociados a las inflorescencias de *Heliconia stricta* Huber. Mimeografía. Departamento de Biología, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. 70 p.
- Seifert, R.P. 1975. Clumps of *Heliconia* inflorescences as Ecological Islands. *Ecology*, 56: 1416-1422.
- Seifert, R.P. y F.H. Seifert. 1976. A Community Matrix Analysis of *Heliconia* Insect Communities. *Am. Nat.*, 110: 462-483.
- Seifert, R.P. y F.H. Seifert. 1979. Utilization of *Heliconia* (Musaceae) by the Beetle *Xenarescus monocerus* (Oliver) (Chrysomelidae: Hispinae) in a Venezuelan Forest. *Biotropica*, 11: 51-59.
- Strong, D.R. Jr. 1977. Insect Species Richness: Hispine Beetles of *Heliconia latispatha*. *Ecology*, 58: 573-582.
- Strong, D.R. 1983. *Chelobasis bicolor* (abejón de platanillo, Rolled-leaf Hispinae). En: Costa Rican Natural History. D.H. Janzen (ed). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. pp. 708-711.
- Staines, C.L. 1996. The genus *Cephaloleia* (Coleoptera: Chrysomelidae) in Central America and the West Indies. *Rev. Biol. Trop.*, Publ. Esp.: 3-87. INBIO, Costa Rica.

Cuadro 1. Edades promedios en días, su respectiva desviación estándar y tamaño de la muestra de los tipos de brácteas en *H. latispatha*. Golfito, 1999. A= agua, L= flores, R= frutos, N= ausencia de alguno de los anteriores.

Tipo de bráctea	X	S	N
A-L-R	12,45	0,25	926
A-L-NR	3,04	0,36	452
A-NL-R	23,00	3,42	5
A-NL-NR	21,00	0,36	4
NA-L-R	18,14	0,32	573
NA-L-NR	6,43	0,91	70
NA-NL-R	43,50	3,82	4
NA-NL-NR	12,42	2,20	12

Cuadro 2. Número de individuos de *C. puncticollis* según presencia o ausencia de agua en brácteas de *H. latispatha*. Golfito, 1999.

Actividad	Con agua	Sin agua	Total
Cópula	246	122	368
Otra	229	126	355
Total	475	248	723

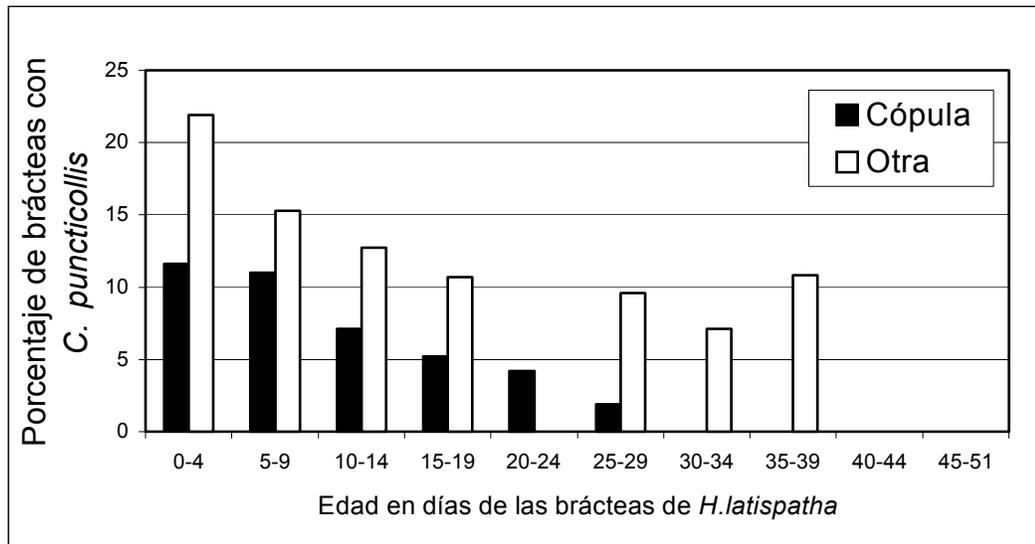


Fig. 1. Frecuencia de *C. puncticollis* en brácteas de diferentes edades de *H. latispatha* según su actividad (cópula u otra). Golfito, 1999.

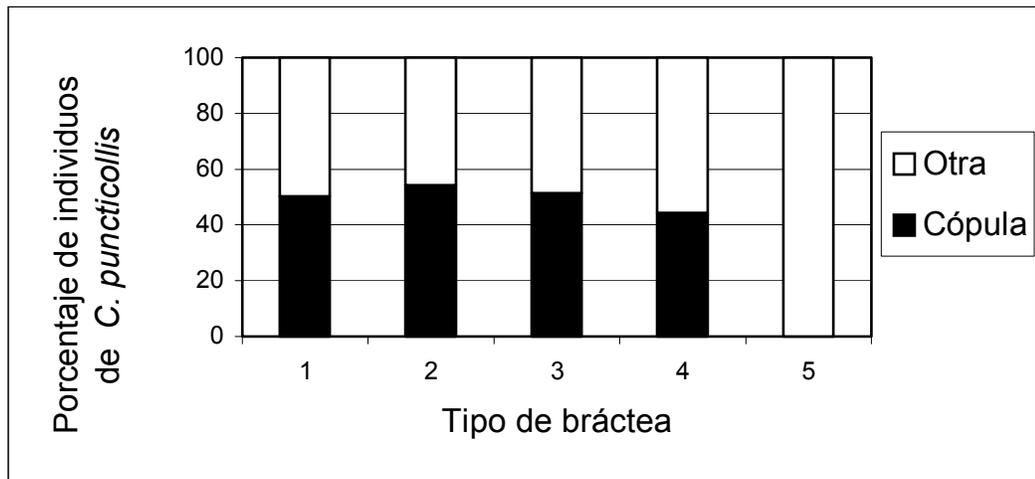


Fig. 2. Distribución de la actividad de *C. puncticollis* en las brácteas de *H. latispatha* con el insecto presente, según tipo (contenido de la bráctea). Golfito, 1999. Tipos: 1=agua, flores, frutos; 2=agua y flores; 3= flores y frutos; 4= sólo flores y 5=nada.

Cuadro 3. Número de individuos de *C. puncticollis* según presencia o ausencia de frutos en brácteas de *H. latispatha*. Golfito, 1999.

Actividad	Con frutos	Sin frutos	Total
Cópula	233	135	368
Otra	228	127	355
Total	461	262	723

Cuadro 4. Número de individuos de *C. puncticollis* según presencia o ausencia de flores en brácteas de *H. latispatha*, Golfito, 1999.

Actividad	Con flores	Sin flores	Total
Cópula	368	0	368
Otra	351	4	355
Total	719	4	723

Remoción de frutos por aves en tres especies de plantas: preferencia entre especies y métodos de forrajeo

César Sánchez

La disponibilidad de frutos a lo largo del año en el neotrópico, ha permitido la diversificación de aves que se alimentan casi exclusivamente de este recurso (Levey et al. 1994). Además existe un gran número de especies de diversas familias, con diversos hábitos alimenticios que complementan su dieta con frutos, especialmente en épocas de escasez. (ej: *Catharus ustulatus*, *Vireo olivaceus*) (Greenberg 1981, Martin 1985, Moermond y Denslow 1985, Stiles y Skutch 1989, Blake y Loiselle 1992).

Diversos estudios en el neotrópico han demostrado que entre un 60 y 80% de especies de árboles y arbustos son dispersados por vertebrados (Howe y Vande Kerckhove 1979, Wheelwright y Janson 1985, Levey et al. 1994). A pesar del beneficio que obtienen tanto las aves con el alimento que obtienen, como las plantas por la dispersión de sus semillas, existen costos asociados para ambos componentes. Para las aves el transporte de semillas representa un gasto energético, ya que las semillas no son aprovechadas como alimento. Mientras que para las plantas está el gasto de energía en la producción de pulpa (Levey et al. 1986) la cual disminuye la cantidad de energía que podría asignarse a la producción de semillas. Así para que la dispersión ocurra, es necesario que el dispersor reciba cierta recompensa energética, la cual debe superar el costo invertido en el transporte de las semillas.

Los criterios utilizados para la escogencia de frutos influyen directamente sobre el éxito reproductivo de estas plantas (Wheelwright y Janson 1985). Entre estos criterios están: tamaño del fruto (Pratt y Stiles 1985, Wheelwright 1985), tamaño de la semilla (Howe y Richter 1982), peso seco de pulpa (Johnson et al. 1985), proporción semilla vs pulpa (Howe y Vande Kerckhove 1980, Wheelwright 1985), sabor de la pulpa (Levey et al. 1994), concentración de azúcares (Levey 1987), contenido de calorías (Sorensen 1984), valor nutricional (Foster y McDiarmid 1983), color de frutos (Wheelwright y Janson 1985), y grado de madurez del fruto (Levey et al. 1994). Otros factores como el tamaño de la cosecha (Howe y Vande Kerckhove 1979) y la distancia entre árboles con frutos accesibles (Levey et al. 1984, Sargent 1990) estarán determinando que plantas son visitadas.

La morfología y comportamiento de las aves también juega un papel importante sobre los frutos que son utilizados como alimento. Snow (1981) determinó que la mayoría de especies de aves frugívoras se alimenta únicamente de una pequeña porción de los frutos producidos en un hábitat. Esto debido entre otros a los requerimientos de cada especie, así como por sus métodos de forrajeo (Robinson y Holmes 1982).

Con este estudio se pretende averiguar si las aves frugívoras muestran cierta preferencia por los frutos de *Miconia* sp. *Ficus* o *Cecropia*, y los factores que determinan tal preferencia, en caso que esta exista. Dado que las tres especies de plantas habitan la misma zona y, que para el momento del estudio las tres poseían cosechas grandes de frutos maduros, cabe esperar que un número similar de frugívoros se alimenten de ellas.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el Refugio de Fauna Silvestre de Golfito, en el sector de El Naranjal; durante 12 días entre la segunda semana de Enero y la primera de Febrero, 1999. Esta es una zona de bosque secundario, aunque en ciertas áreas colinda con remanentes de bosque poco alterado. Se escogieron 3 especies de árboles de áreas abiertas: *Ficus benjamina*, *Cecropia insignis* y *Miconia* sp. Esta última es un arbusto de 4-5 m de altura, con un diámetro a la altura del pecho (DAP) menor de 20 cm, las otras especies sobrepasan los 15 m de altura, el DAP de *Cecropia* es menor a 40 cm mientras que *Ficus* puede sobrepasar los 100 cm. Todas ellas estaban en plena fructificación desde el inicio del estudio. La infrutescencia (con forma de fruto) de *Ficus* es un sicono, comúnmente conocidos como "higos"; los frutos de *Cecropia* son pequeños aquenios fuertemente unidos a una estructura similar a una espiga colgante (Burger 1977). *Miconia* posee frutos drupáceos, que cuelgan de las ramas de un pedúnculo menor a 1 cm. Para determinar si el tamaño de los frutos podía influir en los frugívoros, se hicieron mediciones de frutos maduros para *Ficus* y *Miconia*, provenientes de diferentes árboles tomados al azar. El primero tenía un ancho promedio de 9.352 mm, $s = 1.038$ y un largo de 10.73 mm, $s = 1.021$ ($n = 44$), la otra especie fue ligeramente más grande con un diámetro de 10.79 mm, $s = 0.773$ y un largo de 10.55 mm, $s = 0.66$ ($n = 36$). También se recolectaron frutos con varios grados de madurez para determinar su color siguiendo la clasificación de (Wheelwright y Janson 1985). *Cecropia* tenía frutos verdes que según maduraban se tornaban más pálidos y amarillentos. *Ficus* tenía frutos rojos, más intenso cuando estaban maduros, y *Miconia* produce frutos morados, casi negros cuando están muy maduros.

