

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

**Curso
Biología de Campo**

Coordinadores
Federico Bolaños
Jorge Lobo

**Golfito
Enero - Febrero, 2000**

Presentación del Curso

Biología de Campo es un curso diseñado especialmente para estudiantes de grado de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. Este 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 quinta vez se desarrolla en la región de Golfito, desde el 7 de enero al 4 de febrero del 2000. 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 y lo que representa estar en uno de los centros de población de la zona sur de Costa Rica. En total hubo 15 estudiantes; 13 estudiantes de grado de la Escuela de Biología, uno del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología y uno de la Escuela de Geografía. Participaron 14 profesores visitantes. De ellos nueve fueron profesores de la Escuela de Biología y tres estudiantes del Posgrado en Biología: Gerardo Chaves, Eric Fuchs y Tatiana Robles. Además contamos con la participación de Margarita Silva, actual profesora del Programa de Intercambio de la Universidad de Costa Rica con la Universidad de Kansas; y de Alfredo Cascante del Museo Nacional.

Antes del viaje a Golfito se realizaron algunas actividades que involucraron tres 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: "Historia del Conocimiento sobre la Vegetación del Pacífico Sur de Costa Rica" con Jorge Gómez de la Escuela de Biología, "Diversidad Marina" por Jorge Cortés de la Escuela de Biología, "Geología de la Zona Sur del País" por Percy Denyer de la Escuela de Geología, y finalmente, "Geografía Humana de la Zona Sur de Costa Rica" por Tirso Maldonado, geógrafo consultor.

En Golfito la mayoría de los profesores invitados brindaron una conferencia sobre aspectos biológicos de su interés. También contamos con la participación de Claudio Barrantes, quien ofreció la charla "La Historia de Henri Pittier en la Zona Sur". 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 dos proyectos de grupo y dos proyectos individuales fueron realizados en horas de la noche.

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 Julio Urcuyo, Margarita Silva y a todo el personal de la Universidad y FUNDEVI en Golfito 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 y a Piano; y a la maravillosa cuchara de Doña Marta, gran amiga y compañera en todo el tiempo de estadía en Golfito.

Índice

Presentación del Curso	i
Índice	ii
Estudiantes	iv
Profesores Visitantes	iv
Coordinadores	iv
Asistente	iv
Frasas Célebres	v
Fotografías	vi
El Grupo	vi
Los Importantes (Marta, Mavis, Olga y Piano)	vii
Pedro, Laura y Robert Pedro	vii
Fede	viii
Lobo	viii
Johel	ix
Ana	ix
Alfredo	x
Álvaro	x
Cachí	xi
Eberhard	xi
Fuchs y Tatiana	xii
José Manuel	xii
Lauro	xiii
Margarita y Eduardo	xiii
Mauricio	xiv
Monika	xiv
Don Rodolfo	xv
Andrea	xv
Andrés	xvi
Eduardo	xvi
Flora	xvii
Guido	xvii
Guillermo	xviii
Julissa	xviii
Laura	xix
Lucía	xix
Luis	xx
Marcela	xx
Mayrelith	xxi
Ricardo	xxi
Robert	xxii
Silvia	xxii
Proyectos De Grupo	1
Herpetofauna de mantillo comparando un bosque y un cacaotal en tres años. Luis Guillermo Artavia	2
Biología reproductiva de <i>Senna reticulata</i> (Caesalpiniaceae). Mayrelith Artavia	7
Efecto de la duración, del colector y del sustrato en el muestreo de macroinvertebrados acuáticos. Eduardo Chacón	25
Métodos para el análisis fisonómico y estructural, mediante perfiles del Bosque El Naranjal. Laura Esquivel	39

Distribución y características morfológicas de <i>Anadara similis</i> y <i>A. tuberculosa</i> (Bivalvia, Arcidae) en el Manglar La Purruja. Marcela Fernández	45
Preferencia de hábitat y estimación del tamaño poblacional de <i>Hetaerina sp</i> (Zygoptera: Calopterygidae). Ricardo González	67
Relación entre la estructura del fruto de <i>Stemmadenia donnell – smithii</i> (Apocynaceae) y los posibles dispersores de sus semillas. Lucía López	77
Preferencia de percha por <i>Archiseopsis</i> y <i>Microseopsis</i> (Diptera: Sepsidae). Luis Andrés Loría	83
Factores abióticos que influyen en el comportamiento de dos chinches semiacuáticas, Guerridae y Veliidae. Robert Puschendorf	94
Efecto de la fragmentación del bosque sobre comunidades de abejas Euglossinidae y Meliponidae (Hymenoptera, Apidae). Andrea Quesada	100
Expresión sexual, éxito reproductivo y morfología floral de <i>Episcia lilacina</i> (Gesneriaceae). Luis Rodríguez	111
Variación en la composición y abundancia del zooplancton por la aplicación de diferentes técnicas de muestreo. Flora Rojas	118
Factores que influyen en la orientación de escape de <i>Bufo melanochloris</i> (Anura: Bufonidae). Julissa Rojas	130
Aves y murciélagos presentes en las cercanías de un fragmento de bosque y su importancia como dispersores. Guido Saborío	136
Niveles de herbívora según la distancia al árbol adulto más cercano: Evaluación del Modelo Janzen-Connell. Silvia Solís	140
Proyectos Individuales	148
Relación entre la temperatura del suelo y la humedad con la formación de grupos de hojas en los caminos de <i>Atta colombica</i> . Luis Guillermo Artavia	149
Distribución de <i>Iriartea deltoidea</i> (Arecaceae), el papel de la pendiente y la disponibilidad de luz como factores que determinan su establecimiento. Mayrelith Artavia	153
Estructura demográfica y dinámica del nido de <i>Pseudomyrmex spinicola</i> (Emery) Formicidae: Pseudomyrmecinae) en <i>Acacia allenii</i> Janzen (Fabaceae: Mimosoidea). Eduardo Chacón	157
Efecto de la salinidad sobre el tamaño de la hoja y cantidad de estomas en <i>Rhizophora mangle</i> (Rhizophoraceae). Laura Esquivel	162
Selección, seguimiento y tasa de reutilización de especies de plantas para la fabricación de tiendas de murciélagos. Marcela Fernández	168
Actividad de forrajeo y variación del tipo y composición de cargas en <i>Trigona fulviventris</i> y <i>Oxytrigona mellicolor</i> (Apidae: Meliponinae). Ricardo González	175
Selección de frutos y dispersión de semillas por murciélagos frugívoros- Lucía López	189
Daños por herbivoría en <i>Rhizophora mangle</i> L. Luis Andrés Loría	196
Actividad de una comunidad de abejas atraídas a una fuente de alimento artificial y el efecto de algunos depredadores. Robert Puschendorf	201
Efecto de la fragmentación sobre las comunidades de abejas euglossinas transportadoras de polinarios y orquídeas que visitan. Andrea Quesada	207
Tamaño poblacional, comportamiento sexual, y alometría de las extremidades de <i>Leptoscelis cuadrisingnata</i> (Hemiptera: Coreidae) en una plantación de <i>Calathea lutea</i> . Luis Rodríguez	216
Distribución y abundancia de caracoles en un manglar. Flora Rojas	223
Efecto de la fragmentación del bosque en la capacidad de vuelo de machos de abejas del género <i>Euglossa</i> (Hymenoptera: Euglossinae). Julissa Rojas	229
Comparación en la accesibilidad de dos especies de hormigas cortadoras de hojas del género <i>Atta</i> , a plantas con diferente densidad específica. Guido Saborío	236
Fidelidad, orientación y ubicación de percha en <i>Smilisca sordida</i> , (Anura, Hylidae). Silvia Solís	242

Estudiantes

Luis Guillermo Artavia
Mayrelieth Artavia
Eduardo Chacón
Laura Esquivel
Marcela Fernández
Ricardo González
Lucía López
Luis Andrés Loría
Robert Puschendorf
Andrea Quesada
Luis Rodríguez
Flora Rojas
Julissa Rojas
Guido Saborío
Silvia Solís

Profesores Visitantes

Alfredo Cascante
Gerardo Chaves
William Eberhard
Eric Fuchs
Jorge Gómez
José Manuel Mora
Álvaro Morales
Rodolfo Ortiz
Ana Pereira
Mauricio Quesada
Tatiana Robles
Margarita Silva
Monika Springer

Coordinadores

Federico Bolaños
Jorge Lobo

Asistente

Johel Chaves

Frases Célebres

Richie: Comentarios con el Dr. Jorge Arturo Lobo.

Marcela: ¿Han visto Nicotiledon o Animal Chanel?

Chancera a Andrea: ¡Qué linda tomando!

Laura: Con babero dorsal.

Lucía: Que rico que se la metí a Jose Manuel.

Silvia observando un amplexo le dice a Eberhard: Estoy viendo para aprender.

Descripción del oleaje por Mayrelith: Vomitivo.

Richie contra el perro: Hoy me agarré con un perro por la carne, pero terminé con el pantalón desbaratado.

Memo: Hay que darle vuelta a eso (un CD).

Johel: Hay que ver el árbol dentro del *Ficus*.

Andrés a Laura: ¡Asusta ese hueco!

Miss Golfito 2000 (Mayre): Yo cuando encuentro uno, pago lo que sea por uno. Bueno, si se puede.

Johel: Es que yo sudo por Mayrelith.

Eduardo: Tuve que dejar un culito por ir a bailar (en el club latino).

Andrea: Ya todos conocen las bolitas más.

Marcela hablando a los señores de El Naranjal: ¡Esos señores si son atentos, el otro día les pedí un poquito de papel higiénico y me dieron un rollo!

Flora: Es que vengo a que me limpien una rajada que tengo.

Flora: El dedo me quedó medio defectuoso, como doblido.

Andrea: Yo ya he ido a Carara con muchos pajareros y ninguno me ha podido satisfacer

Fotografías



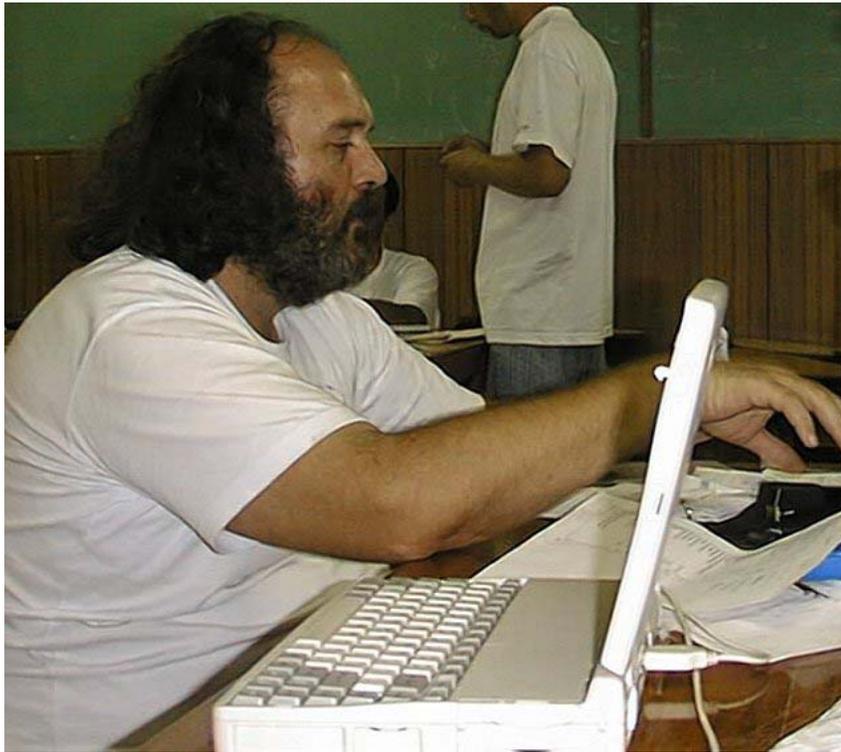
El Grupo



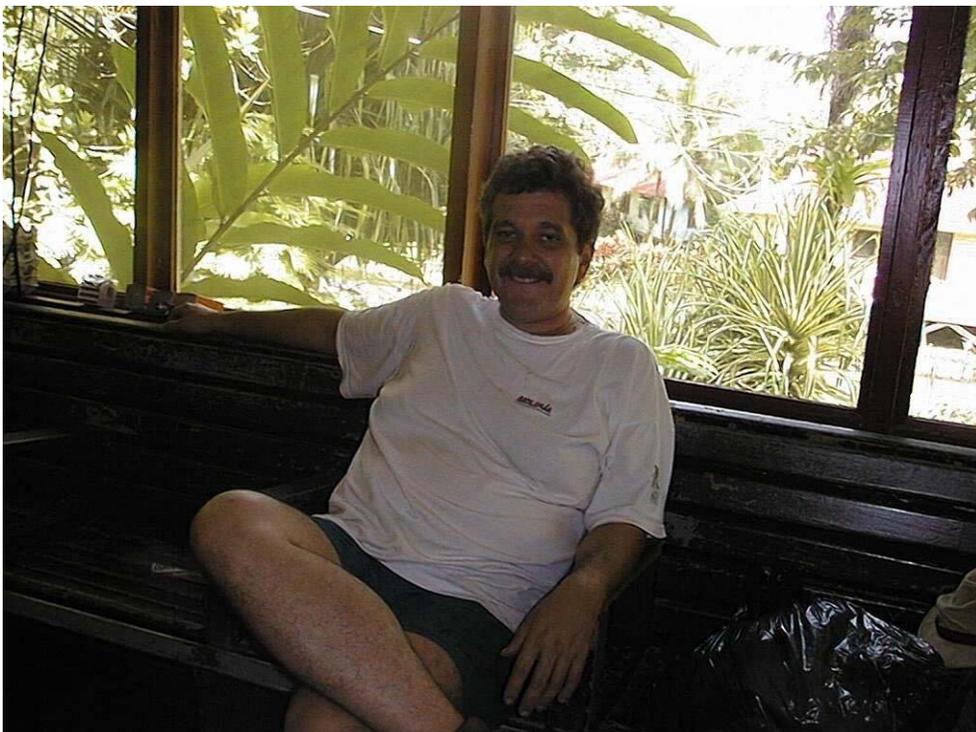
Los Importantes (Marta, Mavis, Olga y Piano)



Pedro, Laura y Robert Pedro



Fede



Lobo



Johel



Ana



Alfredo



Álvaro



Cachí



Eberhard



Fuchs y Tatiana



José Manuel



Lauro



Margarita y Eduardo



Mauricio



Monika



Don Rodolfo



Andrea



Andrés



Eduardo



Flora



Guido



Guillermo



Julissa



Laura



Lucía



Luis



Marcela



Mayrelith



Ricardo



Robert



Silvia

Proyectos De Grupo



Herpetofauna de mantillo comparando un bosque y un cacaotal en tres años

Luis Guillermo Artavia

Coordinador: Federico Bolaños

Las poblaciones de anfibios y reptiles son mucho más densas en los trópicos del Nuevo Mundo, que en los trópicos del Viejo Mundo (Lieberman, 1986). Los reptiles y anfibios son un importante constituyente de la fauna que habita en el mantillo de los bosques tropicales (Fauth et al 1989).