Se hicieron observaciones por 3 días en cada especie de planta, tomando datos de las 6:30 a las 10:00 hrs. Para efectos del estudio, se consideró como aves frugívoras, todas aquellas especies observadas alimentándose de frutos en al

menos una ocasión (Ver Levey 1994 para mayores explicaciones). También se hicieron observaciones sobre otras plantas que estaban siendo utilizadas como alimento por las especies del estudio.

Para ciertos análisis las especies de aves se agruparon en clases según filogenia y principalmente por características comunes de forrajeo. Estas son : 1. Frugívoros grandes , incluye una especie de tucán (*Ramphastos swainsonii*) y un trogón (*Trogon rufus*); 2. pípidos, *Pipra* spp.; 3. tiránidos: *Megarhynchus*, *Pitangus*, *Tyrannus*, *Myiozetetes* spp; 4. yigüirros : *Turdus* spp., *Catharus*; 5. tangaras: *Euphonia* spp, *Thraupis* spp, *Tachyphonus*, *Tangara* spp, *Ramphocelus*, *Piranga*, además se incluyó aquí *Saltator maximus*, por su semejanza en los métodos de forrajeo (Cuadro 2). A su vez estas clases pueden separarse en dos gremios en base a sus técnicas de manipulación de frutos (Wheelwright 1985), las primeras 4 clases toman el fruto con el pico y lo tragan entero, mientras que las tangaras , machacan los frutos y comen solo una parte de ellos. *Sporophila americana* no se tomó en cuenta por ser una única observación y además es una especie que se alimenta casi únicamente de semillas.

Se hicieron análisis de chi-cuadrado, e índice de Jaccard para determinar el grado de semejanza entre el número de especies y visitas a cada especie de planta, así como para la frecuencia con que fueron visitadas. Además de un chi – cuadrado para determinar si los métodos de manipulación de frutos eran igualmente comunes entre las especies de plantas. También se analizaron las características de los frutos para determinar la influencia que tenían sobre los frugívoros.

RESULTADOS

Durante el estudio se registraron 24 especies de aves alimentándose de al menos una de las especies de árboles. Únicamente *Thraupis episcopus*, *T. palmarum* y *Tangara larvata* utilizaron las 3 especies de plantas. *Cecropia* fue la especie a la que acudieron menos especies de frugívoros ($n = 7$) tan solo la mitad de especies que las otras, aunque esta diferencia no difiere significativamente ($X^2 = 2.8$, g.l.= 2, $P = 0.247$) (Cuadro 2). En *Miconia* y *Ficus* se observaron 14 especies de las cuales solo 6 se comparten (Índice de Jaccard = 0.27). Se nota una marcada diferencia entre el número de visitas a cada una de las especies ($X^2 = 24.45$, g.l. = 2, $P < 0.001$), donde *Cecropia* sp fue la menos visitada (12%) seguida por *Miconia* sp (48%) y *Ficus* sp (41%).

La manipulación de frutos se dio de tres maneras: Tipo 1. tomarlo con el pico y tragarlo entero, Tipo 2. Machacarlo y aplastarlo suficiente para tragarlo, y Tipo 3. Picar el fruto para arrancar pedazos y tragarlos. El tercer método fue utilizado en todas las observaciones realizadas en *Cecropia* sp. ($n=13$), y en dos de *Ficus* sp; en ningún momento se observó que las aves botaran parte del fruto, sino que todo cuanto tomaron fue tragado. Los primeros dos métodos se utilizaron en *Ficus* sp. y *Miconia* sp. En *Ficus* sp el método 1 fue mucho más común que el dos, mientras que en *Miconia* sp el 98% de las observaciones fueron según el segundo método ($X^2 = 58.59$, g.l. = 2, $P < 0.001$) (Fig 2). Cuando este método se utilizó, no todo el fruto fue consumido, sino que las aves consumían parte de la pulpa y botaban partes mas duras como la cáscara y remanentes de la flor ($n= 49$).

Tanto tangaras como pípidos llegaban a los árboles únicamente para alimentarse, y por lo general no se quedaban en ellos por más de dos minutos (obs.pers.), durante este tiempo consumían entre 1 – 2 frutos ($X = 1.34$, $s = 0.57$). Por el contrario los demás grupos pasaban una mayor cantidad de tiempo entre los árboles, principalmente en *Ficus*. Los frugívoros grandes podían consumir mayor cantidad de frutos en poco tiempo (*R. swainsonii* 11 frutos en menos de 3 min.). Mientras que tiránidos y yigüirros se mantenían en el árbol mientras hacían la digestión; no fue factible cuantificar ni el número de frutos, ni el tiempo que pasaban dentro del árbol.

DISCUSIÓN

Autores como Wheelwright et.al. (1984) y Stiles y Skutch (1989) consideran *Cecropia* sp como una especie muy importante en la dieta de aves frugívoras. Sin embargo fue la especie menos visitada por estas aves durante el estudio tanto en número de especies, como en número de visitas. Todos los individuos que se alimentaron en él fueron de especies que viajaban en bandadas mixtas, y principalmente fue utilizado como árbol de paso. Además solo las especies de picos fuertes como tangaras y tucanes pueden arrancar los frutos de la infrutescencia. Otras especies que principalmente atrapan los frutos al vuelo, se ven imposibilitados de arrancar dichos frutos (obs. pers.) Únicamente se observó una *Pipra mentalis* alimentándose de estos frutos cuando una *Euphonia* sp removió algunos frutos y dejó otros un poco sueltos, que fueron aprovechados por la *Pipra*. Por el contrario las 3 especies que consumieron frutos de las tres plantas (Cuadro 2), son individuos de hábitos generalistas y picos fuertes con los que pueden tener acceso a diversas fuentes de alimento.

A pesar de que en *Miconia* y *Ficus* ocurrió el mismo número de especies (Cuadro 2), la similitud entre ellas es bastante baja. En el primero se encontró un mayor número de tangaras (Thraupidae) individuos que son principalmente frugívoros (Morton 1973), mientras que en *Ficus* se observaron mas yigüirros y tiránidos, los primeros tienen una dieta variada de lombrices, insectos y frutos; los segundos son principalmente insectívoros. Además estos últimos utilizaron las ramas altas de *Ficus* y *Cecropia* como perchas para capturar insectos al vuelo (este alimento fue más común que los frutos para este grupo –obs.pers.).

La diferencia encontrada entre los métodos de manipuleo de frutos (Fig. 2) se debe a : 1- el comportamiento de forrajeo de las especies de aves en el caso de *Ficus* y *Miconia*, y 2- a la forma y posición de los frutos en *Cecropia* (Ver Burger 1977 para una descripción más detallada). Esta última no es de fácil acceso a todas las especies de frugívoros. Por otro lado el comportamiento de forrajeo tiene una fuerte base en la morfología de las especies. Los picos de tangaras son pequeños y angostos, aunque bastante fuertes, esto les permite machacar los frutos (Levey 1987b), además pueden picarlos y arrancarles pedazos, obteniendo así una mayor proporción de pulpa, y descartar partes menos importantes como la cáscara y semillas. Levey (1987b) observó una especie de tangara en La Selva, *Euphonia gouldi* alimentándose de frutos de *Lycianthes* sp (Solanaceae), cuyo tamaño es mayor que la cabeza del ave. Para lograr comérsela, extraía la pulpa y botaba la cáscara y la mayoría de las semillas. Por el contrario las especies que se tragan todo el fruto (tucanes, trogones, tiránidos y yigüirros) no pueden descartar partes poco importantes como semillas, pedúnculos, etc., debido a que sus picos no están diseñados para manipular frutos (Levey 1987b), ni mucho menos para machacarlos. Esto sugiere que las especies de machacadores no están tan restringidas como las que tragan en cuanto al tamaño de los frutos que manipulan con sus picos; sería de esperar que los machacadores utilizaran principalmente frutos en sus dietas debido a la mayor disponibilidad de frutos que tienen.

El efecto del tamaño del fruto sobre la comisura del ave probablemente ejerce una presión sobre los frugívoros. El ancho de los frutos de *Miconia* es mayor al de *Ficus* ($t = 6.81$, g.l.= 77, $P < 0.001$). Este hecho de afectar algún grupo serían los pípidos, los cuales tuvieron dificultad para tragar los frutos de *Miconia*, sin embargo no se observaron comiendo en *Ficus* (Cuadro 2), y más bien estuvieron utilizando otras especies de plantas de sotobosque como *Casearia* sp. (Flacourtiaceae) y *Calathea* spp. (Maranthaceae) (Cuadro 3), las cuales tienen frutos de menor diámetro (obs.pers.). Además los pípidos es un grupo que raramente sube al dosel, probablemente por esto no utilizan los frutos de *Ficus*.

La cantidad de masa de frutos disponibles en los árboles de *Ficus*, fue mucho mayor que los de las otras dos especies, tanto por alta densidad de frutos producidos, como por el mayor tamaño de los árboles. A pesar de que este factor no se cuantificó, es bastante probable que sea una de las razones por las que los grupos como tiránidos y yigüirros estén siendo mas atraídos a esta especie, que a los otros árboles. Podría esperarse que *Miconia* no fue visitada por ciertas especies de frugívoros de dosel por ser una especie característica de sotobosque (de baja altura). Sin embargo, se observaron algunas especies de las familias Ramphastidae, Tyrannidae y Turdidae, forrajeando a menos de dos metros de altura, límite inferior de las ramas que albergan los frutos de *Miconia* (obs.pers.).

La coloración de los frutos de *Miconia* y *Ficus*, es muy llamativa para las aves. Wheelwright y Janson (1985) demostraron que el color negro de los frutos (ej: *Miconia*) es el preferido por las aves frugívoras en dos bosques neotropicales, mientras que el rojo (ej: *Ficus benjamina*) fue el segundo color en importancia. Dichas tonalidades deben de jugar un papel importante en la atracción de dispersores de semillas, e inclusive para otras especies que rara vez utilizan este alimento, como *Sporophila americana* (Stiles y Skutch 1989). A diferencia de los frutos verdes como los de *Cecropia*, los cuales son los menos llamativos. En resumen, podemos afirmar que las especies de frugívoros si muestran preferencia sobre las especies de plantas de las cuales se están alimentando. Los frutos mas inconspicuos fueron los de *Cecropia*, por lo que probablemente están atrayendo menos especies de frugívoros. Es probable que esta especie sea mayormente utilizada en épocas donde hay pocos frutos disponibles. Dado que si existe preferencia por las plantas, es probable que ciertos grupos de aves sean responsables de la dispersión de solo ciertos grupos, por lo que estas plantas estarán ejerciendo presiones para maximizar la atracción y dispersión de sus semillas.

BIBLIOGRAFÍA

- American Ornithologists Union. 1998. Check-list of North American Birds. 7^{ma} edición. American Ornithologists' Union. Washington, D.C. 828 p.
- Blake, J.G. B.A. Loiselle. 1992. Fruits in the diets of neotropical migrant birds in Costa Rica. *Biotropica* 24: 200-210.
- Burger, W. 1977. Flora Costaricensis. Fieldiana: Botany. Field Museum of Natural History. Chicago. 291p.
- Foster, M.S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *The Condor* 89:566-580.
- Foster, M.S., R.W. McDiarmid. 1983. Nutritional value of the aril of *Trichilia cuneata*, a bird dispersed fruit. *Biotropica* 15:26-31.
- Greenberg, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13: 215-223.
- Howe, H.F., G.A. Vande Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60 :180-189.
- Howe, H.F., G.A. Vande Kerckhove. 1980. Nutmeg dispersal by Tropical birds. *Science* 210: 925-927.
- Howe, H.F., W.M. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Viroloa surinamensis*, a within and between tree analysis. *Oecología* 53: 347-351.
- Johnson, R.A., M.F. Willson, J.N. Thompson, R.I. Bertin. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant birds. *Ecology* 66: 819-827.
- Levey, D.J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. p 147-158. En: Estrada, A. y Fleming. T.H. (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Levey, D.J. 1987a. Sugar tasting ability and fruit selection in tropical fruit-eating birds. *Auk* 104:173-179.

- Levey, D.J 1987b. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist* 129: 471-485.
- Levey, D.J., T. C. Moermond, J.S. Denslow. 1984. Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology* 65: 844-850
- Levey, D.J., T. C. Moermond, J.S. Denslow. 1994. Frugivory: An overview. En : McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A Hespeneide, G.S. Hartshorn. (eds.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago Press. Chicago.
- Martin, T.E. 1985. Selection of second growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: an effect of fruit size and plant density? *J. Trop. Ecol.* 1:157-170.
- Moermond, T.C., J.S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs* 36:865-897.
- Morton, E.S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *The American Naturalist* 107: 8-22.
- Pratt, T.K., E.W. Stiles. 1985. The influence of Fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. *Biotropica* 17: 314-321.
- Robinson, S. K., R.T. Holmes. 1982. Foraging behaviour of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology*. 63 : 1918-1931.
- Sargent, S. 1990. Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). *Ecology* 71:1289-1298.
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Sorensen, A.E. 1984. Nutrition, energy, and passage time: experiments with fruit preference in European blackbirds. *J. Animal Ecol.* 53:545-557.
- Stiles, F.G., A.F. Skutch. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell Univ. Press. New York. 511 p.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- Wheelwright, N.T., W.A. Haber, K.G. Murray, C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173-192.
- Wheelwright, N.T., C.H. Janson. 1985. Colors of fruit displays of bird dispersed plants in two tropical forests. *Am. Nat.* 126:777-799

Cuadro 1. Características de los frutos removidos

Especie	Color*	Diámetro	Largo
<i>Cecropia</i>	verde amarillento	-	-
<i>Ficus</i>	amarillento a rojo	9.42	10.85
<i>Miconia</i>	morado a negro	10.84	10.58

* Depende del grado de madurez

Cuadro 2. Número de observaciones para cada especie en las tres especies de árboles, Golfito 1999.

Gremio*	Familia	Especie	Cecropia sp.	Ficus sp.	Miconia sp.
Frugívoros	Ramphastidae	<i>Ramphastos swainsonii</i>	1	1	-
	Trogonidae	<i>Trogon rufus</i>	-	1	-
Grandes	Pipridae	<i>Pipra mentalis</i>	1	-	-
		<i>Pipra coronata</i>	-	-	1
Tiránidos	Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i>	-	5	-
		<i>Megarhynchus pitangua</i>	-	2	-
		<i>Pitangus sulfuratus</i>	-	-	-
		<i>Myozetetes granadensis</i>	-	4	-
		<i>Myozetetes similis</i>	-	3	-
Yigüirros	Turdidae	<i>Turdus assimilis</i>	-	13	-
		<i>Turdus grayi</i>	-	3	1
		<i>Catharus ustulatus</i>	-	1	-
Tangaras	Thraupidae	<i>Euphonia imitans</i>	1	-	1
		<i>Euphonia minuta</i>	-	-	1
		<i>Thraupis palmarum</i>	7	1	3
		<i>Thraupis episcopus</i>	1	3	1
		<i>Tachyphonus luctuosus</i>	-	-	6
		<i>Ramphocelus costaricensis</i>	-	6	5
		<i>Tangara larvata</i>	1	2	17
		<i>Tangara icterocephala</i>	-	1	5
		<i>Tangara gyrola</i>	-	-	4
		<i>Piranga rubra</i>	-	-	4
		<i>Saltator maximus</i>	1	-	3
Semilleros	Cardinalidae	<i>Saltator maximus</i>	1	-	3
	Emberizidae	<i>Sporophila americana</i>	-	-	1
		# de especies	7	14	14
		# de observaciones	13	46	53

* Basado según características filogenéticas y de forrajeo. Clasificación según A.O.U. (1998).

Cuadro 3. Frugívoros comunes observados removiendo frutos de otras especies de plantas, Golfito 1999.

Familia	Especie	<i>Casearia</i> sp.	<i>Calathea</i> sp.
Pipridae	<i>Pipra mentalis</i>	x	x
	<i>Pipra coronata</i>	x	x
Tyrannidae	<i>Mionectes oleagineus</i>	x	x
Thraupidae	<i>Dacnis cayana</i>	x	
	<i>Tangara larvata</i>	x	

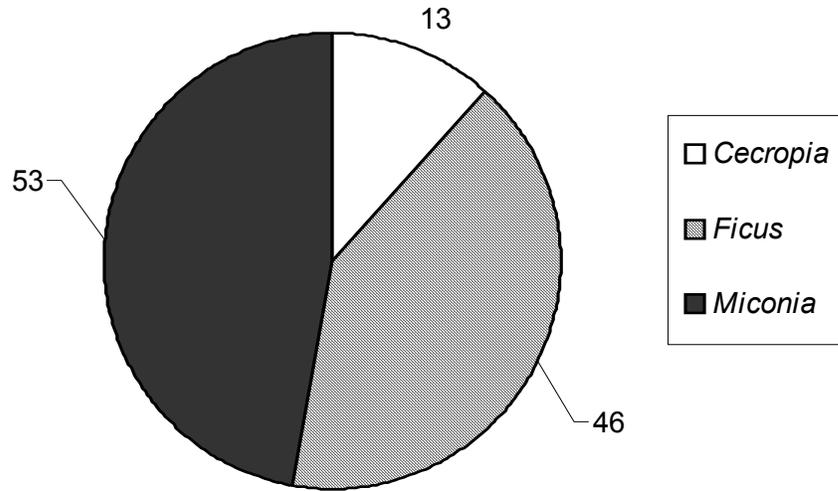


Figura 1. Número de observaciones de remoción de frutos para cada especie de árbol. Golfito 1999.

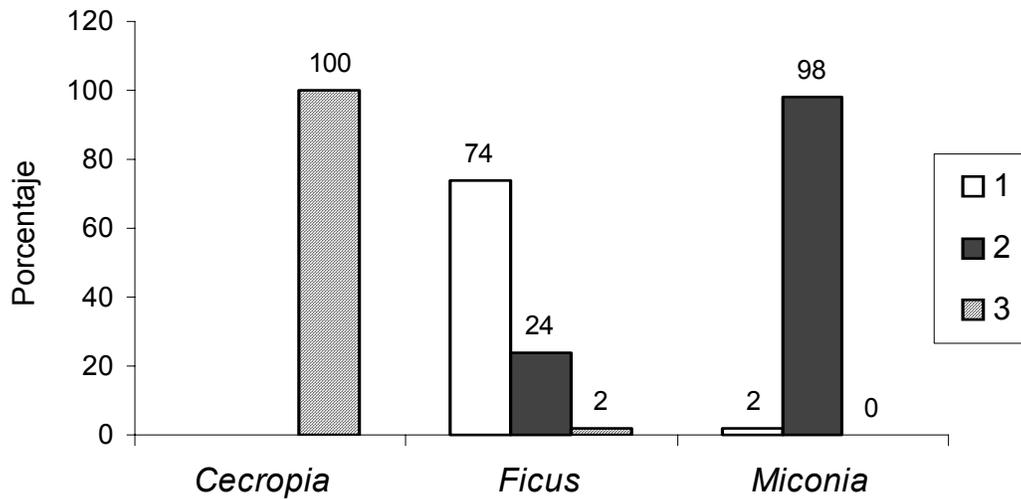


Figura 2. Métodos de manipulación de frutos para las tres especies de árboles. Tipo 1. Tomarlo con el pico y tragarlo entero, Tipo 2. Machacarlo y aplastarlo suficiente para tragarlo, Tipo 3. Picar el fruto para arrancar pedazos y tragarlos. Golfito 1999.

Relación de algunos factores abióticos con la densidad de renacuajos de *Bufo melanochloris*

Randall Valverde

Las larvas de los anfibios se desarrollan en gran variedad de hábitats acuáticos. Algunas se encuentran en ambientes estables, con temperatura y concentración de oxígeno casi constantes, mientras otras se desarrollan en ambientes menos estables, en sistemas acuáticos que son sujeto de considerables variaciones. Las diversas variables ambientales influyen sobre los tipos adaptativos de larvas que pueden desarrollarse exitosamente en diferentes hábitats acuáticos (Duellman y Trueb, 1994). El cuerpo, forma de la cola y la posición del ojo se correlacionan con el macro y microhábitat, aunque faltan datos hidrodinámicos para verificarlo (Altig y Johnston, 1989)

Se han realizado diversos estudios para determinar la importancia de factores bióticos y abióticos; tales como presencia de depredadores, temperatura del agua, vegetación, tamaño de las charcas, el tamaño de los renacuajos que potencialmente ocuparan el sitio de ovoposición, en la selección del sitio de ovoposición. Se ha investigado la preferencia por sitios tanto para los machos como para los renacuajos. (Spieler y Linsermair, 1997). Los efectos de variaciones ambientales sobre la metamorfosis en anfibios han sido frecuentemente estudiadas (Newman, 1998), tales como las interacciones de la temperatura, la densidad larval y cambios en nivel de alimentación, obligan a la metamorfosis en anfibios, siendo está una respuesta adaptativa de las larvas de los anfibios a cambios en los recursos de su ambiente (Newman, 1998). La mayoría de experimentos con adaptaciones a la temperatura en larvas de anfibios han enfatizado en la temperatura crítica y en la aclimatación termal (Duellman y Trueb, 1994)

También se ha investigado la preferencia por sitios tanto para los machos como para los renacuajos de ésta especie en la quebrada (Segura, 1995), así como las interacciones depredador presa en poblaciones de renacuajos de *Bufo marinus*, *Bufo melanochloris* y *Smilisca sordida* en ésta misma quebrada (Arias, 1997)

La familia Bufonidae es cosmopolita en su distribución en regiones templadas y tropicales, excepto en la región de Oceanía. La mayoría de los miembros de esta familia depositan una hilera de pequeños huevos pigmentados en el agua donde generalmente los renacuajos se desarrollan (Duellman y Trueb, 1994).