Los factores que influyen en las características de la herpetofauna que habita en el mantillo de los bosques tropicales no son bien comprendidos. Sin embargo, Heinen (1992), indica que varios factores físicos están relacionados e influyen la densidad, diversidad y la biomasa en estas comunidades.

Muchos factores influyen la densidad o biomasa de las comunidades tropicales de anfibios y reptiles, entre ellos está la humedad, profundidad del mantillo, elevación, condiciones climáticas, competencia, depredación, alimento y sitios de anidamiento y crianza (Frenkel 1997).

Fauth et al (1989), determinaron que un aumento en la elevación, disminuye la riqueza de especies. También hallaron que una mayor profundidad del mantillo influye aumentando la riqueza.

Como lo indica, Frenkel (1997), el recurso alimenticio es muy importante para las comunidades de anfibios y reptiles. El mantillo provee hábitat para diversa fauna de invertebrados, cuya abundancia se correlaciona con el patrón estacional de deposición de mantillo, generalmente mayor al final de la estación seca (Guyer 1994). De este recurso se alimentan las poblaciones de anfibios y reptiles, ya sea en un bosque o en un cacaotal.

Los objetivos de este trabajo son: comparar la herpetofauna (diversidad y composición) entre un cacaotal y un bosque poco alterado; y comparar los resultados de los años 1997, 1999 y 2000 entre sí.

Métodos

El muestreo se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, cerca de la Quebrada la Gamba, el 27 de enero del 2000. se muestrearon un total de 10 cuadrículas de 8 x 8 metros, cinco fueron en un cacaotal y las otras en una zona boscosa, ambos sitios presentaban una topografía plana y mostraban ciertas evidencias de que son áreas de inundación.

A cada cuadrícula se le midió, la cantidad de troncos caídos y en pie, la cantidad de luz que llegaba al suelo (se calculó un porcentaje de 0 a 100% y en él equivalía a la cantidad de huecos presentes en el dosel).

Para el muestreo se colocaron dos personas en un lado del cuadrado y otras dos en el lado opuesto, los otros dos fueron cubiertos respectivamente por una persona cada uno. Posteriormente las 6 personas fueron avanzando en conjunto hacia el centro de la cuadrícula, mientras avanzaban removían la hojarasca y capturaban tanto los anfibios como reptiles que aparecieran, los mismos eran identificados y posteriormente liberados.

La diversidad para ambos sitios, se determinó mediante el índice de Shannon (base 10). La similitud entre sitios, se determinó mediante el índice de Morisita. Además para tener una comparación de especies e individuos por año como de número de especies e individuos por sitio, se realizó un análisis de varianza anidado.

También se calcularon pseudovalores por el método de Jackknife, con el fin de determinar, si existían diferencias entre los 2 sitios en cuanto a la diversidad para los años 1999 y 2000. Por último se calculó una correlación de Pearson con el fin de ver si existen relación entre el número de especies y algunas características como Mantillo, troncos grandes, troncos pequeños, troncos caídos y luz.

Resultados

Para el año 2000 se encontraron un total de 9 especies, 3 de las cuales se presentan tanto en el bosque como en el cacao, el cacao presenta tanto el mayor número de individuos como de especies. Es *E. stejnegerianus* la especie que registra una mayor cantidad de individuos capturados con un total de 23 en el cacao (Cuadro 1).

La diversidad fue mayor en el bosque que en el cacao. Se encontró más individuos y especies en el cacao que en el bosque. (Cuadro 1).

Observando en conjunto los datos de los años 1997, 1999 y 2000, tenemos que es *E. stejnegerianus* es la especie que ha tenido mayor captura de individuos durante los tres años, y ésta siempre ha sido más abundante en el cacao. En 1999 fue cuando se capturaron la mayor cantidad con 34 individuos.

Tanto en 1999 como en el 2000 hubo un mayor número de especies en el cacao, más que en el bosque, para el año 1997 se invirtió ya que hubo mayor número de especies en el bosque que en el cacao.

Si comparamos los seis sitios muestreados, encontramos que el sitio más diverso es el bosque del 1997 y el del 2000, para el año 1999 la mayor diversidad se presenta en el cacao.

Existen diferencias entre los 2 sitios del 99 y dos del 2000, comparando los promedios tenemos que el bosque de 1999 tienen 1.30 especies \pm 1.34, el cacaotal tiene para 1999 y el 2000, 1.59 en promedio \pm 0.70, y 1.79 \pm 0.78 respectivamente; en promedio ambos sitios son iguales. El sitio bosque del 2000 es el más diverso.

El promedio hay mayor número de individuos en el cacao que en el bosque para los tres años, sin embargo el que presenta el promedio mayor es el cacao del 2000.

El número de especies por año fue similar, $F = 0.63$ GI 2 / 35, $P < 0.538$. El número de especies por sitio fue mayor en el bosque de 1997 y en el cacao del 2000 $F = 5.99$ GI 3 / 35 $P = 0.002$.

El número de individuos en promedio por año fue similar $F = 0.17$ GI 2 / 35 $P = 0.84$. El número de individuos por sitio fue mayor para el cacao del 1999, $F = 13.68$ GI 3 / 35 $P < 0.001$.

Cuadro 1. Especies encontradas en un bosque y un cacaotal con sus índices y promedios para los años 1997, 1999 y 2000. Golfito, Costa Rica. Enero 2000.

Taxa	1997		1999		2000	
	Bosque	Cacao	Bosque	Cacao	Bosque	Cacao
Amphibia						
Bufonidae						
<i>Bufo coniferus</i>				1		
<i>Bufo melanochloris</i>		3		2		1
Centrolenidae						
<i>Centrolene prosoblepon</i>	2				1	
Dendrobatidae						
<i>Colostethus flotator</i>		10	2	5		4
<i>Colostethus talamancae</i>	1	2		3		
Leptodactylidae						
<i>Eleutherodactylus fitzingeri</i>					1	1
<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	2	13	8	34	3	23
<i>Eleutherodactylus vocator</i>	1	3			1	1
Reptilia						
Polychrotidae						
<i>Norops capito</i>	1				1	
<i>Norops polylepis</i>	3	2		5		
Corytophanidae						
<i>Corytophanes cristatus</i>	1					
Colubridae						
<i>Coniophanes fissidens</i>						1
<i>Enulius sclateri</i>						1
Número de individuos	11	33	10	50	7	32
número de especies	7	6	2	6	5	7
Diversidad	2,7	2,2	0,7	1,6	2,1	1,5
J	1,0	0,8	0,7	0,7	0,9	0,5
Promedio de Individuos	1,6	4,7	1,4	5,6	1,4	6,4
Desviación	1,7	3,5	0,9	5,0	0,5	3,6
Promedio de especies	1,0	0,9	1,0	2,4	1,4	2,4
Desviación	2,0	5,3	0,5	0,9	0,5	0,9

Los sitios más parecidos son: el cacao del 2000 con el Bosque de 1999; el cacao del 2000 con el cacao de 1999 y el cacao de 1999 con el bosque de 1999. los sitios más diferentes fueron el bosque de 1999 y el bosque de 1997, el cacao de 1997 y el bosque de ese mismo año, seguidamente el cacao de 1999 y el bosque de 1997. (Cuadro1).

Cuando se analizan algunas variables físicas como grosor del mantillo la presencia de troncos grandes, troncos pequeños, troncos caídos y luz que llega a cada parcela, contra el número de especies, se encuentra que ninguna es significativa, salvo los troncos pequeños los cuales tienen una tendencia a tener una correlación positiva. (Cuadro 2).

Cuadro 2. Correlación de Pearson para algunos datos físicos dentro de las cuadrículas muestreadas en un cacaotal y un bosque. Golfito, Costa Rica. Enero 2000.

	Correlación	Probabilidad
Número de especie	1,00	0
Número de individuos	0,88	0,001
Mantillo	0,21	0,555
Troncos grandes	0,39	0,258
Troncos pequeños	0,55	0,095
Troncos caídos	0,44	0,202
Luz	0,28	0,435
Total	0,48	0,16

Discusión

De los tres años en que se ha realizado este monitoreo, es el año 2000, el que ha tenido mayor número de especies y mayor número en el cacao, esto se debe principalmente a dos factores, una es que este año aparecieron dos especies nuevas de colúbridos y una de *Eleutherodactylus*. La otra podría ser las condiciones ambientales que prevalecieron este año, ya que durante los otros dos muestreos realizados, al parecer las precipitaciones en el área fueron mayores, lo que podría haber afectado la presencia de herpetofauna en ésta.

Se encontraron mayor número de individuos en el cacao (Cuadro 1), esto concuerda con los datos obtenidos para los muestreos realizados en esta misma área durante los años 1997 y 1999, adecuados una menor presencia de depredadores o a la cubierta de mantillo que es mayor en el cacao que en el bosque.

Al igual que en los años anteriores es *E. stejnegerianus* la especie más abundante con una mayor presentación en el cacao, esto podría deberse a que este medio le brinda condiciones adecuadas a esta especie para su desarrollo, como podrían ser un mantillo relativamente profundo, y una buena cantidad de alimento disponible.

La diversidad fue mayor en el bosque que en el cacao, esto a pesar de que se encontraron más individuos y especies en el cacao que en el bosque, esto posiblemente debido a la profundidad del mantillo y a otras condiciones mencionadas anteriormente.

Cuando se analizan los resultados de los tres años (1997, 1999 y 2000) en conjunto, se obtiene nuevamente que *E. stejnegerianus* es la especie más abundante debido posiblemente a los factores antes apuntados. La diversidad, es mayor en el bosque de 1997 y del 2000, esto posiblemente se debe a los factores antes mencionados, cuando se analizó la diversidad para el año 2000, junto con el hecho de que es en el bosque donde los individuos están mejor distribuidos entre las especies.

Los sitios más similares, si analizamos los dos de 1999 y los dos del 2000, son respectivamente el cacao del 2000 y el bosque de 1999 con un 98% de similitud, esto posiblemente se debe a que ambos sitios comparten dos especies y a que la abundancia relativa de ambas en proporción de similar en ambos sitios. Lo mismo ocurre para el cacao de 1999 y el bosque de ese mismo año, y para el cacao del 2000 y el cacao de 1999, los cuales tienen índices de similitud de 96% y 98% respectivamente. Esto también se puede deber a los factores anteriormente apuntados.

Durante los 3 años de muestreo, se encuentra una mayor cantidad de individuos en el cacao, lo cual concuerda con Lieberman (1986), la cual encuentra una mayor abundancia de individuos en un cacaotal en La Selva, comparando con un bosque.

El número de especies por año fue similar, sin embargo es de esperar que el número de estas aumente en futuros muestreos, ya que algunas especies que en teoría deben encontrarse en el área, aún no han sido capturadas. Por su parte el número de especies fue mayor en 1997 en el bosque, lo cual también concuerda con lo encontrado por Lieberman (1986) en La Selva. Sin embargo, en el año 2000 el mayor número de especies se encontró en el cacao, esto podría deberse

a cambios ambientales como por ejemplo cambios en la precipitación, o a cambios en la disponibilidad del recurso alimenticio o de refugio.

En cuanto a la abundancia de individuos esta fue similar entre los años, esto podría deberse a algunas de las condiciones anteriormente apuntadas, como también a falta de destreza que teníamos la mayoría de las personas que realizamos el muestreo.

El número de individuos fue mayor para el cacao, lo cual concuerda con Lieberman (1986) la cual en un muestreo de herpetofauna de mantillo en La Selva encontró una mayor abundancia de individuos en el cacaotal.

En términos generales, tenemos que no hay diferencias entre el cacaotal y el bosque para todos los años. El cacao presenta la mayor cantidad de individuos durante los tres años que se ha muestreado.