El sapo *Bufo melanochloris* presenta una glándula parótida triangular, muy estrecha y alargada; crestas craneales e intergumentarias débiles, una serie lateral de verrugas definidas y bien demarcadas, tímpano presente y tubérculos subarticulares definidos, la longitud estándar de adultos son para los machos 43-65 mm. y las hembras 65-97 (Savage y Villa, 1986). La población en la Quebrada Cañaza parece corresponder a una nueva especie para Costa Rica, ya que no comparte algunas de las características de *B. melanochloris*, los renacuajos presentan una coloración café en la parte terminal del dorso, donde comienza la cola y que cuando son metamorfos se extiende en una franja a los lados del cuerpo (Segura, 1995)

El presente estudio busca determinar la relación de algunos factores abióticos, el tipo de sustrato, pH, velocidad del río, profundidad, concentración de oxígeno y conductividad con la densidad de renacuajos de *B. melanochloris*, en la quebrada La Cañaza, Golfito.

MÉTODOS

El estudio se realizó en Golfito, Costa Rica, durante 6 días en enero de 1999, el sitio de estudio fue la Quebrada Cañaza. La zona de estudio en esta quebrada presenta muy poca vegetación en las orillas formada por pastos y arbustos, algunas orillas son paredones y se encuentran playones. Aunque este estudio se realizó durante la estación seca, se presentaron frecuentes lluvias.

Se eligieron al azar 8 cuadrantes en el cauce del río, de 30 m de largo cada uno, en cada cuadrante se realizaban dos transectos a lo ancho del río, el primer transecto se hacía a 10 m del límite del cuadrante y el segundo a 10 m del primero. En cada transecto se realizaron las mediciones de los factores abióticos y el conteo de individuos, en dos ocasiones, antes y después de la una crecida del río, para ver si la densidad de individuos variaba con el tiempo.

Se contaban los individuos que estaban dentro del transecto (que tenía el ancho igual al del río y un largo de 0,50 m), también se determinaba la velocidad del río con un Correntómetro (hecho de un frasco amarrado a un cordón de 1 m) y la profundidad, en el centro y en cada orilla del río, el pH se medía mediante equipo de valoración química marca la Motte, la conductividad utilizando un conductímetro marca la Motte, la temperatura del agua y la concentración de O₂ disuelto con un Oxígenoímetro marca Hanna.

Se clasifico el tipo de sustrato de cada transecto, en seis categorías; arena, grava-barro, grava-arena, grava, grava-arena-bloques, grava-bloques

Para el análisis de los datos se realizaron pruebas ANDEVA, para determinar si existe o no diferencias en cuanto la densidad de renacuajos por el tipo de sustrato, el día, el cuadrante y el cuadrante con el día, para determinar si existe relación de la densidad de renacuajos con los factores abióticos medidos, se realizó una regresión múltiple por pasos.

RESULTADOS

No se encontraron relaciones significativas (analizando los dos días) de la densidad de renacuajos con los factores; profundidad ($T= 0,910$ $p= 0,371$) (fig. 1), temperatura ($T= 0,876$ $p= 0,389$) (fig. 2), concentración de oxígeno ($T= 0,906$ $p=0,373$) (fig. 3), conductividad ($T= 0,427$ $p= 0,673$) (fig. 4).

Se observa una relación significativa entre la densidad de renacuajos y la velocidad de corriente ($T= -2,645$ $p=0,014$) (fig. 5), donde se encuentran más renacuajos a menor velocidad.

Analizando estos factores solamente para el primer día, antes de la crecida, no se encuentran relaciones significativas entre la densidad y la profundidad ($T= 1,277$ $p=0,230$), la temperatura ($T= -0,241$ $p=0,815$), concentración de oxígeno ($T=0,781$ $p=0,453$), conductividad ($T= 0,356$ $p= 0,730$). Si se encuentran relaciones significativas de la densidad de la densidad con la velocidad de corriente ($T= -2,317$ $p= 0,043$)

Para el segundo día no se encuentran relaciones significativas de la densidad con: la profundidad ($T= -0,615$ $p=0,552$), temperatura ($T= -0,442$ $p=0,668$), oxígeno ($T= 0,599$ $p= 0,563$), conductividad ($T= 1,796$ $p=0,103$), velocidad de corriente ($T= -0,754$ $p=0,468$).

Tampoco se encuentra relación de la densidad de renacuajos con el tipo de sustrato ($F=0,985$ $gl=5/ 26$ $p= 0,446$), ni diferencias antes y después de la crecida ($F= 2,647$ $gl= 1/ 16$ $p=0,123$), tampoco entre el cuadrante por día ($F=0,596$ $gl= 7/ 16$ $p=0,750$). Pero si se encuentran diferencias entre los cuadrantes ($F=3,362$ $gl= 7/ 16$ $p=0,016$)

DISCUSIÓN

En la zona de estudio se encontraron condiciones muy similares, siendo lugares de mucha luz, de vegetación abierta, y en cuanto los factores físicos medidos como el pH y la conductividad variaron muy poco.

Si bien no se encuentra relación significativa entre la densidad de renacuajos y la temperatura, puede ser importante notar que la mayor densidad encontrada en un transecto fue a la mayor temperatura registrada (fig. 2). Se ha demostrado en experimentos en la naturaleza y en el laboratorio la preferencia de las larvas a cierta temperatura (Duellman y Trueb, 1994), la temperatura también influye en el sitio de ovoposición de *Rana sylvatica* (Seale, 1982). La temperatura es de gran importancia a ser uno de los factores externos que controlan la duración del desarrollo, porcentaje de crecimiento y diferenciación (Duellman y Trueb, 1994). En ríos pequeños la variación en la temperatura es causada por diferencias en la radiación solar. (Hynes,1970)

Las concentraciones de oxígeno en la quebrada la Cañaza son muy similares (fig. 3) En bajas concentraciones de oxígeno los renacuajos de *Bufo* puede nadar cerca de la superficie del agua, de tal manera que pueden suplir la respiración branquial con respiración cutánea (Duellman y Trueb 1994), esto es innecesario en ríos bien oxigenados como la Quebrada Cañaza. La solubilidad del oxígeno varía inversamente con la temperatura, pero la variación diaria usualmente es alta solubilidad en la tarde y más baja en la noche, esto claramente relacionado con la fotosíntesis y la respiración de los organismos. (Hynes,1970)

Con respecto a la velocidad de la corriente (fig. 5) se encontró relación con la densidad de individuos, se encontró que la mayoría de individuos estaban en la zona del transecto con menor velocidad, está relación aunque es significativa, tal vez es menos fuerte que si se determinara la velocidad y la densidad en el segmento del transecto con mayor número de individuo, en lugar de promediar las velocidades en el transecto. Las larvas de *Bufo* se alimentan probablemente de diatomeas, siendo organismos bénticos (Altig y Johnston 1989), por lo que permanecer en zonas de menor velocidad de corriente es ventajoso.

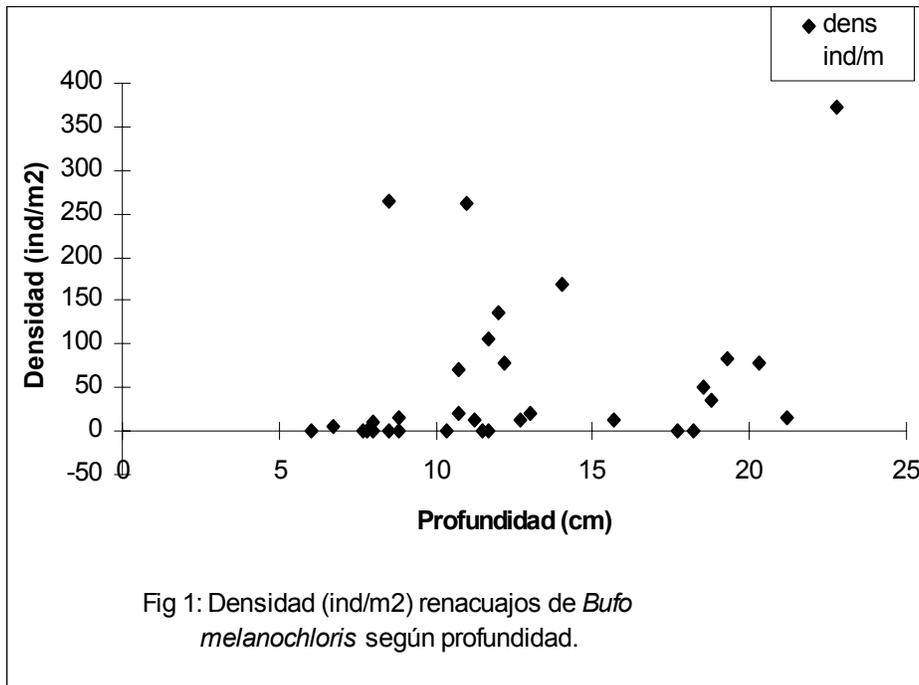
En cuanto el tipo de sustrato no se encontró preferencias de los renacuajos, esto puede estar influenciado por que al clasificar el tipo sustrato de todo el transecto, deja de ser evidente que en los segmentos de un mismo transecto pueden haber tipos de sustrato diferentes. En el sitio de estudio se observó que los grupos grandes de renacuajos se encontraban donde el sustrato era muchas veces arena.