Para tener una fiel representación de la herpetofauna de mantillo en el área es necesario continuar con este tipo de muestreos, y tratar de aumentar el área evaluada dentro del bosque, ya que la que se ha estudiado hasta el momento no es representativa de éste, no así en el caso del cacaotal, el cual por su área, prácticamente se ha muestreado casi en su totalidad, sin embargo se espera que aún aparezcan especies nuevas en este.

Bibliografía

- Fauth, J.E, B.I. Crother, y J.B. Slowinski. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rica leaf-litter herpetofauna. *Biotrópica* 21:178-185.
- 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. In: McDade, L.A, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide, and G.S. Hartshorn. (Eds.). *La Selva: Ecology and Natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. Chicago.* 210-216.
- Heinen, J.T. 1992. Comparisons of the leaf-litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24: 431-439.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the herpetofauna of a neotropical rain forest. *Acta Zool, Mex* 15: 8-41.

Apéndice 1: Datos de muestreo de herpetofauna de mantillo para un caotal y un bosque. Golfito, Enero, 2000. Ver Cuadro 1 para géneros y familias.

Sitio	Cuadrí- cula	Especie	Tamaño	Prom. de mantillo	Porc. de luz	Troncos grandes	Troncos pequeños	Troncos caídos
Cacao	1	<i>E. stejnegerianus</i>	14 mm	2,4 cm	40%	1	7	0
Cacao	1	<i>E. stejnegerianus</i>	17 mm					
Cacao	1	<i>E. stejnegerianus</i>	4 mm					
Cacao	2	<i>E. stejnegerianus</i>	19 mm	2,02 cm	40%	0	9	0
Cacao	2	<i>E. stejnegerianus</i>	17 mm					
Cacao	2	<i>E. stejnegerianus</i>	18 mm					
Cacao	2	<i>E. stejnegerianus</i>	5 mm					
Cacao	2	<i>E. stejnegerianus</i>	18 mm					
Cacao	2	<i>E. stejnegerianus</i>	19 mm					
Cacao	2	<i>E. stejnegerianus</i>	19 mm					
Cacao	2	<i>C. flotator</i>	19 mm					
Cacao	2	<i>B. melanochloris</i>	58 mm					
Cacao	3	<i>E. stejnegerianus</i>	19 mm	3,33 cm	50%	1	6	0
Cacao	3	<i>E. stejnegerianus</i>	9 mm					
Cacao	3	<i>E. stejnegerianus</i>	19 mm					
Cacao	3	<i>E. stejnegerianus</i>	9 mm					
Cacao	3	<i>E. stejnegerianus</i>	16 mm					
Cacao	3	<i>E. stejnegerianus</i>	10 mm					
Cacao	3	<i>C. flotator</i>	12 mm					
Cacao	3	<i>C. flotator</i>	12 mm					
Cacao	3	<i>C. flotator</i>	12 mm					
Cacao	3	<i>E. sclateri</i>	115mm					
Cacao	4	<i>E. stejnegerianus</i>	20 mm	3,1 cm	100%	0	5	1
Cacao	4	<i>E. stejnegerianus</i>	4 mm					
Cacao	4	<i>E. stejnegerianus</i>	15 mm					
Cacao	4	<i>E. stejnegerianus</i>	11 mm					
Cacao	4	<i>E. stejnegerianus</i>	13 mm					
Cacao	4	<i>E. stejnegerianus</i>	18 mm					
Cacao	4	<i>E. fitzingeri</i>	11 mm					
Cacao	4	<i>C. fissidens</i>	195 mm					
Cacao	5	<i>E. stejnegerianus</i>	20 mm	2,25 cm	40%	0	7	0
Cacao	5	<i>E. vocator</i>	13 mm					
Bosque	1	<i>E. stejnegerianus</i>	19 mm	2,5 cm	30%	3	2	0
Bosque	2	<i>N. capito</i>	50 mm	2,75 cm	50%	1	0	0
Bosque	3	<i>E. stejnegerianus</i>	14 mm	0,25 cm	60%	2	3	0
Bosque	3	<i>C. prosoblepon</i>	11 mm					
Bosque	4	<i>E. stejnegerianus</i>	20 mm	2,67 cm	80%	1	4	0
Bosque	4	<i>E. vocator</i>	14 mm					
Bosque	5	<i>E. fitzingeri</i>	10 mm	1,62 cm	90%	0	4	

Biología reproductiva de *Senna reticulata* (Caesalpinaceae)

Mayrelith Artavia

Coordinador: Alfredo Cascante

La producción de flores, frutos y semillas en plantas con flor está influenciada por dos tipos de factores. El primer tipo incluye factores ambientales sobre los cuales las plantas tienen poco o ningún control, tales como son la disponibilidad de polen y polinizadores, y el tipo de polen depositado en el estigma, los otros son factores ambientales que afectan la viabilidad del polen, la receptividad del estigma y la actividad de los polinizadores. Este grupo también incluye factores ambientales que afectan la adquisición de recursos por la planta (Rocha y Stephenson 1995).

Por otro lado, las plantas también pueden utilizar mecanismos para restringir la remoción del polen por parte de los polinizadores; estos incluyen el tamaño, la morfología floral, los patrones de antesis, la producción de néctar y la dicogamia (Flores-Vindas 1999).

Senna y *Cassia* son géneros circuntropicales que tienen flores sin néctar por lo que solo proveen de polen a los polinizadores (Endress 1996), y también poseen un sistema de restricción para los polinizadores que se relaciona con la morfología floral. Las flores de estos géneros, así como miembros de otras familias, producen dos clases de estambres (heterantería), aquellos con anteras propiamente para polinización y aquellos con anteras que proporcionan alimento para los polinizadores (Barth 1991). Las flores de *Senna* y *Cassia*, también presentan una reducción de las anteras dehiscentes a poros apicales, y a la vez una elongación de las anteras (Endress 1996). Los polinizadores han modificado su comportamiento para dar una respuesta evolutiva a este modo de protección que se encuentra en muchas plantas tropicales. Las abejas se adhieren a las anteras mientras hacen vibrar sus músculos de vuelo, durante este proceso, el polen que es seco y pequeño, es expulsado del extremo de la antera y es capturado en los pelos de la superficie del cuerpo de la abeja (Roubik 1992).

Para *Cassia biflora*, una especie emparentada con *S. reticulata*, se ha visto que los frutos se desarrollan continuamente desde el tiempo de la primera floración y requieren cerca de dos meses para alcanzar la madurez, casi la mayoría de flores producen un fruto en los hábitats soleados y ricos en polinizadores (Janzen 1991).

Sin embargo, las flores de muchas especies producen más óvulos que semillas maduras (Rocha y Stephenson 1990). Algunas veces los óvulos no llegan a madurar porque la polinización provee un número insuficiente de granos de polen; pero a menudo más óvulos son fertilizados de los que se desarrollan hasta la madurez (Rocha y Stephenson 1990). Lo que es más, muchos estudios han indicado que el aborto de semillas no es azaroso con respecto a la posición del óvulo y el orden de fertilización dentro del ovario (Rocha y Stephenson 1990).

Este proyecto tiene como objetivos describir algunos factores que inciden en la polinización natural de *Senna reticulata*, tales como la diversidad de abejas que visitan sus flores, y la actividad y comportamiento de las mismas; también estudiar el papel de la heterantería, o sea determinar si existe preferencia por alguno de los diferentes tipos de estambres que posee esta especie. Un segundo objetivo es estudiar la producción de frutos, definiendo si existe algún patrón en su desarrollo en la inflorescencia, y ver si los extremos de los frutos son menos efectivos en el desarrollo de semillas como sucede en otras leguminosas.

Métodos

El estudio se realizó los días 28 y 29 de enero del 2000, en un sector de la quebrada La Gamba, Golfito. Se ubicó cuatro parches de *S. reticulata* donde cada media hora por 10 minutos se observó las especies de abejas que visitaban las inflorescencias, la frecuencia en que cada individuo lo hacía, y el comportamiento que presentaban, el cual se dividió en cuatro categorías: inspección (cuando la abeja simplemente sobrevolaba o se posaba sobre las flores), vibración (sí se posaba sobre las anteras y vibraba para extraer polen), recolección del polen y destrucción (sí llegaba a causar daño a la flor); además para cada individuo también se anotó la presencia de polen en las corbículas de las patas traseras. Estas observaciones se realizaron en horas de la mañana y en cada muestreo se anotaba la nubosidad del cielo.

En otro parche se realizó un experimento que consistía en eliminar diferentes tipos de estambres que poseen las flores de *S. reticulata* (Fig.1), así se aplicó tres tratamientos: eliminando los estambres grandes, sin los estambres medianos y dejando solo el pistilo; esto con el fin de determinar si las abejas mostraban alguna preferencia por alguno de ellos. Aquí también se anotó las especies visitantes y su frecuencia, para el comportamiento se repitió las categorías descritas anteriormente y se añadió dos más: sobrevuelo frente a la flor, y si se posaban solo en los frutos.

En cuanto a la producción de frutos, se pretendía determinar si existía algún patrón de desarrollo en la rama para lo cual se tomaron 25 inflorescencias al azar, se dividieron en segmentos de 4cm los cuales se tomaron como cuadrículas, y

se contó el número de frutos presentes en cada una. Se calculó el Coeficiente de Dispersión para ver el patrón de distribución de los frutos en la rama.

Por último en 39 frutos se contó desde el extremo del pistilo el número de lóculos por fruto y se anotó cuales representaban un aborto, esto es cuando no había una semilla desarrollada, y se determinó la posición de estos abortos en el fruto.

Resultados

Se encontró un total de 7 especies de abejas visitantes: *Trigona fulviventris*, *Trigona silvestriana*, *Trigona corvina*, *Trigona fuscipennis*, *Tetratrigona lurida*, *Melipona fasciata* y *Centris* sp (observada solo una vez), estas dos últimas son del grupo de las zumbadoras o vibradoras, y todas pertenecen a la familia Apidae.

En la Fig. 2 se muestra la actividad de cada especie a lo largo de la mañana para los dos días de estudio, el primer día que fue el más soleado se observa, en forma general, una frecuencia de visitación ligeramente mayor para todas las especies ($F=4.00$, $P=0.048$). Las abejas que llegan con más frecuencia son *M. fasciata*, *T. corvina* y *T. fulviventris*, esta última lo hizo con mucha más constancia en los dos días manteniendo una frecuencia parecida y visitando sobre todo en la primera mitad de la mañana, luego a partir de las 10:00am empieza a disminuir su actividad. *Trigona corvina* fue la principal visitante durante el primer día, sin embargo el segundo día su actividad disminuyó drásticamente. Las otras especies son visitantes más raras, mostrando una frecuencia mucho menor si se compara con las mencionadas anteriormente.

El comportamiento varía entre las especies ($G=797.84$, $P<0.01$) (Fig.3), *T. fulviventris* en general inspecciona más de lo que recolecta y además exhibe un porcentaje muy bajo de destrucción (0.01%), pues se le vio mordiendo las anteras grandes. *T. corvina* también durante los dos días, se le vio más inspeccionando que recolectando. *T. fuscipennis* y *T. lurida* las pocas veces que llegaron fue solo para inspeccionar. *T. silvestriana* cambió su comportamiento de un día para otro pues el primero se le vio recolectando más que inspeccionando, y el segundo solo llegó a inspeccionar. Tal vez el comportamiento más interesante sea el que mostró *M. fasciata* pues casi no se le vio inspeccionando, llegaba casi directamente a la flor a vibrar y recolectar polen. Por último *Centris* sp llegaba a inspeccionar y vibrar, sin embargo no fue posible observar recolección debido a los rápidos movimientos de esta abeja y su baja frecuencia.

Cabe destacar que efectivamente las abejas *Trigona* recolectan polen de *Senna reticulata*, pues al observar con detalle, se encontró polen de esta especie en un individuo de *T. fulviventris*.

Se encontró diferencias significativas entre los comportamientos de las abejas según los tratamientos practicados a los estambres ($G=16.91$, $P=0.01$) (Fig.4), cuando se eliminó los estambres más grandes, la mayoría de las abejas sobrevolaban pero no se preocupaban por inspeccionar la flor, aunque algunas buscaban polen en los otros estambres. Sin los estambres del centro, sobrevolaban poco e inspeccionaban más, sin embargo la recolección de polen era menor que cuando se eliminó los estambres grandes. Al eliminar todos los estambres las abejas sobrevolaban y algunas inspeccionaban pero no se llegó a ver recolección. Así, al parecer las abejas muestran cierta preferencia por los estambres del centro que son más pequeños y numerosos que los grandes. Para cada tratamiento se observa un mismo porcentaje de individuos que llegaban a los frutos y al parecer recolectaban algo ahí, lo que es más, existe un mayor interés por los frutos que por las mismas flores aunque la tendencia no se refleje claramente (Fig. 4), sin embargo esta preferencia se observó en todos los parches y para la mayoría de las especies.

El Coeficiente de Dispersión de los frutos determinó que estos se encuentran en una forma agregada en la rama ($C.D.=1.93$, $\chi^2=175.46$, $p<0.01$), lo cual indica que puede existir algún patrón de desarrollo de los frutos en la rama.

En la Fig. 5 se muestra la frecuencia y posición de los abortos en el fruto, aquí se observa que el extremo más cercano al pistilo, es el que presenta un mayor número de abortos, mientras que los demás lóculos (36 en promedio) tienen un número más bajo y regular de abortos.