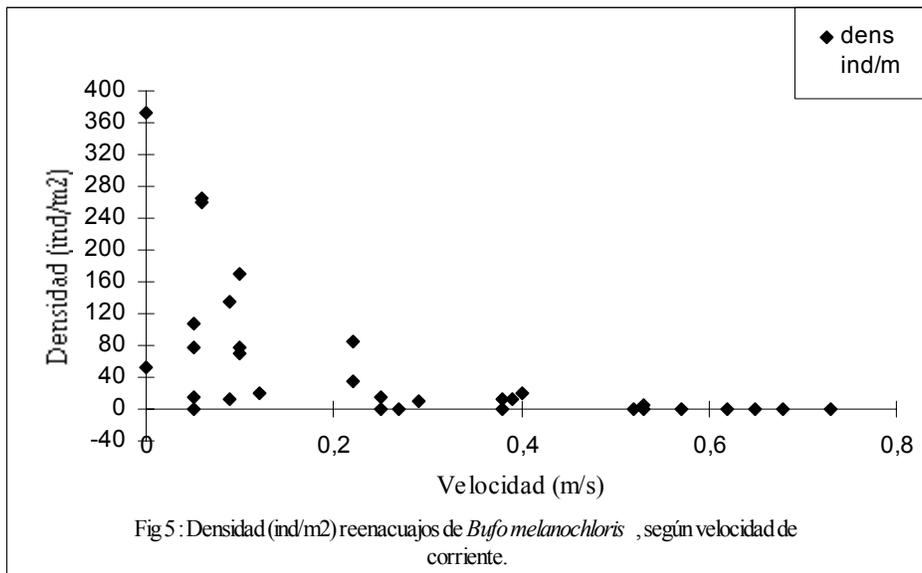
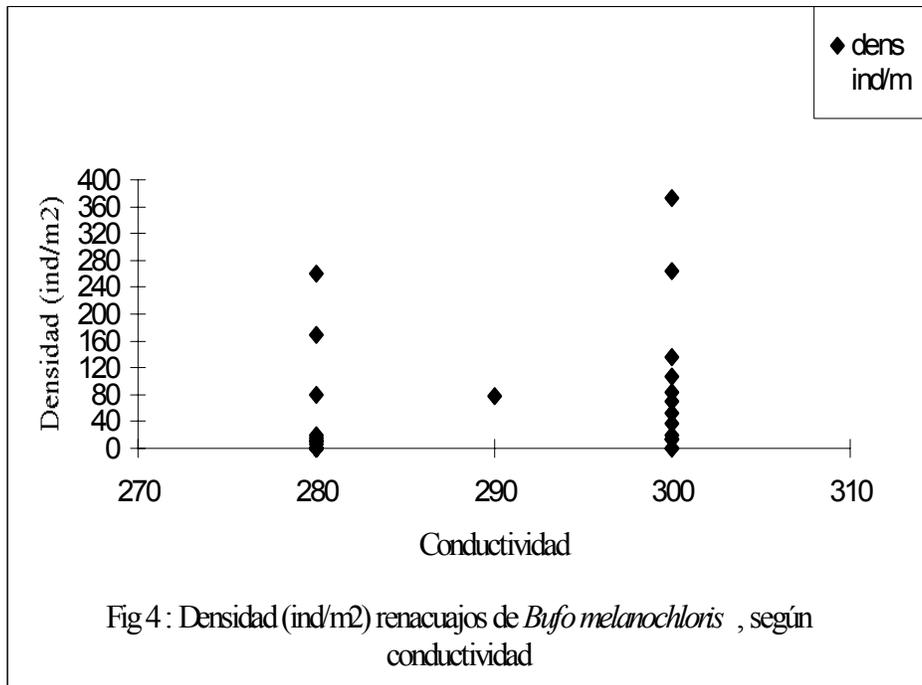
En investigaciones anteriores (Segura, 1995) se encontró que los machos adultos prefieren algún sitio en particular para reproducirse, pero no se puede decir que hábitat están escogiendo, también que los renacuajos se encontraban más en la zona del presente estudio que río arriba, teniendo preferencias por sitios de mucha luz, donde el sustrato es grava o arena.

La selección de sitio por los renacuajos además de ser influenciada por diversas condiciones ambientales, también podría estar relacionada con el estado de desarrollo de las larvas. Siendo interesante buscar la relación entre diferentes estados de desarrollo de los renacuajos y la selección de sitio, examinando como los progresivos cambios morfológicos les permiten la ocupación de nuevos sitios.

BIBLIOGRAFÍA

- Altig, R. y G.F. Johnston. 1989. Guilds of anura larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*. 81-109 p.
- Arias, H.L. 1997. Interacciones depredador-presa en poblaciones de renacuajos de 3 especies de anuros en una quebrada. Libro de Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Editor F. Bolaños. 78-85.
- Duellman, W.E. y L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. USA. 670 p.
- Hynes, H. B. N. 1970. *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press. Canada. 555 p.
- Newman, R.A. 1998. Ecological constraints on amphibian metamorphosis: interactions of temperature and larval density with responses to changing food level. *Oecología* 115: 9-16 p.
- Savage, J.M. y J. Villa. 1986. *Herpetofauna of / de Costa Rica*. Trad: M. Chavarría. Editorial Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 207 p.
- Segura, S. 1995. Preferencias por sitios que aumenten el éxito reproductivo en *Bufo melanochloris* (Anura, Bufonidae) en la quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas. Libro de Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Ed. Briceño, D. y F. Bolaños. 176-183
- Seale, D.B. 1982. Physical factors influencing oviposition by the Woodfrog, *Rana sylvatica*, in Pennsylvania. *Copeia* 1982: 627-635 pp.
- Spieler, M. y Linsenmair, K.E. 1997. Choice of optimal oviposition sites by *Holobatrachus occipitalis* (Anura: Ranidae) in an unpredictable and patch environment. *Oecología* 109:184-199





Capacidad de respuesta de las colonias de *Pseudomyrmex ferruginea* en *Acacia collinsii*

Ricardo Valverde

Se ha observado que los árboles del género *Acacia* (Fabaceae), presentan una relación de mutualismo con seis especies de hormigas del género *Pseudomyrmex* restringidas esencialmente a la región centroamericana (Janzen, 1966). Uno de estos casos es la relación entre *Acacia collinsii* y *Pseudomyrmex ferruginea*, en la que la planta ha desarrollado características morfológicas como espinas huecas llamadas "cornezuelos", cuerpos de Belt y nectarios foliares como medios de atracción para el establecimiento de una colonia de hormigas, mientras que estas protegen a la planta de herbívoros y de posibles competidores (Hocking 1973 citado por Bolaños, 1985; Holdobler y Wilson, 1990; Esquivel, 1992). *Pseudomyrmex ferruginea* son conocidas por ser obligatoriamente asociadas a *Acacia collinsii*. Establecen sus colonias en las espinas engrosadas de dichos árboles (Janzen, 1966, 1983). Debido a esta relación simbiótica con las hormigas, a estas plantas se les conoce como myrmecophytas (Jolibert 1966 citado por Stapley, 1998). *Pseudomyrmex ferruginea* están restringidas a elevaciones inferiores a los 1000-1500 m.s.n.m. (Janzen, 1966); es un habitante común de las tierras bajas de la costa del pacífico costarricense, extendiéndose su distribución desde Guanacaste y norte de la provincia de Puntarenas hasta las colinas de Palmar Norte y Península de Osa (Janzen, 1983). Las obreras se caracterizan por ser sumamente agresivas contra intrusos de todo tamaño, y al ser el árbol de una colonia sacudido o golpeado, estas salen de sus cornezuelos y atacan inmediatamente. (Holdobler y Wilson, 1990). Esta agresividad, según Suárez et al (1998), se debe a su condición de residentes obligatorias. De acuerdo con el estudio citado, las especies residentes obligatorias dependen en mayor grado de los nutrientes que provee la planta y de los sitios de anidación (cornezuelos) que las no obligatorias.

Basado en las observaciones del comportamiento de *Pseudomyrmex ferruginea*, el presente trabajo tiene como objeto medir la capacidad de respuesta de *Pseudomyrmex ferruginea* en defensa de árboles de *Acacia collinsii*, ver de qué manera dicha capacidad de respuesta se ve afectada por la remoción de cornezuelos y determinar, a partir de la posición del cornezuelo en el árbol, que sitios son defendidos más eficientemente por la colonia. La capacidad de respuesta será estimada a partir del número de hormigas presentes antes y después de un estímulo.

MÉTODOS

El estudio se realizó en enero de 1999 en la Quebrada y Fila La Gamba del Refugio de Vida Silvestre Golfito. Dicho estudio se dividió en dos experimentos. En el primero se escogieron y marcaron 30 árboles, los cuales fueron divididos en 15 árboles utilizados en 5 distintos tratamientos de remoción de cornezuelos y 15 árboles utilizados como sus respectivos controles. (Cuadro 1) Cada par de árboles fue escogido con base en su semejanza en cuanto al número de hojas y número de cornezuelos.

Cuadro1 Lista de árboles utilizados en la capacidad de respuesta de *Pseudomyrmex ferruginea*, según tipo de tratamiento y su respectivo control. La Gamba, Golfito. Enero, 1999 (A=100% B=80% C=60% D=40% E= 20%)

	Tratamiento															Testigo																				
	% de Remoción																																			
	A			B			C			D			E			A			B			C			D			E								
	Réplicas			Réplicas			Réplicas			Réplicas			Réplicas			Réplicas			Réplicas			Réplicas			Réplicas			Réplicas								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Número de Hojas	31	19	23	20	31	21	18	18	20	27	39	22	25	11	15	33	19	19	22	29	17	25	20	22	30	37	18	22	12	16						
Número de Cornezuelos	60	24	38	36	44	34	24	32	34	33	136	46	32	8	18	43	19	32	40	40	28	30	30	38	32	84	40	24	22	22						

Como estímulo, a los árboles se les golpeó levemente por un lapso de 10 segundos en cornezuelos escogidos al azar en distintas partes del árbol. Este tratamiento se llevó a cabo con el objetivo de contabilizar el número de hormigas presentes antes y después de cada estímulo. Se aplicó 70 estímulos en las réplicas 1 y 2 respectivamente y 60 estímulos en la réplica 3, para un total de 400 estímulos por cada par Tratamiento – Testigo. (Cuadro 1) Al número de hormigas contadas

después de cada estímulo se le restó el número de hormigas contadas antes de cada estímulo; de esta manera se obtuvo la capacidad de respuesta de las hormigas.

El segundo experimento consistió en escoger 30 cornezuelos de cinco árboles. En cada árbol se escogieron dos cornezuelos asociados a la base del árbol, dos asociados al centro y dos asociados a las hojas. A cada cornezuelo se le aplicó el mismo estímulo utilizado en los cornezuelos del primer experimento, con la diferencia de que se aplicó 60 estímulos por cornezuelo y no por árbol. Se calculó la capacidad de respuesta anteriormente descrita y finalmente cada cornezuelo fue removido con el fin de contar el número de larvas, pupas y cuerpos de Belt dentro de ellos.

A los resultados obtenidos en el primer experimento se les aplicó una prueba de ANDEVA de dos vías para estimar las relaciones: capacidad de respuesta - tratamiento, capacidad de respuesta - condición (removido, control) y capacidad de respuesta - árbol según tratamiento y condición.

Para analizar los resultados del segundo experimento se utilizó una prueba de ANDEVA de tres vías para las relaciones: capacidad de respuesta - posición del cornezuelo (apical, central y basal) y la capacidad de respuesta con relación al número de larvas, pupas y cuerpos de Belt dentro de cada cornezuelo. La prueba de Tuckey se utilizó para especificar las diferencias en las relaciones anteriores. (Zar, 1996)

RESULTADOS

Se presentaron diferencias significativas en la capacidad de respuesta entre las dos condiciones: control y remoción ($F= 51,90$, $gl= 1;1974$, $p < 0,001$), en la capacidad de respuesta en los distintos tratamientos de remoción ($F= 10,92$, $gl= 4;1974$, $p < 0,001$) y en la capacidad de respuesta de cada árbol según tratamiento y condición ($F= 41,48$, $gl= 20;1974$, $p < 0,001$).

La capacidad de respuesta de la colonia disminuyó en aquellos árboles a los que se les removió el 100% de los cornezuelos con relación al control (tuckey= 1,031, $p=0,017$). (Fig. 1) Lo mismo se presentó entre los árboles a los que se les removió el 80% de los cornezuelos y el control (tuckey= 0,996, $p=0,026$) (Fig.1). No hubo diferencias significativas en la capacidad de respuesta entre el tratamiento de remoción del 60% de los cornezuelos y el control (tuckey= -0,729, $p=0,286$) (Fig.1), ni entre el tratamiento de remoción del 20% de los cornezuelos y el control (tuckey= 0,746, $p= 0,286$) (Fig.1). La capacidad de respuesta en el tratamiento del 40% de remoción fue mayor que su respectivo control (tuckey= -2,024, $p < 0,001$). (Fig.1)

Al comparar los tratamientos de remoción de cornezuelos, el tratamiento del 100% de remoción no presentó diferencias significativas con relación a los otros tratamientos: con el del 80% (tuckey=-0,664, $p=0,664$) (Fig.1), con el del 60% (tuckey= 0,270, $p= 0,998$) (Fig.1), con el del 40% (tuckey= 0,360, $p= 0,986$) (Fig.1) y con el 20% (tuckey= -0,790, $p= 0,331$) (Fig.1)

La capacidad de respuesta del tratamiento de remoción del 80% no mostró diferencias con el tratamiento de remoción del 60% (tuckey= 0,900 $p= 0,164$) (Fig.1), ni con el del 40% (tuckey= 0,990, $p= 0,081$) (Fig.1) aunque en este último caso, la capacidad de respuesta tiende a ser mayor en el tratamiento del 40% de remoción. Entre los tratamientos del 80% y el 20% (tuckey= -0,160, $p= 1,00$) (Fig.1) y del 60% y el 40% (tuckey= 0,900, $p= 1,00$) (Fig.1) de remoción tampoco hubo diferencias significativas. Entre los tratamientos del 60% y el 20% el de 60% tuvo una mayor capacidad de respuesta (tuckey= -1,060, $p=0,044$) (Fig.1), del mismo modo entre los tratamientos del 40% y el 20%, el tratamiento de 40% de remoción presentó una mayor capacidad de respuesta (tuckey= -1,150, $p= 0,018$) (Fig.1).

Al comparar cada una de las tres réplicas de los árboles utilizados en cada tratamiento, se observó que en el tratamiento del 100% entre los árboles 1 y 2 (tuckey= 2,534, $p < 0,001$) y entre los árboles 1 y 3 (tuckey= 3,527, $p < 0,001$) se presentó una menor capacidad de respuesta en el árbol 1 en ambos casos, mientras que entre los árboles 2 y 3 no hubo diferencias (tuckey= 0,992, $p= 0,251$) (Cuadro 1).

Las réplicas correspondientes a los árboles utilizados en los tratamientos del 80% de remoción no mostraron diferencias entre sí: árboles 1 y 2 (tuckey= 0,399, $p=0,998$), árboles 1 y 3 (tuckey= 0,213, $p=1,00$) y árboles 2 y 3 (tuckey= -0,816, $p= 1,00$) (Cuadro 1). En el tratamiento del 60% de remoción el árbol 1 mostró una capacidad de respuesta mayor con respecto al árbol 2 (tuckey= -1,537, $p= 0,001$) y con respecto al árbol 3 (tuckey= -1,430, $p= 0,005$). Entre el árbol 2 y 3 no hubo diferencias (tuckey= 0,107, $p= 1,00$) (Cuadro 1).

La capacidad de respuesta en los árboles utilizados en el tratamiento del 40% de remoción no mostró diferencias entre los árboles 1 y 2 (tuckey= -0,094, $p= 1,00$), 1 y 3 (tuckey= -0,440, $p= 0,804$) ni 2 y 3 (tuckey= -0,346, $p= 0,996$) (Cuadro 1).

En el tratamiento del 20% de remoción el árbol 1 tuvo una mayor capacidad de respuesta que el árbol 2 (tuckey= -1,031, $p= 0,012$) y el árbol 3 (tuckey= -1,86, $p < 0,001$) respectivamente, mientras que entre él los árboles 1 y 3 (tuckey= -0,567, $p= 0,960$) no hubo diferencias en cuanto a la capacidad de respuesta de la colonia (Cuadro 1).

Al comparar la capacidad de respuesta de las tres réplicas de los tratamientos con las tres réplicas de sus respectivos controles, se encontró una mayor capacidad de respuesta en aquellos árboles utilizados como control en las réplicas 1 (tuckey= 3,335 $p < 0,001$) y 2 (tuckey= 1,876, $p < 0,001$), mientras que en la réplica 3 se presentó una mayor capacidad de respuesta en los árboles utilizados en los tratamientos de remoción (tuckey= -1,459, $p < 0,001$).

Por otra parte, la capacidad de respuesta no se ve afectada por la presencia de larvas ($F= 0,002$, $gl= 1/24$, $p=0,969$) (Cuadro 2) ni de pupas ($F= 0,406$, $gl= 1/24$, $p= 0,530$) (Cuadro 2). La capacidad de respuesta varía según la presencia de cuerpos de Belt en los cornezuelos examinados ($F= 4,715$ $gl=1/24$, $p= 0,04$), siendo esta mayor en cornezuelos donde dichos cuerpos están presentes (Tuckey= $-2,024$, $p= 0,04$) (Cuadro 2). Así mismo, la capacidad de respuesta varía según la posición del cornezuelo ($F= 5,335$, $gl= 2/24$, $p= 0,012$). Los cornezuelos apicales presentan una capacidad de respuesta mayor que los basales (Tuckey = $-2,118$, $p= 0,019$) y que los centrales (Tuckey = $-1,940$, $p= 0,027$) (Fig. 2). Entre los cornezuelos centrales y basales no hubo diferencias en cuanto a la capacidad de respuesta (tuckey= $0,177$, $p= 0,964$). (Fig.2)

DISCUSIÓN

Según Janzen (1966), la asociación entre los árboles de *Acacia* con espinas huecas y las hormigas residentes en ellas, hizo que la planta desarrollara poca o ninguna propiedad química. Esto quizás se deba a que el gasto energético que implica para la planta el producir espinas huecas, cuerpos de Belt y nectarios, evita que la planta pueda producir metabolitos secundarios. Sin embargo, esto se ve recompensado por la presencia de las hormigas que las defienden como recurso de refugio y de alimento. Por otra parte, puede que esta relación diera como resultado la poca tolerancia de *Acacia* a sitios de alta cobertura boscosa, de ahí que la presencia de estas hormigas regule esta condición desventajosa al eliminar la vegetación que afecta el desarrollo de la planta, (Suárez et al, 1998) y al disminuir la herbivoría a la que esta se ve expuesta debido principalmente a insectos y vertebrados herbívoros (en Stapley, 1998).

El mismo Janzen (1966) determinó que la remoción de espinas como tratamiento para la disminución de una población de *Pseudomyrmex ferruginea*, hace que la planta sea más vulnerable al ataque de insectos herbívoros.

Aunque el grado de vulnerabilidad de la planta no fue el objetivo del presente trabajo, se observó que en algunos casos la capacidad de respuesta de una colonia de hormigas disminuye con la remoción de espinas (Fig. 1 y Cuadro 1). Sin embargo, una limitación contemplada en este trabajo es que al ser los árboles escogidos azarosamente, la población existente en cada árbol fue así mismo azarosa, de manera que, en algunos tratamientos donde la remoción de espinas fue mayor, la capacidad de respuesta fue también mayor (Fig. 1 y Cuadro 1). Esto quizás se debe a que el grado de agresividad de una colonia depende del tamaño de la misma y esta a su vez depende de su edad (Janzen, 1998) por lo que en este caso, un mayor número de cornezuelos por árbol no necesariamente implica una mayor capacidad de respuesta.

Lo anterior también establece la importancia de la asociación que hay entre las espinas y las hormigas en la defensa de *Acacia*, en donde, según Stapley (1998), las hormigas asociadas a este tipo de árboles utilizan las espinas como una vía de acceso al sitio de estímulo. Al verse disminuido el número de cornezuelos, se espera que la capacidad de respuesta sea menor.

La presencia de larvas y pupas dentro de los cornezuelos no parece afectar la capacidad de respuesta de la colonia, sin embargo, la presencia de cuerpos de Belt en los mismos dio como resultado una mayor capacidad de respuesta asociada a los cornezuelos apicales (Fig.2 y Cuadro 2). Lo anterior puede que se relacione con un beneficio mutuo, en el que la planta es más eficientemente protegida en aquellas hojas más jóvenes que son las que producen los cuerpos de Belt, mientras que las hormigas agrupan más individuos de su colonia en sitios donde los nutrientes son más accesibles.

BIBLIOGRAFÍA

- Bolaños, F. 1985. Efectos de tres especies de *Pseudomyrmex* en dos especies de *Acacia* en el Refugio de Fauna Silvestre Dr. Rafael Lucas Rodríguez Caballero, Guanacaste, Costa Rica. Organización para Estudios Tropicales, Escuela de Biología, U.C.R. Ecología de Poblaciones. Coord. Gary Stiles. pp: 412-420.
- Esquivel, R. 1992. Agresividad de las Hormigas de *Acacia collinsii* como Indicador de Eficiencia en su Medio. Organización para Estudios Tropicales, Escuela de Biología, U.C.R. Ecología de Poblaciones. Coord: Ricardo Soto, Paul Van Steenberghe y José Vásquez. pp: 138-140.
- Holdobler, B. & Wilson Ed. 1990. The Ants. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. pp: 531-534
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275
- Janzen, D.H. 1983. *Pseudomyrmex ferruginea* (Hormiga de Cornezuelo, *Acacia*- ant) En: Janzen, D.H.(ed.) Costa Rica Natural History. University of Chicago Press. Chicago, U.S.A. pp: 762-764
- Stapley, L. 1998. The interaction of thorns and symbiotic ants as an effective defence mechanism of swollen thorn acacias. *Oecologia* 115: 401-405.
- Suárez, A., De Moraes, C. & Ippolito A. 1998. Defense of *Acacia collinsii* by an obligate and nonobligate ant species: the significance of encroaching vegetation. *Biotropica* 30 (3): 480-482
- Zar, H.J. 1996. Biostatistical Analysis. Third ed. Prentice Hall, Inc. New Jersey, U.S.A. 121pp.