Discusión

Entre las especies de *Trigona* que más frecuentaban las inflorescencias de *S. reticulata*, *T. corvina* es la que presenta un comportamiento más agresivo según Wille (1965), pues cuando está colectando pronto desplaza a las otras especies incluyendo a *T. silvestriana*, que es mucho más grande que *T. corvina*, quizás esto explique su dominancia y la baja frecuencia de otras especies de *Trigona*, al menos el primer día de observaciones, que hay que recordar que fue el más soleado y por lo tanto el de mayor actividad para las abejas.

Según Wille (1963), las abejas han adoptado diferentes métodos de recolección de polen de flores donde este no sale fácilmente, como *Cassia biflora*, especie emparentada con la especie en estudio, así una forma es por medio de vibraciones, como ya fue descrito anteriormente, y que es practicado por *M. fasciata* y por *Centris* sp.; otra forma es haciendo pequeños agujeros en las anteras con las mandíbulas, lo que permite sacar el polen directamente de aquellas con ayuda de la proboscis, esto fue observado para *T. fulviventris* que presentó un bajo porcentaje de depredación. Un tercer método usado por ciertas especies de *Trigona*, consiste simplemente en recolectar los granos de polen que las otras abejas han dejado perdidos sobre la corola y las anteras, algunas veces también utilizan los agujeros hechos en las anteras por las

abejas que usan el segundo método. Es posible que este haya sido el método más utilizado por las abejas observadas en los parches de *S. reticulata*, pues al parecer las abejas *Trigona* están aprovechando la actividad de *M. fasciata*, es decir que luego de que esta abeja grande vibra y saca el polen de las anteras, las pequeñas *Trigona* estarían llegando a recolectar lo que le sobró a *M. fasciata*.

Las observaciones realizadas respecto a los tratamientos con los estambres, coinciden con las descritas anteriormente, así la preferencia por los estambres pequeños se justifica pues según Endress (1996) las flores con heteranteria contienen estambres de diferentes formas y colores, un patrón sorprendente es la presencia de estambres pequeños pero ópticamente más atractivos, donde los polinizadores colectan polen activamente (como alimento), y un número bajo de estambres grandes pero más crípticos, el polen de estos estambres de alguna manera se transmite al cuerpo del polinizador en lugares donde no es colectado (ejemplo por vibración) pero luego puede ser transferido a los estigmas, y por eso constituye el polen para la polinización.

En cuanto a la preferencia de posarse en los frutos, es probable que a las abejas, especialmente las abejas sin aguijón (género *Trigona*), les interesara más recolectar algún tipo de aceite o cera pues según Ayala (1997), estas abejas son consideradas generalistas (polilécticas) y además de no mostrar preferencia por algún tipo de flores en particular, algunas también recolectan aceites, resinas, lodo, excremento y suelo que utilizan en la construcción del nido.

Rocha y Stephenson (1995), encontraron que los patrones de producción de flores y de aborto de frutos y semillas no son azarosos en plantas en las cuales la reproducción está limitada por recursos como es el caso de *Phaseolus coccineus*; el éxito de cada fruto y cada semilla está en función de su habilidad para competir por los recursos maternos (Rocha y Stephenson 1995). Estos mismos autores encontraron que los óvulos del extremo del estilo fueron fertilizados primero por los tubos polínicos de más rápido crecimiento que pudieron entrar por la excisión del estilo (Rocha y Stephenson 1991).

Hay mucha evidencia que sugiere que la limitación de recursos lleva al aborto de frutos y semillas (Rocha y Stephenson 1995), otros estudios han demostrado que la probabilidad de madurar de los frutos y el número de semillas por fruto decrece con la presencia de frutos viejos desarrollándose en la inflorescencia, presumiblemente estos son mejores competidores de recursos maternos, en virtud de su edad o posición dentro de la inflorescencia (Rocha y Stephenson 1995).

Bibliografía

- Ayala, R. 1997. Meliponini. En : E. González, R. Dirzo y R. Vogt (edit.) .1997. Historia Natural de Los Tuxtlas. Universidad Autónoma de México. México. Pp.361-363.
- Barth, F.G. 1991. Insects and flowers. Princeton University Press. Estados Unidos de América. Pp.70.
- Endress, P.K. 1996. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. Estados Unidos de América. Pp. 150-154, 265,279,280.
- Flores-Vindas, E. 1999. La planta, estructura y función. Vol. II. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Costa Rica. Pp. 625.
- Janzen, D.H. 1991. *Cassia biflora* (Leguminosae) (Abejón). En : D.H. Janzen (edit.) Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica Pp.212-214.
- Rocha, O.J. y A.G. Stephenson.1990. Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* (Leguminosae). Amer. J. Bot., 77(10) :1320-1329.
- Rocha, O.J. y A.G. Stephenson.1991. Order of fertilization within the ovary in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). Sex Plantreprod, 4 :126-131.
- Rocha, O.J. y A.G. Stephenson.1995. Regulation of flower, fruit and seed production : *Phaseolus coccineus*, a study case. En : Hoch,P.C. y A.G. Stephenson. 1995. Experimental and molecular approaches to plant Biosystematics. Missouri Botanical Garden. Estados Unidos de América. Pp. 245-262.
- Roubick, D.W. 1992. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press. Estados Unidos de América. Pp. 48.
- Wille, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. Rev. Biol. Trop., 11(2) :205-210.
- Wille, A. 1965. Las abejas atarrá de la región mesoamericana del género y subgénero *Trigona* (Apidae- Meliponini). Rev. Biol. Trop., 13(2) :271-291.

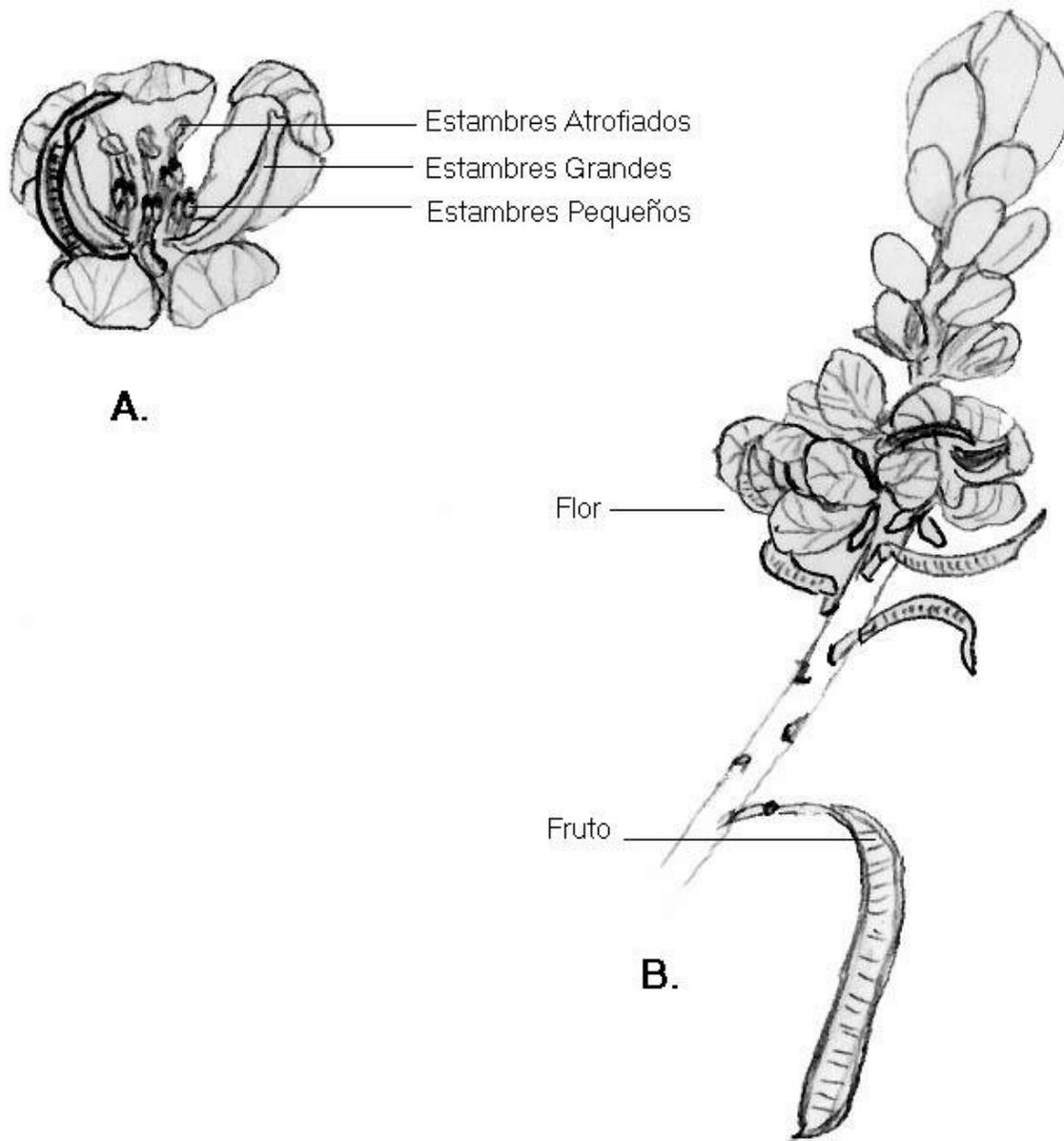
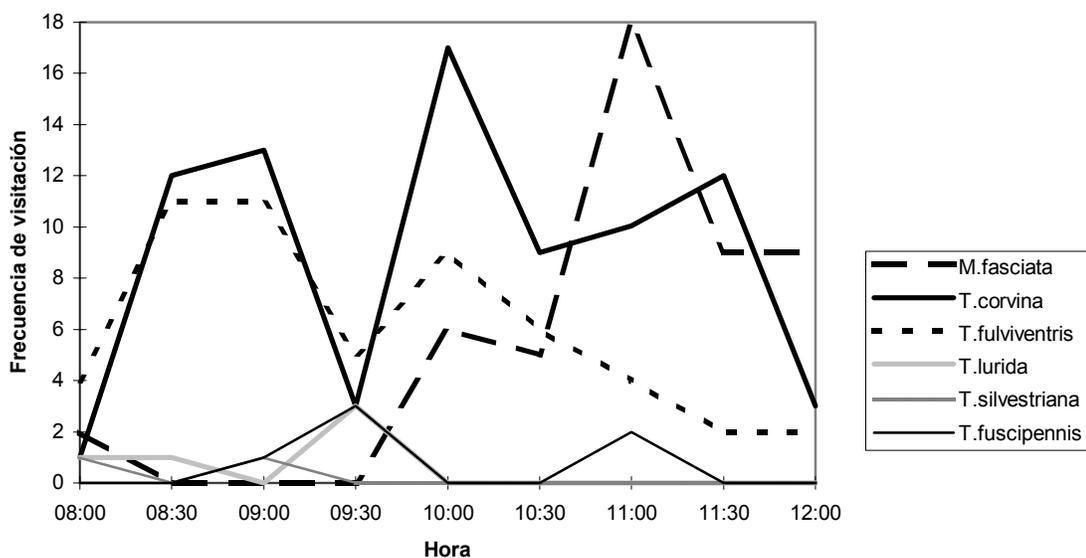
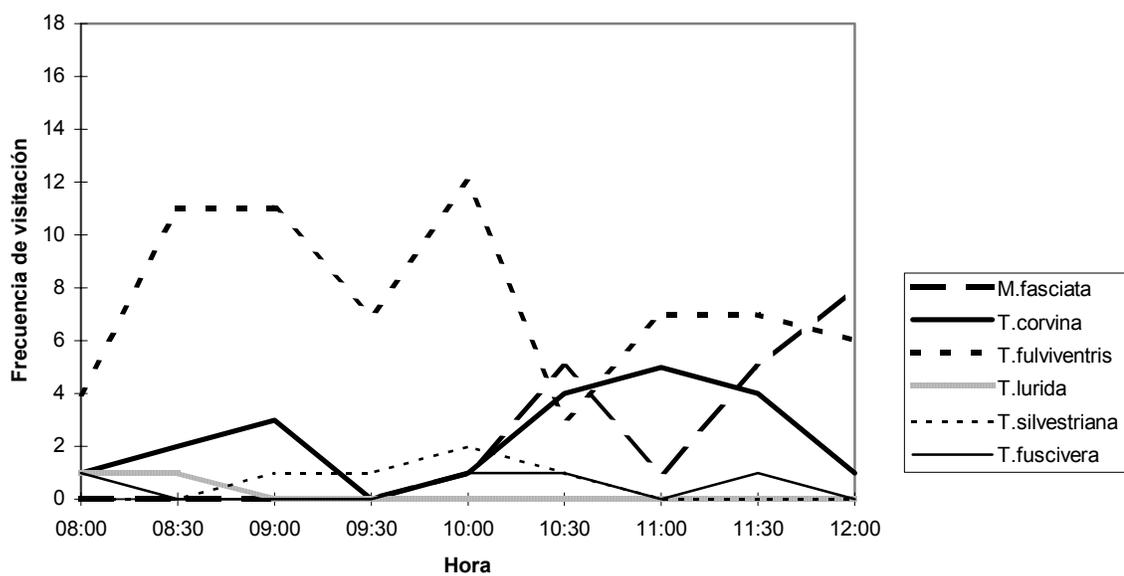


Fig. 1: Estructuras reproductivas de *Senna reticulata*. A. Flor con sus diferentes tipos de estambres. B. Inflorescencia donde se muestran frutos en diferentes estado de madurez.

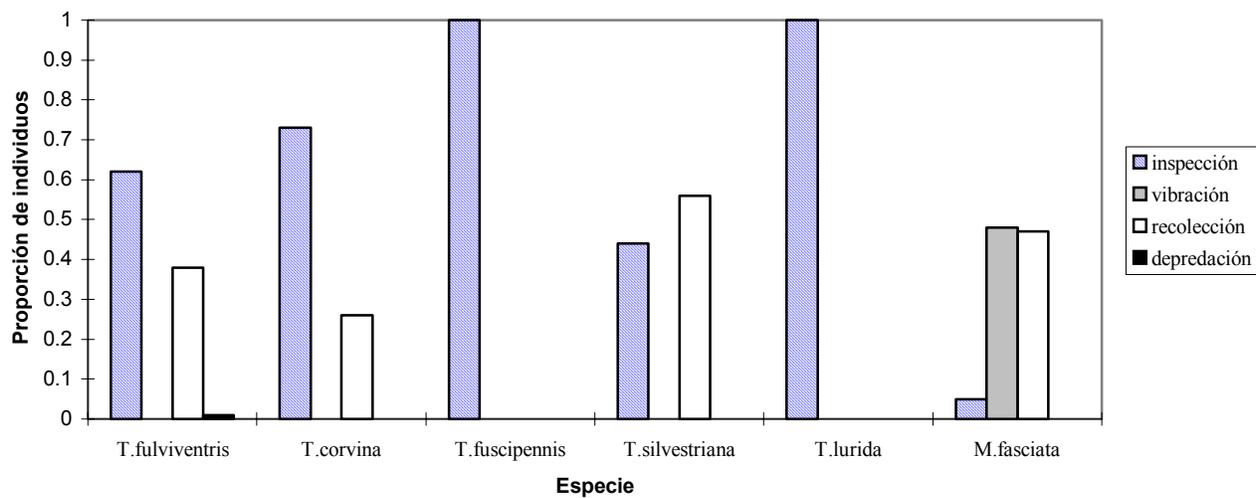


Día 1

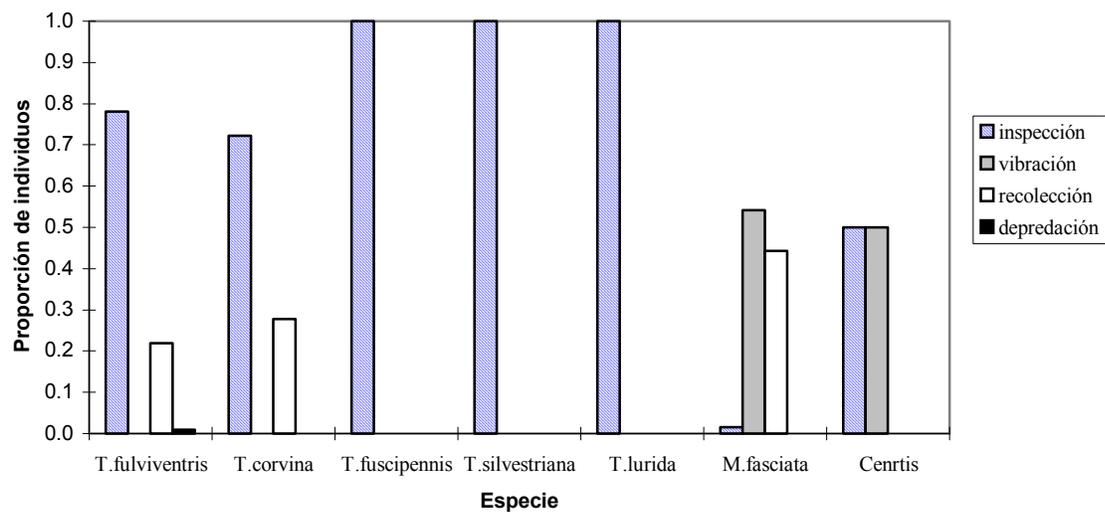


Día 2

Fig.2 Actividad de las especies visitantes durante los dos días de observaciones.



Día 1



Día 2

Fig.3 Comportamiento de las especies de abejas que visitan las inflorescencias de *Senna reticulata*.

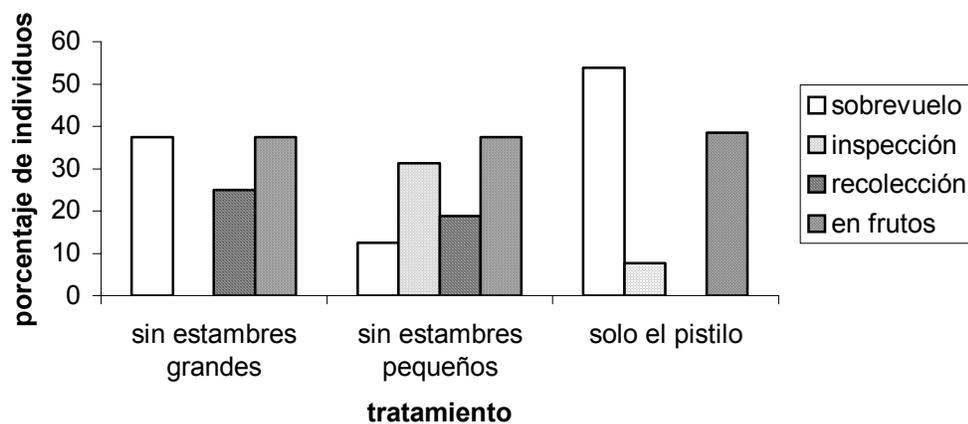


Fig.4. Experimento realizado con los diferentes tipos de estambres de las flores de *Senna reticulata*.

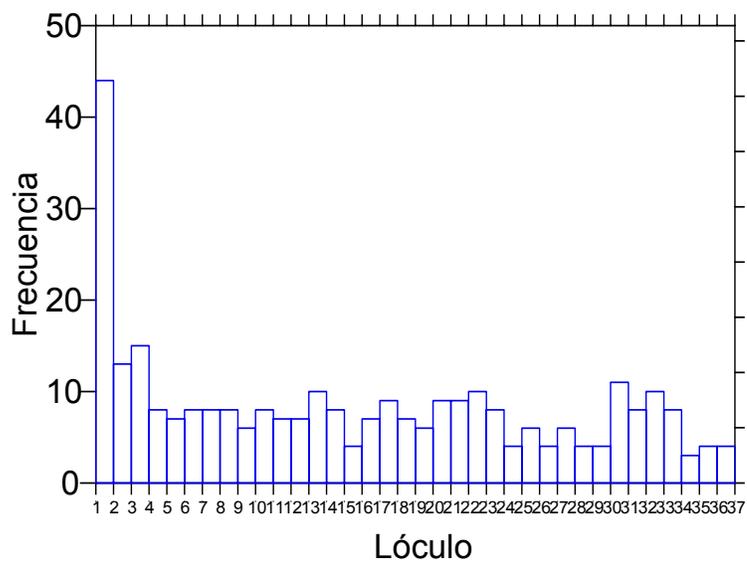


Fig. 5 Frecuencia y posición de los abortos en el fruto de *Senna reticulata*.

Anexos

Número de individuos registrados por parche de *Senna reticulata*. Tf = *Trigona fulviventris*, Ts=*Trigona silvestriana*, Tc=*Trigona corvina*, Tu=*Trigona fuscipennis*, Tl=*Tetragona lurida*, Mf=*Melipona fasciata*, C=*Centris* sp.

DIA	HORA	PARCHE	ESPECIE	# INDIV	DIA	HORA	PARCHE	ESPECIE	# INDIV
1	8:00	1	Tf	1	2	8:00	1	Tf	2
1	8:00	1	Tp	1	2	8:00	1	Tp	1
1	8:00	1	Ts	1	2	8:30	1	Tf	4
1	8:00	1	Tc	1	2	8:30	1	Tp	1
1	8:00	1	Mf	1	2	9:00	1	Tf	3
1	8:30	1	Tf	3	2	9:00	1	Tc	3
1	8:30	1	Tc	1	2	9:30	1	Tf	1
1	8:30	1	Tp	1	2	9:30	1	Mf	1
1	9:00	1	Tf	8	2	10:00	1	Tf	2
1	9:00	1	Ts	1	2	10:30	1	Ts	1
1	9:00	1	Tu	1	2	11:00	1	Tc	1
1	9:00	1	Tc	1	2	11:30	1	Tf	3
1	9:30	1	Tu	3	2	11:30	1	Tc	1
1	9:30	1	Tf	3	2	11:30	1	Tu	1
1	10:00	1	Mf	5	2	12:00	1	Tc	1
1	10:00	1	Tf	3	2	12:00	1	Tf	3
1	10:30	1	Mf	2	2	12:00	1	Mf	9
1	10:30	1	Tf	5	2	8:00	2	Tf	1
1	11:00	1	Tf	3	2	8:30	2	Tf	1
1	11:00	1	Mf	6	2	9:00	2	Tf	4
1	11:00	1	Tu	2	2	9:30	2	Tf	1
1	11:30	1	Tc	3	2	10:00	2	Tf	4
1	11:30	1	Mf	3	2	10:30	2	Mf	1
1	11:30	1	Tf	2	2	11:00	2	Tf	4
1	12:00	1	Mf	6	2	11:30	2	Tf	1
1	12:00	1	Tf	1	2	11:30	2	Tf	1
1	8:00	2	Mf	1	2	12:00	2	Mf	3
1	8:00	2	Tf	1	2	8:30	3	Tf	3
1	8:30	2	Tf	2	2	8:30	3	Tc	2
1	8:30	2	Tc	1	2	9:00	3	Tf	1

Frecuencia de comportamiento para cada especie. Tf = *Trigona fulviventris*, Ts=*Trigona silvestriana*, Tc=*Trigona corvina*, Tu=*Trigona fuscipennis*, Tl=*Tetragona lurida*, Mf=*Melipona fasciata*, C=*Centris* sp.

DIA 1	Tf	Tc	Tu	Ts	Tp	Mf	DIA 2	Tf	Tc	Tu	Ts	Tp	Mf	C
inspección	66	93	7	4	2	35	inspección	57	13	5	6	2	3	4
vibración	0	0	0	0	0	367	vibración	0	0	0	0	0	109	4
recolección	40	33	0	5	0	363	recolección	16	5	0	0	0	89	0
depredación	1	0	0	0	0	0	depredación	1	0	0	0	0	0	0
Total	106	126	7	9	2	765	Total	73	18	5	6	2	201	8

Frecuencia de comportamiento según tratamiento. Tratamiento 1=Flor sin estambres grandes, 2=Flor sin estambres pequeños, 3=Flor sin estambres grandes y pequeños. Tf = *Trigona fulviventris*, Ts=*Trigona silvestriana*, Tc=*Trigona corvina*, Tu=*Trigona fuscipennis*, Tl=*Tetragona lurida*, Mf=*Melipona fasciata*.

TRATAMIENTO	ESPECIE	COMPORTEAMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	COMPORTEAMIENTO
1	M	0	2	Tc	5
1	Tc	0	2	Tc	5
1	Tc	0	2	Tc	5
1	Tc	4	2	Tc	5
1	Tu	4	2	Tc	5
1	Tu	5	2	Tf	4
1	Tu	5	2	Tf	4
1	Tu	5	2	Tu	1
2	M	1	2	Tu	1
2	M	1	2	Tu	1
2	M	1	2	Tu	4
2	M	1	2	Tu	4
2	Tc	0	2	Tu	4
2	Tc	0	3	M	0
2	Tc	0	3	Tc	0
2	Tc	0	3	Tc	0
2	Tc	1	3	Tc	0
2	Tc	1	3	Tc	5
2	Tc	1	3	Tc	5
2	Tc	4	3	Tc	5
2	Tc	5	3	Tf	0
2	Tc	5	3	Tf	0
2	Tc	5	3	Tf	0
2	Tc	5	3	Tf	1
2	Tc	5	3	Tp	5
2	Tc	5	3	Tp	5
2	Tc	5			

Ubicación de abortos en cada fruto según lóculo.