Cuadro 1. Promedio y desviación estándar de la capacidad de respuesta de *Pseudomyrmex ferruginea* según árbol, tratamiento de remoción y su respectivo control. (A=100% B=80% C=60% D= 40% E=20%)

	Arbol	Promedio	Desviación estándar
Tratamiento A	1	0,76	2,07
	2	4,00	3,12
	3	5,40	3,87
Testigo	1	6,20	3,99
	2	5,00	2,40
	3	4,00	2,53
Tratamiento B	1	1,00	1,31
	2	4,00	2,94
	3	3,00	1,90
Testigo	1	9,00	5,40
	2	2,41	1,68
	3	2,00	1,70
Tratamiento C	1	4,00	2,78
	2	2,96	2,02
	3	3,00	2,04
Testigo	1	7,44	4,16
	2	2,14	2,52
	3	1,25	1,65
Tratamiento D	1	3,00	3,99
	2	4,50	3,40
	3	2,75	2,40
Testigo	1	5,76	3,74
	2	1,00	0,94
	3	0,70	0,81
Tratamiento E	1	4,51	3,39
	2	1,47	1,54
	3	0,92	1,14
Testigo	1	7,00	4,11
	2	4,00	2,42
	3	2,00	1,83

Cuadro 2. Número de larvas, pupas y cuerpos de Belt según la posición del cornezuelo.

	Posición del Cornezuelo					
	Apical		Central		Basal	
	Prom.	Desv. std	Prom.	Desv. std	Prom.	Desv. std.
No. de larvas y pupas	21.4	23.2	29.2	44.3	30.8	50.5
No. de cuerpos de Belt	105.9	203.8	48.5	106.0	0.0	0.0

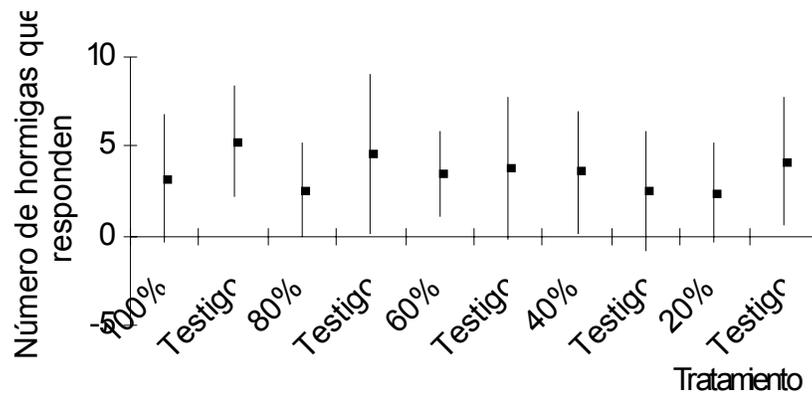


Fig.1 Promedio y desviación estándar de la capacidad de respuesta de *Pseudomyrmex ferruginea*, según tratamiento.

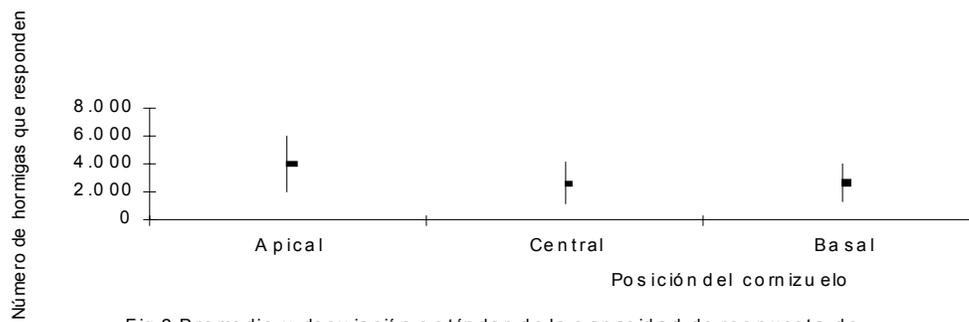


Fig.2 Promedio y desviación estándar de la capacidad de respuesta de *Pseudomyrmex ferruginea* según la posición del cornizuelo

Comparación del desplazamiento en el forrajeo de tres especies simpátricas de *Ameiva* (Teiidae)

Francisco Zúñiga G.

Las ameivas son macrotéidos y son los vertebrados más conspicuos de las tierras bajas neotropicales (hasta los 1500m) (Echternacht, 1991). Son conocidas como corredoras de la jungla (del inglés "jungle runners") o chisbalas y se caracterizan por ser diurnas y extremadamente activas, así como buenas depredadoras de pequeños pájaros, reptiles mamíferos y por supuesto insecto, sin embargo las hojas y las frutas constituyen una pequeña porción de su dieta (Mattison, 1989; Echternacht, 1991).

Los individuos de este género viven en un amplio rango de tipos de hábitats, pero son usualmente vistos a lo largo de la rivera de los ríos, a la orilla de los caminos donde hay claros y donde la presencia de juncos y piedras provee resguardo y lugar para esconderse (Hillman, 1969; Mattison 1989). Algunas especies abundan en las áreas abiertas o de crecimiento secundario, en las partes posteriores de las playas y en los terrenos desmontados, ya sea por el hombre o por la naturaleza (Hirth, 1963; Echternacht, 1991).

De las cinco ameivas que se encuentran en nuestro país, *A. quadrilineata* es la más pequeña, seguida por *A. festiva*, *A. undulata*, *A. ameiva* y por último *A. leptophrys*. Todas son especies simpátricas y reúnen características distintivas que las hacen diferenciarse fácilmente unas de otras, además de encontrarse en diferentes hábitats según la cobertura de la vegetación, grado de insolación, temperatura ambiental, superficie de mantillo y períodos de actividad (Hillman, 1969).

Los objetivos de este trabajo son: 1. Medir el desplazamiento en el forrajeo para cada especie y compararlo entre ellas. 2. Comparar si los adultos se desplazan más que los juveniles en el forrajeo.

MÉTODOS

El proyecto se realizó en el lugar conocido como El Naranjal del Refugio Nacional de Vida Silvestre en Golfito, Puntarenas, durante la segunda quincena de enero de 1999, en época seca. El bosque es clasificado como Muy Húmedo Tropical, según el Sistema de Vida de Holdridge (Hartshorn, 1991), con una precipitación promedio anual de más de 5000 mm (Valerio, 1999).

Los días de muestreo se midió (longitud boca-año) a todo individuo del género *Ameiva*, luego se marcó con una cuerda alrededor de la cintura y una pequeña bandera con el número correspondiente. Posteriormente se marcaba el lugar de la captura con una cinta roja (a la cual se le llamó 0 (cero)), se contaban cinco minutos de observación y se marcaban los sitios con una cinta amarilla donde se vio a la lagartija cambiar de dirección y en donde se le vio por última vez. Luego se medían todas las distancias desde el 0 para obtener el desplazamiento total de forrajeo. Este procedimiento se utilizó cada vez que se encontraba un individuo nuevo o uno ya marcado.

RESULTADOS

De los cinco géneros de *Ameiva*, tres fueron encontrados en el sitio de la realización de este trabajo, ellos fueron: *A. quadrilineata*, *A. festiva* y *A. leptophrys*.

La cantidad de lagartijas fue de 24, de las cuales el 70,8% correspondieron a *A. quadrilineata*, el 16,7% a *A. leptophrys*, y el restante 12,5% a *A. festiva* (Fig. 1). El mayor tamaño promedio boca-año lo obtuvo *A. leptophrys*, seguida de *A. festiva* y por último *A. quadrilineata* (Fig. 2, $F=11.099$; g.l.= 2 y 21; $p=0.0001$; Tukey, $\alpha=0.05$).

No se encontraron diferencias en el desplazamiento entre especies (Fig. 3; $F=0.591$; g.l.=2 y 21; $p=0.563$). No se encontraron suficientes individuos de *A. leptophrys* y *A. festiva* para hacer la comparación del desplazamiento entre juveniles y adultos (Fig.1), por lo que solamente se utilizaron los datos de *A. quadrilineata*, que indicaron que no hay diferencias en el desplazamiento de juveniles-adultos (Fig.4; $F=0.370$; g.l.=1 y 15; $p=0.552$).

DISCUSION

El hecho de que no se pudiera encontrar *A. undulata*, es debido a que esta especie no ha sido reportada para esta zona, lo que quiere decir que posiblemente no se encuentra aquí, a diferencias de las otras ameivas que, según Scott y colaboradores (1991) ya estaban reportadas para esta zona.

La razón por la cual se capturaron más individuos de *A. quadrilineata* es por que el muestreo se realizó es su mayoría en el sendero, sitio donde según Hillman (1969) se encuentran con relativa facilidad tomando el sol y forrajeando a la orilla del camino, a diferencia de *A. festiva*, la cual se encuentra generalmente en parches de sol dentro del bosque o a orillas de los ríos, lo anterior concuerda también con las observaciones realizadas en este trabajo, ya que, se observó que

donde el sendero se tornaba boscoso o pasara cerca de un río era común ver a estos individuos tomando el sol en pendientes o pequeñas rocas. En el caso de *A. leptophrys*, Hirth (1965) y Hillman (1969), concuerdan en que los individuos de esta especie se encuentran en parches de sol bien definidos, donde el sendero se vuelve más cerrado y es algo boscoso, en nuestro estudio se obtuvieron observaciones similares y sólo un individuo se capturo a orillas del río, las demás capturas fueron dentro del bosque (Cuadro 1).

Se debe tomar en cuenta que la facilidad de capturar a los individuos influyó en el tamaño de la muestra, ya que debido a su localización y a su forma de reaccionar ante el movimiento del observador, *A. quadrilineata* era la más fácil de capturar, pues permitía que se le acercase muy cerca (hasta menos de 1 m), por otra parte las otras eran más "sensibles" al movimiento del observador y más difíciles (por la ubicación) de llegar a estar en lugar relativamente cerca. *A. festiva*, fue la más difícil de capturar pues la sensibilidad ante el movimiento era casi como un reflejo de escape (Van Berkum et al, 1986).

El tamaño de las tres especies está de acuerdo con lo escrito por Echternacht (1991), quien señaló que *A. leptophrys* era la ameiva costarricense más grande, seguida de *A. undulata*, *A. festiva* (tamaño promedio boca-ano: 12 cm) y *A. quadrilineata* (tamaño promedio boca-ano: 8 cm). El hecho de que se encontraran diferencias sólo con respecto a *leptophrys*, es porque los tamaños encontrados para las otras dos se traslapaban, es decir, los individuos de *festiva* eran tan pequeños como los adultos de *quadrilineata*, entre (6,5-7,5 cm) (Fig. 2).