FRUTO	LÓCULO	ABORTO	FRUTO	LÓCULO	ABORTO	FRUTO	LÓCULO	ABORTO
1	1	1	18	1	0	35	1	1
1	2	0	18	2	0	35	2	0
1	3	0	18	3	0	35	3	0
1	4	0	18	4	1	35	4	0
1	5	0	18	5	0	35	5	0
1	6	0	18	6	0	35	6	0
1	7	0	18	7	0	35	7	0
1	8	0	18	8	0	35	8	0
1	9	0	18	9	0	35	9	0
1	10	0	18	10	0	35	10	0
1	11	0	18	11	0	35	11	0
1	12	1	18	12	0	35	12	0
1	13	0	18	13	0	35	13	1
1	14	0	18	14	0	35	14	0
1	15	1	18	15	1	35	15	0
1	16	1	18	16	0	35	16	0
1	17	0	18	17	0	35	17	0
1	18	0	18	18	0	35	18	0
1	19	0	18	19	0	35	19	0
1	20	0	18	20	0	35	20	0
1	21	0	18	21	0	35	21	0
1	22	1	18	22	0	35	22	0
1	23	1	18	23	0	35	23	0
1	24	0	18	24	0	35	24	0
1	25	0	18	25	0	35	25	0
1	26	0	18	26	0	35	26	0
1	27	0	18	27	0	35	27	0
1	28	0	18	28	0	35	28	0
1	29	0	18	29	0	35	29	0
1	30	0	18	30	0	35	30	0
1	31	0	18	31	0	35	31	0
1	32	0	18	32	1	35	32	0
1	33	0	18	33	0	35	33	0
2	1	1	18	34	0	35	34	0
2	2	1	18	35	0	35	35	0
2	3	1	18	36	0	36	1	1
2	4	1	18	37	0	36	2	0
2	5	0	19	1	0	36	3	1
2	6	0	19	2	0	36	4	0
2	7	0	19	3	0	36	5	0
2	8	1	19	4	0	36	6	1
2	9	0	19	5	0	36	7	1
2	10	0	19	6	0	36	8	0
2	11	1	19	7	0	36	9	0
2	12	1	19	8	0	36	10	0
2	13	0	19	9	0	36	11	0
2	14	0	19	10	0	36	12	0
2	15	0	19	11	0	36	13	0
2	16	0	19	12	1	36	14	0
2	17	0	19	13	0	36	15	0
2	18	1	19	14	0	36	16	0
2	19	0	19	15	0	36	17	0
2	20	1	19	16	0	36	18	0
2	21	1	19	17	0	36	19	0
2	22	0	19	18	0	36	20	0
2	23	0	19	19	1	36	21	0
2	24	0	19	20	0	36	22	0
2	25	0	19	21	0	36	23	1
2	26	0	19	22	0	36	24	0
2	27	1	19	23	0	36	25	0
2	28	0	19	24	0	36	26	0
2	29	0	19	25	0	36	27	0
2	30	0	19	26	0	36	28	0
2	31	0	19	27	0	36	29	0
2	32	0	19	28	0	36	30	1
2	33	0	19	29	0	36	31	0
2	34	0	19	30	0	36	32	0
2	35	0	19	31	0	36	33	0

3	1	1	19	32	0	36	34	0
3	2	1	19	33	0	36	35	0
3	3	1	19	34	0	36	36	1
3	4	1	19	35	0	37	1	1
3	5	0	19	36	0	37	2	0
3	6	0	20	1	1	37	3	1
3	7	0	20	2	0	37	4	0
3	8	0	20	3	0	37	5	0
3	9	0	20	4	1	37	6	0
3	10	0	20	5	1	37	7	1
3	11	0	20	6	1	37	8	0
3	12	1	20	7	0	37	9	1
3	13	0	20	8	0	37	10	1
3	14	0	20	9	0	37	11	0
3	15	0	20	10	0	37	12	0
3	16	0	20	11	0	37	13	1
3	17	0	20	12	0	37	14	1
3	18	1	20	13	1	37	15	0
3	19	0	20	14	0	37	16	0
3	20	1	20	15	0	37	17	0
3	21	1	20	16	0	37	18	0
3	22	0	20	17	0	37	19	0
3	23	0	20	18	0	37	20	0
3	24	0	20	19	0	37	21	0
3	25	0	20	20	0	37	22	0
3	26	0	20	21	0	37	23	0
3	27	1	20	22	1	37	24	0
3	28	0	20	23	0	37	25	0
3	29	0	20	24	0	37	26	0
3	30	0	20	25	1	37	27	0
3	31	0	20	26	0	37	28	0
3	32	0	20	27	1	37	29	1
3	33	0	20	28	0	37	30	1
3	34	0	20	29	0	37	31	0
4	1	1	21	1	1	37	32	0
4	2	1	21	2	0	37	33	0
4	3	0	21	3	0	37	34	0
4	4	0	21	4	0	37	35	1
4	5	1	21	5	1	38	1	1
4	6	0	21	6	0	38	2	0
4	7	0	21	7	0	38	3	1
4	8	0	21	8	1	38	4	0
4	9	0	21	9	0	38	5	0
4	10	0	21	10	0	38	6	0
4	11	0	21	11	0	38	7	0
4	12	0	21	12	0	38	8	1
4	13	1	21	13	0	38	9	0
4	14	0	21	14	0	38	10	0
4	15	0	21	15	0	38	11	1
4	16	0	21	16	1	38	12	0
4	17	0	21	17	0	38	13	0
4	18	0	21	18	0	38	14	0
4	19	0	21	19	0	38	15	0
4	20	0	21	20	1	38	16	0
4	21	0	21	21	1	38	17	1
4	22	0	21	22	0	38	18	0
4	23	0	21	23	0	38	19	0
4	24	0	21	24	0	38	20	0
4	25	0	21	25	0	38	21	0
4	26	0	21	26	1	38	22	1
4	27	0	21	27	0	38	23	0
4	28	1	21	28	0	38	24	0
4	29	0	21	29	0	38	25	0
4	30	0	21	30	0	38	26	1
4	31	0	21	31	1	38	27	0
4	32	0	21	32	0	38	28	1
4	33	0	21	33	0	38	29	0
4	34	0	21	34	0	38	30	0
4	35	0	21	35	0	38	31	0
4	36	0	21	36	0	38	32	0

4	37	0	22	1	1	38	33	0
5	1	1	22	2	0	38	34	0
5	2	0	22	3	0	38	35	0
5	3	0	22	4	0	38	36	0
5	4	0	22	5	0	38	37	0
5	5	0	22	6	0	39	1	1
5	6	0	22	7	0	39	2	0
5	7	0	22	8	0	39	3	1
5	8	0	22	9	0	39	4	0
5	9	0	22	10	0	39	5	0
5	10	0	22	11	0	39	6	0
5	11	0	22	12	0	39	7	0
5	12	0	22	13	0	39	8	0
5	13	0	22	14	1	39	9	0
5	14	0	22	15	0	39	10	0
5	15	0	22	16	0	39	11	0
5	16	0	22	17	0	39	12	0
5	17	1	22	18	0	39	13	0
5	18	0	22	19	0	39	14	0
5	19	0	22	20	0	39	15	0
5	20	1	22	21	0	39	16	0
5	21	0	22	22	0	39	17	0
5	22	1	22	23	0	39	18	0
5	23	0	22	24	0	39	19	0
5	24	0	22	25	0	39	20	0
5	25	0	22	26	0	39	21	0
5	26	0	22	27	0	39	22	0
5	27	0	22	28	0	39	23	0
5	28	0	22	29	0	39	24	0
5	29	1	22	30	0	39	25	0
5	30	0	22	31	0	39	26	0
5	31	1	22	32	0	39	27	0
5	32	0	22	33	0	39	28	0
5	33	0	22	34	0	39	29	0
5	34	0	22	35	0	39	30	1
5	35	0	22	36	0	39	31	0
5	36	0	22	37	0	39	32	0
5	37	0	23	1	1	39	33	0
6	1	1	23	2	0	39	34	0
6	2	0	23	3	0	39	35	0
6	3	0	23	4	1	39	36	0
6	4	0	23	5	0	39	37	0
6	5	0	23	6	0	39	38	0
6	6	0	23	7	0	40	1	1
6	7	0	23	8	0	40	2	0
6	8	0	23	9	0	40	3	0
6	9	0	23	10	0	40	4	0
6	10	0	23	11	0	40	5	0
6	11	0	23	12	0	40	6	0
6	12	0	23	13	0	40	7	0
6	13	0	23	14	1	40	8	1
6	14	0	23	15	0	40	9	0
6	15	0	23	16	0	40	10	0
6	16	1	23	17	1	40	11	1
6	17	1	23	18	0	40	12	0
6	18	0	23	19	0	40	13	0
6	19	0	23	20	0	40	14	0
6	20	0	23	21	0	40	15	0
6	21	0	23	22	1	40	16	0
6	22	0	23	23	0	40	17	1
6	23	0	23	24	0	40	18	0
6	24	0	23	25	1	40	19	0
6	25	0	23	26	0	40	20	0
6	26	0	23	27	0	40	21	0
6	27	0	23	28	0	40	22	1
6	28	0	23	29	0	40	23	0
6	29	0	23	30	0	40	24	0
6	30	0	23	31	0	40	25	0
6	31	0	23	32	0	40	26	0
6	32	0	23	33	0	40	27	0

6	33	0	23	34	0	40	28	0
6	34	0	24	1	1	40	29	0
6	35	0	24	2	0	40	30	0
6	36	0	24	3	1	40	31	0
7	1	1	24	4	0	40	32	0
7	2	0	24	5	1	40	33	1
7	3	0	24	6	1	40	34	0
7	4	0	24	7	1	40	35	0
7	5	0	24	8	0	40	36	0
7	6	0	24	9	1	41	1	1
7	7	0	24	10	0	41	2	0
7	8	0	24	11	1	41	3	1
7	9	0	24	12	0	41	4	0
7	10	0	24	13	1	41	5	0
7	11	0	24	14	0	41	6	0
7	12	0	24	15	0	41	7	0
7	13	0	24	16	1	41	8	0
7	14	0	24	17	0	41	9	1
7	15	0	24	18	1	41	10	0
7	16	0	24	19	0	41	11	0
7	17	0	24	20	1	41	12	0
7	18	0	24	21	0	41	13	0
7	19	0	24	22	0	41	14	0
7	20	0	24	23	1	41	15	0
7	21	1	24	24	0	41	16	0
7	22	0	24	25	1	41	17	0
7	23	1	24	26	0	41	18	0
7	24	0	24	27	0	41	19	0
7	25	0	24	28	0	41	20	1
7	26	0	24	29	0	41	21	0
7	27	0	24	30	1	41	22	0
7	28	0	24	31	1	41	23	0
7	29	0	24	32	0	41	24	0
7	30	0	24	33	0	41	25	0
7	31	0	25	1	1	41	26	0
7	32	0	25	2	0	41	27	0
7	33	0	25	3	0	41	28	0
7	34	0	25	4	0	41	29	0
7	35	0	25	5	0	41	30	0
7	36	0	25	6	0	41	31	0
8	1	1	25	7	0	41	32	0
8	2	0	25	8	0	41	33	0
8	3	0	25	9	0	41	34	0
8	4	0	25	10	0	41	35	0
8	5	0	25	11	0	42	1	1
8	6	1	25	12	0	42	2	0
8	7	0	25	13	0	42	3	0
8	8	0	25	14	1	42	4	0
8	9	0	25	15	0	42	5	0
8	10	1	25	16	0	42	6	0
8	11	0	25	17	0	42	7	0
8	12	0	25	18	1	42	8	1
8	13	0	25	19	1	42	9	0
8	14	0	25	20	0	42	10	1
8	15	0	25	21	0	42	11	1
8	16	1	25	22	0	42	12	0
8	17	0	25	23	0	42	13	0
8	18	0	25	24	0	42	14	0
8	19	0	25	25	0	42	15	0
8	20	0	25	26	0	42	16	0
8	21	0	25	27	0	42	17	1
8	22	0	25	28	0	42	18	0
8	23	0	25	29	0	42	19	0
8	24	1	25	30	0	42	20	0
8	25	0	25	31	0	42	21	0
8	26	0	25	32	1	42	22	1
8	27	0	25	33	0	42	23	0
8	28	0	25	34	0	42	24	0
8	29	0	25	35	0	42	25	0
8	30	0	25	36	0	42	26	0

8	31	0	26	1	1	42	27	0
8	32	0	26	2	1	42	28	0
8	33	0	26	3	1	42	29	0
8	34	0	26	4	0	42	30	0
8	35	0	26	5	0	42	31	0
9	1	1	26	6	0	42	32	0
9	2	0	26	7	0	42	33	0
9	3	0	26	8	0	42	34	0
9	4	0	26	9	0	42	35	0
9	5	0	26	10	0	43	1	1
9	6	0	26	11	0	43	2	0
9	7	0	26	12	0	43	3	0
9	8	0	26	13	1	43	4	0
9	9	0	26	14	0	43	5	0
9	10	1	26	15	0	43	6	0
9	11	0	26	16	0	43	7	0
9	12	0	26	17	0	43	8	1
9	13	0	26	18	0	43	9	0
9	14	0	26	19	0	43	10	0
9	15	0	26	20	0	43	11	0
9	16	0	26	21	0	43	12	0
9	17	0	26	22	0	43	13	0
9	18	0	26	23	0	43	14	0
9	19	0	26	24	0	43	15	1
9	20	0	26	25	0	43	16	0
9	21	0	26	26	0	43	17	0
9	22	0	26	27	1	43	18	0
9	23	0	26	28	0	43	19	0
9	24	0	26	29	0	43	20	0
9	25	0	26	30	0	43	21	1
9	26	0	26	31	0	43	22	0
9	27	1	26	32	0	43	23	0
9	28	0	26	33	0	43	24	0
9	29	0	26	34	0	43	25	0
9	30	1	26	35	0	43	26	0
9	31	0	26	36	0	43	27	0
9	32	1	27	1	1	43	28	0
9	33	1	27	2	1	43	29	0
9	34	0	27	3	1	43	30	1
9	35	0	27	4	0	43	31	0
10	1	1	27	5	1	43	32	0
10	2	0	27	6	1	43	33	1
10	3	1	27	7	0	43	34	0
10	4	0	27	8	0	43	35	0
10	5	0	27	9	0	43	36	0
10	6	1	27	10	0	44	1	1
10	7	1	27	11	0	44	2	0
10	8	1	27	12	0	44	3	0
10	9	0	27	13	0	44	4	0
10	10	1	27	14	0	44	5	0
10	11	0	27	15	0	44	6	0
10	12	0	27	16	0	44	7	0
10	13	0	27	17	0	44	8	0
10	14	0	27	18	0	44	9	0
10	15	0	27	19	0	44	10	0
10	16	0	27	20	1	44	11	0
10	17	0	27	21	1	44	12	0
10	18	1	27	22	0	44	13	0
10	19	0	27	23	0	44	14	0
10	20	0	27	24	0	44	15	0
10	21	0	27	25	0	44	16	0
10	22	0	27	26	0	44	17	0
10	23	0	27	27	0	44	18	1
10	24	1	27	28	0	44	19	0
10	25	0	27	29	1	44	20	0
10	26	0	27	30	0	44	21	0
10	27	0	27	31	0	44	22	0
10	28	0	27	32	0	44	23	0
10	29	1	27	33	0	44	24	0
10	30	0	27	34	1	44	25	0