Se esperaban diferencias con respecto al desplazamiento según especies, pues se ha demostrado que la actividad de *festiva* así como su desplazamiento son mayores que las otras dos especies (Hillman, 1969), sin embargo la poca cantidad de individuos fue un factor limitante para lograr estos cálculos. De igual forma sucedió con la comparación del desplazamiento juveniles-adultos de *festiva*, *leptophrys* y *quadrilineata*; en esta última se esperaba que los adultos se desplazaran más que los juveniles por el comportamiento mismo de las lagartijas, las cuales son sumamente activas y siendo más grandes necesitan forrajear más, para buscar más alimento (Hirth, 1963; Hillman, 1969). Además se ha demostrado que los juveniles se desplazan menos que los adultos por la necesidad de tomar más veces el sol, para mantener la actividad (Hirth, 1965; Van Berkum et al, 1986).

BIBLIOGRAFÍA

- Echternacht, A. C. 1991. *Ameiva* y *Cnemidophorus*. En Janzen, D. (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial U.C.R. p. 379-383.
- Hartshorn, G. S. 1991. Plantas. En Janzen, D. (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial U.C.R. p. 124-125.
- Hillman, P. 1969. Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia: Teiidae). Ecology, Vol. 50, No. 3, Late Spring.
- Hirth, H. F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. Ecological Monographs: 33: 83-112.
- Hirth, H. F. 1965. Temperature preferences of five species of neotropical lizards. Herpetologica, Vol. 20, January 25, No. 4, p. 273-276.
- Mattison, C. 1989. Lizards of the world. Facts on file, Inc. pp 187.
- Scott, N. J., Savage, J. M. y Robinson, D. C. 1991. Lista de Reptiles y Anfibios. En Janzen, D. (Ed.). Historia Natural de Costa Rica. Editorial U.C.R. p. 372-379.
- Valerio, C. E. 1991. La diversidad biológica de Costa Rica. Editorial Heliconia, Fundación Neotrópica. pp 153.
- Van Berkum, F., Huey, R. y Adams, B. 1986. Physiological consequences of termoregulation in a tropical lizard (*Ameiva festiva*). Physiol. Zool. 59(4): 464-472.

Cuadro 1. Datos de la captura de los individuos de tres especies de *Ameiva*, según sitio en el Refugio Nacional de Vida Silvestre en Golfito, Puntarenas, Enero, 1999.

Especie	Sitio de captura			TOTAL
	Sendero	Bosque	Río	
<i>A. quadrilineata</i>	15	2	0	17
<i>A. festiva</i>	0	2	1	3
<i>A. leptophrys</i>	0	3	1	4

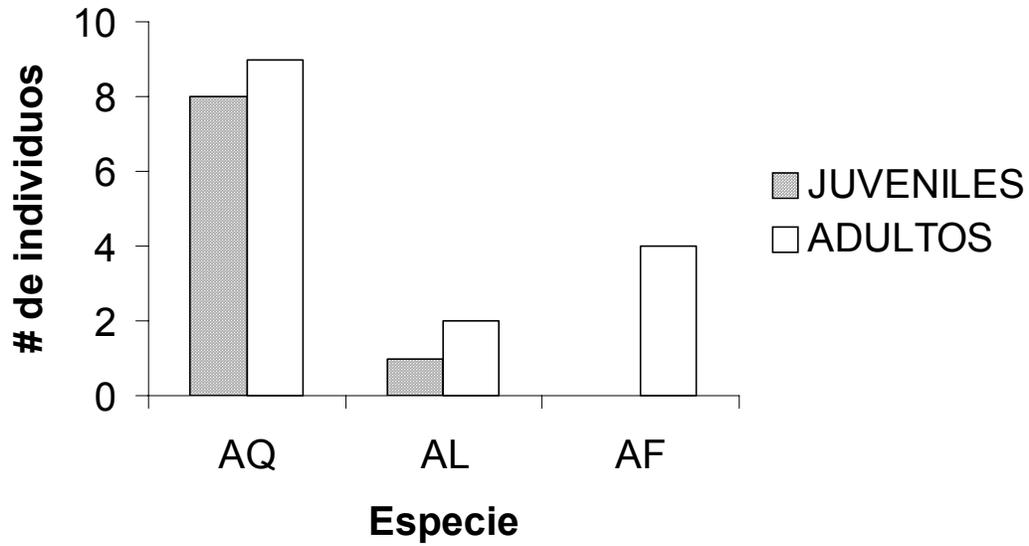


Figura 1. Cantidad de individuos según estado de desarrollo de tres especies de *Ameiva*, marcadas en el bosque secundario del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito; Enero , 1999.

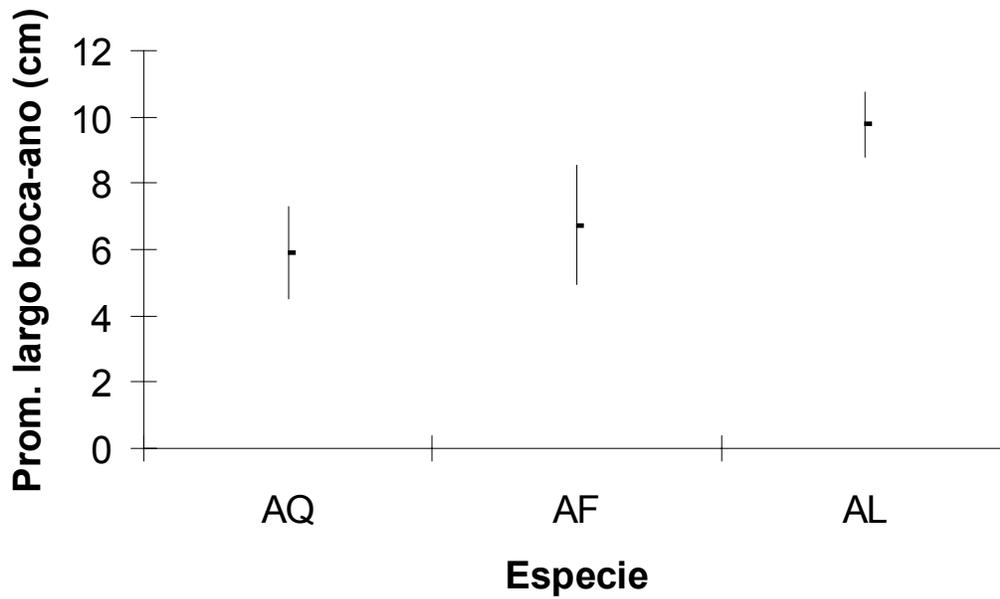


Figura 2. Tamaño promedio del largo boca-ano de tres especies de *Ameiva*, marcadas en el bosque secundario del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito; Enero , 1999.

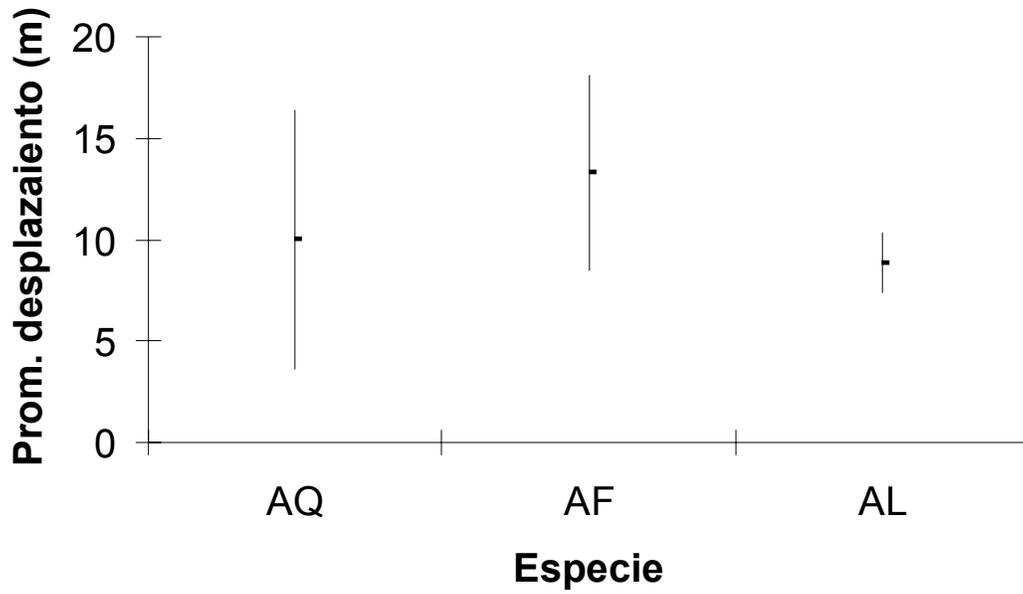


Figura 3. Desplazamiento promedio de tres especies de *Ameiva*, marcadas en el bosque secundario del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito; Enero , 1999.

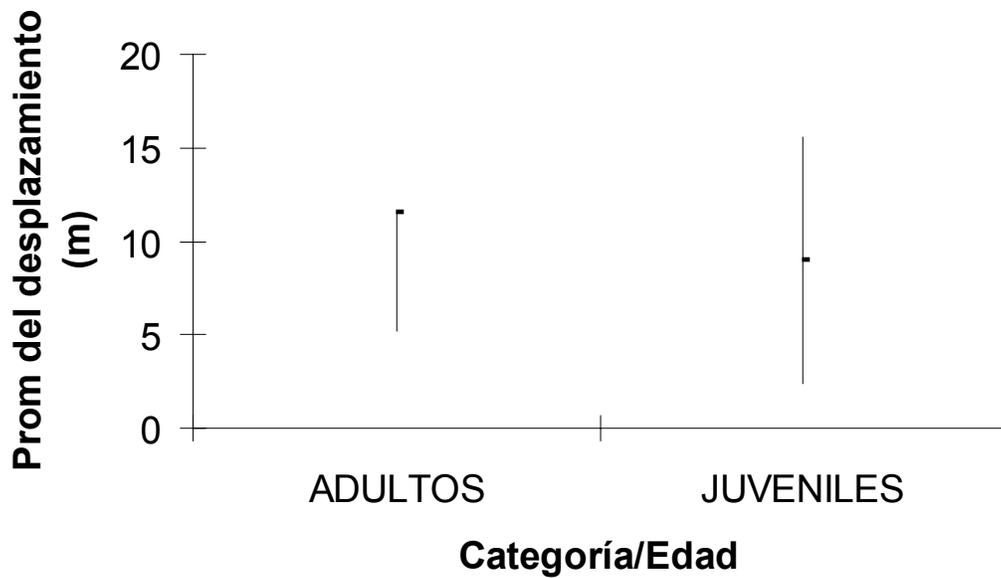


Figura 4. Desplazamiento promedio según edad de *A. quadrilineata*, marcadas en un bosque secundario del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito; Enero , 1999.