10	31	1	27	35	0	44	26	0
10	32	1	27	36	0	44	27	0
10	33	1	28	1	1	44	28	0
10	34	1	28	2	0	44	29	0
10	35	1	28	3	0	44	30	0
11	1	1	28	4	0	44	31	0
11	2	1	28	5	0	44	32	1
11	3	1	28	6	0	44	33	0
11	4	0	28	7	0	44	34	0
11	5	0	28	8	0	44	35	0
11	6	0	28	9	0	45	1	1
11	7	0	28	10	0	45	2	0
11	8	0	28	11	0	45	3	0
11	9	0	28	12	0	45	4	0
11	10	0	28	13	0	45	5	0
11	11	0	28	14	1	45	6	0
11	12	0	28	15	0	45	7	0
11	13	0	28	16	0	45	8	0
11	14	0	28	17	0	45	9	0
11	15	0	28	18	0	45	10	0
11	16	0	28	19	0	45	11	0
11	17	0	28	20	0	45	12	0
11	18	0	28	21	0	45	13	1
11	19	0	28	22	0	45	14	0
11	20	0	28	23	0	45	15	0
11	21	0	28	24	0	45	16	0
11	22	0	28	25	0	45	17	0
11	23	0	28	26	0	45	18	0
11	24	0	28	27	0	45	19	0
11	25	0	28	28	0	45	20	1
11	26	1	28	29	0	45	21	0
11	27	0	28	30	0	45	22	0
11	28	0	28	31	0	45	23	0
11	29	0	28	32	0	45	24	0
11	30	0	28	33	1	45	25	0
11	31	1	29	1	1	45	26	0
11	32	0	29	2	1	45	27	0
11	33	0	29	3	0	45	28	1
11	34	1	29	4	0	45	29	0
11	35	0	29	5	0	45	30	1
12	1	1	29	6	0	45	31	0
12	2	1	29	7	0	45	32	0
12	3	1	29	8	0	45	33	0
12	4	1	29	9	0	45	34	0
12	5	1	29	10	0	45	35	0
12	6	0	29	11	0	45	36	1
12	7	0	29	12	0	45	37	0
12	8	1	29	13	0	46	1	0
12	9	0	29	14	0	46	2	0
12	10	0	29	15	0	46	3	0
12	11	0	29	16	0	46	4	0
12	12	0	29	17	0	46	5	0
12	13	1	29	18	0	46	6	0
12	14	0	29	19	0	46	7	0
12	15	0	29	20	0	46	8	0
12	16	0	29	21	0	46	9	0
12	17	0	29	22	0	46	10	0
12	18	0	29	23	0	46	11	0
12	19	0	29	24	0	46	12	1
12	20	0	29	25	0	46	13	0
12	21	0	29	26	0	46	14	0
12	22	0	29	27	0	46	15	0
12	23	0	29	28	0	46	16	0
12	24	0	29	29	0	46	17	0
12	25	1	29	30	1	46	18	0
12	26	0	29	31	0	46	19	0
12	27	0	29	32	0	46	20	0
12	28	0	29	33	0	46	21	0
12	29	0	29	34	0	46	22	1
12	30	1	29	35	0	46	23	0

12	31	0	30	1	1	46	24	0
12	32	0	30	2	0	46	25	0
12	33	1	30	3	0	46	26	0
12	34	0	30	4	0	46	27	0
13	1	1	30	5	0	46	28	0
13	2	0	30	6	0	46	29	0
13	3	0	30	7	0	46	30	0
13	4	0	30	8	0	46	31	0
13	5	0	30	9	1	46	32	0
13	6	1	30	10	0	46	33	1
13	7	0	30	11	0	46	34	0
13	8	0	30	12	1	47	1	1
13	9	0	30	13	0	47	2	0
13	10	0	30	14	1	47	3	0
13	11	0	30	15	0	47	4	0
13	12	0	30	16	1	47	5	1
13	13	0	30	17	0	47	6	0
13	14	0	30	18	0	47	7	1
13	15	1	30	19	0	47	8	0
13	16	0	30	20	0	47	9	0
13	17	0	30	21	0	47	10	0
13	18	1	30	22	1	47	11	0
13	19	0	30	23	1	47	12	0
13	20	0	30	24	1	47	13	0
13	21	0	30	25	0	47	14	0
13	22	1	30	26	0	47	15	0
13	23	0	30	27	0	47	16	0
13	24	0	30	28	0	47	17	1
13	25	0	30	29	0	47	18	0
13	26	0	30	30	0	47	19	1
13	27	1	30	31	1	47	20	0
13	28	0	30	32	0	47	21	0
13	29	0	30	33	0	47	22	0
13	30	0	30	34	0	47	23	0
13	31	1	31	1	1	47	24	0
13	32	1	31	2	1	47	25	1
13	33	1	31	3	0	47	26	0
13	34	0	31	4	0	47	27	0
14	1	1	31	5	0	47	28	0
14	2	0	31	6	0	47	29	0
14	3	0	31	7	0	47	30	0
14	4	0	31	8	0	47	31	0
14	5	0	31	9	1	47	32	1
14	6	0	31	10	0	47	33	0
14	7	1	31	11	0	47	34	0
14	8	0	31	12	0	47	35	0
14	9	0	31	13	0	47	36	1
14	10	0	31	14	0	48	1	1
14	11	1	31	15	0	48	2	0
14	12	0	31	16	0	48	3	0
14	13	0	31	17	0	48	4	0
14	14	0	31	18	0	48	5	0
14	15	0	31	19	0	48	6	0
14	16	0	31	20	0	48	7	0
14	17	0	31	21	1	48	8	0
14	18	0	31	22	0	48	9	0
14	19	0	31	23	0	48	10	1
14	20	0	31	24	0	48	11	0
14	21	0	31	25	0	48	12	0
14	22	0	31	26	0	48	13	0
14	23	0	31	27	0	48	14	0
14	24	1	31	28	0	48	15	0
14	25	0	31	29	0	48	16	0
14	26	0	31	30	0	48	17	0
14	27	0	31	31	0	48	18	0
14	28	0	31	32	0	48	19	1
14	29	0	31	33	0	48	20	0
14	30	0	31	34	0	48	21	0
14	31	0	31	35	0	48	22	0
14	32	0	32	1	1	48	23	1

14	33	0	32	2	0	48	24	0
14	34	0	32	3	0	48	25	0
14	35	0	32	4	0	48	26	0
14	36	0	32	5	0	48	27	0
15	1	0	32	6	0	48	28	1
15	2	1	32	7	1	48	29	0
15	3	0	32	8	0	48	30	0
15	4	0	32	9	0	48	31	0
15	5	0	32	10	0	48	32	0
15	6	1	32	11	0	48	33	0
15	7	0	32	12	0	48	34	0
15	8	0	32	13	0	48	35	1
15	9	0	32	14	0	48	36	0
15	10	1	32	15	0	48	37	0
15	11	1	32	16	0	48	38	0
15	12	1	32	17	0	49	1	0
15	13	0	32	18	0	49	2	1
15	14	0	32	19	0	49	3	0
15	15	0	32	20	0	49	4	0
15	16	0	32	21	0	49	5	0
15	17	1	32	22	0	49	6	0
15	18	0	32	23	0	49	7	0
15	19	0	32	24	0	49	8	0
15	20	0	32	25	0	49	9	0
15	21	0	32	26	0	49	10	0
15	22	0	32	27	0	49	11	0
15	23	0	32	28	0	49	12	0
15	24	0	32	29	0	49	13	1
15	25	0	32	30	0	49	14	1
15	26	0	32	31	0	49	15	0
15	27	0	32	32	0	49	16	0
15	28	0	32	33	0	49	17	0
15	29	0	32	34	0	49	18	0
15	30	0	32	35	0	49	19	1
15	31	0	32	36	0	49	20	0
15	32	0	32	37	0	49	21	1
15	33	0	32	38	0	49	22	0
15	34	0	33	1	11	49	23	1
15	35	1	33	2	1	49	24	0
15	36	1	33	3	1	49	25	0
16	1	1	33	4	1	49	26	0
16	2	1	33	5	0	49	27	0
16	3	1	33	6	0	49	28	0
16	4	0	33	7	1	49	29	0
16	5	0	33	8	0	49	30	0
16	6	0	33	9	0	49	31	0
16	7	0	33	10	0	49	32	1
16	8	0	33	11	0	49	33	0
16	9	0	33	12	0	49	34	0
16	10	0	33	13	0	49	35	0
16	11	0	33	14	0			
16	12	0	33	15	0			
16	13	1	33	16	0			
16	14	1	33	17	0			
16	15	0	33	18	0			
16	16	0	33	19	0			
16	17	0	33	20	0			
16	18	0	33	21	0			
16	19	0	33	22	0			
16	20	0	33	23	0			
16	21	0	33	24	0			
16	22	0	33	25	1			
16	23	0	33	26	0			
16	24	0	33	27	0			
16	25	0	33	28	0			
16	26	0	33	29	0			
16	27	0	33	30	1			
16	28	0	33	31	0			
16	29	0	33	32	0			
16	30	0	33	33	0			

16	31	0	33	34	0
16	32	0	33	35	0
16	33	0	33	36	0
16	34	0	34	1	1
16	35	0	34	2	0
16	36	0	34	3	0
17	1	1	34	4	0
17	2	0	34	5	0
17	3	0	34	6	0
17	4	1	34	7	0
17	5	0	34	8	0
17	6	0	34	9	0
17	7	0	34	10	0
17	8	0	34	11	0
17	9	1	34	12	0
17	10	1	34	13	0
17	11	0	34	14	0
17	12	0	34	15	0
17	13	0	34	16	0
17	14	0	34	17	1
17	15	0	34	18	0
17	16	1	34	19	0
17	17	0	34	20	1
17	18	0	34	21	0
17	19	1	34	22	0
17	20	0	34	23	1
17	21	1	34	24	0
17	22	0	34	25	0
17	23	0	34	26	0
17	24	0	34	27	0
17	25	0	34	28	0
17	26	1	34	29	0
17	27	0	34	30	1
17	28	0	34	31	0
17	29	0	34	32	1
17	30	0	34	33	0
17	31	1	34	34	0
17	32	1	34	35	0
17	33	0	34	36	0
17	34	0	34	37	0
17	35	0	34	38	0
17	36	0			

Efecto de la duración, del colector y del sustrato en el muestreo de macroinvertebrados acuáticos

Eduardo Chacón

Coordinadora: Monika Springer

Los macroinvertebrados de agua dulce se encuentran en todos lados, aún los ambientes más contaminados o extremadamente lóticos contienen algunos representantes de estos diversos e importantes organismos (Ward 1992, Hauer y Resh 1996). Debido a su importancia dentro de las comunidades acuáticas, como un eslabón fundamental en las redes alimenticias y a su diversidad y abundancia, el estudio de los macroinvertebrados es esencial para conocer la ecología de los ambientes acuáticos (Hauer y Resh 1996).

Los procesos hidrológicos, recursos alimenticios, dinámica de nutrientes, vegetación riparia y muchos otros factores, afectan íntimamente la estructura y función de los ecosistemas acuáticos, estos factores pueden ser a la vez afectados por varias influencias antropogénicas (Hauer y Resh 1996, Resh *et al* 1996). En respuesta a los cambios ambientales cambia la composición de especies (Hauer y Resh 1996), por esto el uso de organismos para valorar la calidad de agua ha sido una práctica utilizada desde principios del siglo pasado y que se ha desarrollado ampliamente en las últimas décadas en Estados Unidos y Europa (Resh *et al* 1996, Rosenberg y Resh 1996).

Rosenberg y Resh (1996) resumen las ventajas y dificultades de utilizar los macroinvertebrados para el monitoreo biológico de las aguas. Los índices bióticos están basados en que la tolerancia a la contaminación difiere entre varios organismos, por lo tanto están dados por la comunidad de macroinvertebrados y el número de cada taxón en proporción al total (Resh *et al* 1996).

Es por eso que, cuando se hacen estudios de calidad de agua utilizando macroinvertebrados, es necesario tener una buena representación de la composición de la comunidad del sitio. Al respecto, se han hecho numerosos trabajos acerca de cuales son los métodos más apropiados para proveer un muestreo cualitativo (riqueza de taxa) rápido y confiable que sirva para hacer una valoración confiable de la calidad de agua (Resh *et al* 1996, Rosenberg y Resh 1996).

Muchas de las recomendaciones dadas son las de coleccionar en diferente sustrato, utilizar diferente tamaño de red, escoger bien los sitios de muestreo, la frecuencia de muestreo y el tamaño de la muestra (Lenat 1988, Hauer y Resh 1996, Merritt y Cummins 1996, Merritt *et al* 1996, Resh *et al* 1996, Rosenberg y Resh 1996). Muchas personas utilizan el tiempo como unidad de esfuerzo de muestreo (Lenat 1988, Resh *et al* 1996), sin embargo no se han hecho estudios sobre cuanto es el esfuerzo en tiempo que debe hacer un colector, para obtener una muestra representativa de un lugar, además de si este esfuerzo varía de persona a persona, ya que es conocido que dependiendo del colector, las muestras también varían (Lenat 1988, Merritt *et al* 1996).

Por lo tanto, el objetivo de este estudio es de calcular cual es el tiempo necesario para que una persona pueda obtener una muestra representativa de un sitio, y así poder tener una valoración confiable de la calidad del agua. Otros objetivos del trabajo son de ver si las diferencias en los colectores son realmente significativas y si hay influencia del sustrato.

Métodos

Este trabajo se realizó entre el 20 y el 22 de enero del 2000 en Golfito, provincia de Puntarenas. En los dos primeros días se trabajó en la quebrada El Naranjal. Esta quebrada viene de un bosque poco alterado y el sitio escogido tiene poca alteración humana, que es producida principalmente por turistas que van a disfrutar de las cascadas. En el tercer día se trabajó en el río La Purruja; este río está más alterado, debido a que está rodeado por algunas casas y pasa por campos agrícolas.

Todos los muestreos fueron hechos por seis personas y utilizando la inspección visual. Una de las personas tenía experiencia en colectas de este tipo, mientras que el resto eran colectores sin experiencia. La muestra de cada persona se mantuvo por separado. En el primer día se coleccionaron los insectos que se encuentran en la hojarasca sumergida en el agua. Las colectas se hicieron en 5 períodos de tiempo, uno de 60 minutos, uno de 40, uno de 20, y dos de 10 minutos (10a y 10b), para un total de 2 horas 20 minutos. En cada período de tiempo se coleccionaban los insectos utilizando pinzas y se echaban en un frasco diferente con alcohol. En el segundo día se coleccionaron insectos que utilizan las piedras como sustrato, las colectas se hicieron en períodos de tiempo iguales al primer día.

El tercer día se colectó en la hojarasca y en las piedras. En cada sustrato se colectó durante 7 períodos de 10 minutos, para un total de 2 horas 20 minutos. Los insectos colectados cada 10 minutos se guardaron en un frasco diferente.

Antes de todos los muestreos se hizo una práctica de 10 minutos para que los colectores nuevos aprendieran a ver lo que se iba a coleccionar.

Las colectas luego fueron llevadas al laboratorio donde se identificó cada organismo hasta dónde fuera posible (familia o género). En los 2 primeros días se contó la frecuencia de cada taxón diferente, que había en cada una de las muestras. En el tercer día solamente se contó el número total de individuos que habían en cada muestra, debido a que la muestra era muy grande.

Como la metodología del tiempo de muestreo en los días 1 y 2 (El Naranjal) fue diferente a la usada en el día 3 (La Purruja), para los días 1 y 2 se hizo un gráfico de tasas encontrados en cada tiempo de muestreo y para el día 3 se hizo un gráfico de tasas acumulados cada 10 minutos de muestreo. Esto con el fin de hacer los tiempos de ambos sitios más comparativos.

Para calcular si había diferencias en el número de individuos colectados entre el colector con experiencia y los colectores sin experiencia se hicieron pruebas de chi cuadrado para cada sitio y sustrato en que se hizo un muestreo. Para ver si hay diferencias entre los sustratos en cuanto al número de tasas encontrados se hizo una prueba de chi cuadrado y se calculó un índice de similitud de Jaccard. Además se hicieron pruebas de chi cuadrado para comparar los sitios y los sustratos en cuanto al número de tasas e individuos colectados.

Resultados

En total se colectaron 67 tasas diferentes en 4034 individuos. Para ambos sitios, El Naranjal y La Purruja, no hay diferencia entre las piedras y la hojarasca en cuanto al número de tasas encontrados (El Naranjal: $\chi^2 = 1.66$, g.l. = 1, $p = 0.2$; La Purruja: $\chi^2 = 0.38$, g.l. = 1, $p = 0.54$) (Cuadro 1). Tampoco hay diferencia entre El Naranjal y La Purruja en cuanto a la proporción de tasas encontrados en la hojarasca y las piedras ($\chi^2 = 0.26$, g.l. = 1, $p = 0.61$) (Cuadro 1). Se encontraron más individuos en la hojarasca que en las piedras, tanto en el tanto en El Naranjal ($\chi^2 = 8.49$, g.l. = 1, $p = 0.003$), como en La Purruja ($\chi^2 = 6.05$, g.l. = 1, $p = 0.01$), entre ambos sitios no hay diferencia en las proporciones ($\chi^2 = 0.73$, g.l. = 1, $p = 0.39$) (Cuadro 1). El número de tasas se mantuvo en aumento conforme se aumentó el esfuerzo de muestreo (Figuras. 1 y 2). Sin embargo en el primer esfuerzo de 10 minutos / persona que se hizo en las piedras de El Naranjal se encontraron más tasas que los que se encontraron en los otros periodos de muestreo de 10, 20 y 40 minutos / persona de esfuerzo (Figura 1).

Se encontró que por día y por sustrato, la cantidad de individuos colectados por el colector con experiencia fue mayor que la cantidad de individuos colectados por el resto de los colectores sin experiencia (Cuadro 2), la proporción de individuos colectados por los colectores sin experiencia y el colector con experiencia es diferente en los tres días de colecta ($\chi^2 = 10.02$, g.l. = 3, $p = 0.01$). Esta diferencia se debe principalmente a que en la hojarasca de El Naranjal, el colector con experiencia colectó más de la mitad de lo que colectaron los colectores sin experiencia, mientras que en los otros días, el colector con experiencia colectó menos de la mitad de lo que colectaron los colectores sin experiencia (Cuadro 2).

En cuanto al sustrato, no se encontró diferencias en el número de tasas encontrados en la hojarasca y las piedras ($\chi^2 = 0.54$, g.l. = 1, $p > 0.05$) (cuadro 1). Sin embargo, estos sustratos parecen ser muy diferentes (Jaccard = 0.45) (Cuadro 3), ya que de 67 tasas encontrados en total, entre ambos sustratos sólo comparten 30, del resto hay 25 que sólo se encuentran en la hojarasca y 12 que sólo se encuentran en las piedras. En cuanto a los sitios, se encontraron más tasas en El Naranjal que en La Purruja ($\chi^2 = 12.65$, g.l. = 1, $p < 0.05$, los valores esperados están sacados de acuerdo al esfuerzo de muestreo) (cuadro 1), pero mucho más abundancia de individuos en La Purruja ($\chi^2 = 1712.3$, g.l.=1, $p < 0.001$) (cuadro 1), por lo que parece que El Naranjal es más diverso que La Purruja (Cuadro 3).

Discusión

Es evidente que al aumentar el tiempo de esfuerzo en la colecta, aumenta el número de tasas encontrados. Sin embargo, según Lenat (1988), se obtienen resultados más consistentes con un número prefijado de muestra que con colecciones de un tiempo fijo, ya que dependiendo de las condiciones, se puede encontrar variaciones temporales en la abundancia y con ello en el número de tasas encontrados.

Con respecto al tiempo de muestreo, a los 420 minutos de esfuerzo tanto para la hojarasca como para las piedras, todavía siguen apareciendo tasas nuevas, aunque en menor cantidad, posiblemente es recomendable hacer muestreos más largos, esto basándose también en que en las muestras de 360 minutos de El Naranjal no aparecen todas las tasas que hay en el sitio, puesto que el total de tasas encontrados en este lugar, para ambos sustratos fue mayor (cuadro 1).

Muchos factores pueden afectar las colecciones por tiempo, incluidas las diferencias entre el personal de colecta y entre los hábitats en que se realiza el muestreo (Lenat 1988, Rosenberg y Resh 1996). Los diferentes colectores usan diferentes técnicas o tienen diferente experiencia en el campo y muchas veces producen resultados no comparables. Así que el uso de métodos estandarizados de colección, puede reducir considerablemente el efecto del colector (Clifford y Casey 1992).

Las diferencias entre los colectores se puede minimizar al utilizar como esfuerzo de muestreo un número fijo de organismos, no obstante alguna variación puede estar dada por el número de individuos de cada taxón colectados por las diferentes personas, ya que en la mayoría de las ocasiones uno encuentra grupos que son más abundantes. Para evitar que mucho de la colecta este formada por los grupos más abundantes, los laboratorios de monitoreo biológico recomiendan, además de un número fijo de muestra, que si un organismo es muy abundante y se puede identificar en el campo, solo se recolecten 10 individuos (Lenat 1988, Rosenberg y Resh 1996), sin embargo, mucho de estas identificaciones de campo sólo pueden realizarlas personas con experiencia, por lo es muy probable que la colecta de las personas sin experiencia tengan mucho organismos repetidos.

Aunque el número de taxas encontrado en cada sustrato no es diferente, si se encontró mucha diferencia en los taxas encontrados en cada sustrato, ya que más de la mitad de los taxas encontrados no eran compartidos por los sustratos. Las especies tienen necesidades diferentes, el sustrato provee espacio, alimento y protección. Muchos de los macroinvertebrados acuáticos tienen una relación muy íntima con el sustrato en al menos una parte de su ciclo de vida (Ward 1992), por esto muchos de los taxas encontrados solo se encuentran en un sustrato determinado. Basándose en esto y a lo obtenido en el campo se recomienda hacer un muestreo en todos los sustratos presentes en un sitio para así obtener la mayor representación posible de este y tener una valoración confiable en la calidad de agua de un sitio (Lenat 1988, Resh *et al* 1996, Rosenberg y Resh 1996).

Las diferencias encontradas entre los sitios, se pueden deber principalmente a las condiciones de estos. En La Purruja, donde son hay más abundancia, hay más material orgánico disuelto, debido a que está más contaminado, por lo que es posible que este material sea aprovechado por mucho más individuos de unos pocos grupos que pueden soportar esa contaminación. En El Naranjal, además de encontrarse grupos de organismos que son resistentes a la contaminación, se pueden encontrar organismos que no lo son (Ward 1992, Hauer y Resh 1996, Resh *et al* 1996).

En conclusión, para obtener una muestra representativa de un sitio, se debe de hacer un esfuerzo mayor a los 420 minutos, sin embargo este esfuerzo es diferente dependiendo de la experiencia del colector, ya que hay diferencia entre los colectores. Se encontró que hay diferencias en los sustratos en cuanto a los grupos encontrados. Por lo tanto, es necesario estandarizar los métodos de colecta, sobre todo si se trata de valorar la calidad de un recurso tan importante como el agua.

Bibliografía

- Clifford, H. F. y R. J. Casey. 1992. Differences between operators in collecting quantitative samples of stream macroinvertebrates. *Journal Freshwater Ecology* 7: 271-276.
- Hauer F. R. y V. H. Resh. 1996. Benthic macroinvertebrates. En: Hauer, F. R. y G. A. Lamberti (eds) *Methods in Stream Ecology*. Academic Press, Inc. Orlando. pp. 339-369.
- Lenat, D. R. 1988. Water quality assessment of streams using a qualitative collection method for benthic macroinvertebrates. *Journal of North American Benthological Society* 7: 222-233.
- Merritt, R. W. y K. W. Cummins. 1996. Introduction. En: Merritt, R. W. y K. W. Cummins(eds). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3er ed. Kendall/Hunt Publishing Company. Iowa. 861 pp.
- Merritt, R. W., K. W. Cummins y V. H. Resh. 1996 Design of aquatic insects studies: collecting, sampling and resring procedures. En: Merritt, R. W. y K. W. Cummins (eds). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3er ed. Kendall/ Hunt Publishing Company. Iowa. 861 pp.
- Resh V. H., M. J. Myers y M. J. Hannaford. 1996. Macroinvertebrates as biotic indicators of enviromental quality. En: Hauer, F. R. y G. A. Lamberti (eds) *Methods in Stream Ecology*. Academic Press, Inc. Orlando. pp. 647-667.
- Rosenberg D. M. y V. H. Resh. 1996 Use of aquatic insects in biomonitoring. En: Merritt, R. W. y K. W. Cummins (eds). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3er ed. Kendall/Hunt Publishing Company. Iowa. 861 pp.
- Ward J. V. 1992. *Aquatic insect ecology. Biology and habitat*. John Wiley and Sons, Inc, New York. 438 pp.

Cuadro 1. Número de taxas e individuos encontrados en cada sitio y en cada sustrato y totales para cada sitio y sustrato.

	Hojarasca		Piedras		Total ^a	
	Taxas	Individuos	Taxas	Individuos	Taxas	Individuos
Naranjal	35	781	25	670	49	1451
Purruja	35	1354	30	1229	42	2583
Total ^a	55	2135	42	1899	67	4034

^a Los totales de los taxas no son iguales a la suma del número de taxas encontrados en cada sitio y sustrato, ya que algunos taxas son compartidos.

Cuadro 2. Número de individuos colectados por el colector con experiencia, los colectores sin experiencia y total, en cada lugar y sustrato de muestreo, y valores de χ^2 de las comparaciones entre colector con experiencia vs colectores sin experiencia.

	Colector con experiencia	Colectores sin experiencia (5)	Total	Prueba χ^2
El Naranjal (Hojarasca)	280	501	781	$\chi^2 = 207.2$, g.l=1, p< 0.001
El Naranjal (Piedras)	194	476	670	$\chi^2 = 72.93$, g.l=1, p< 0.001
La Purruja (Hojarasca)	410	944	1354	$\chi^2 = 180.8$, g.l=1, p< 0.001
La Purruja (Piedras)	397	832	1229	$\chi^2 = 216.4$, g.l=1, p< 0.001

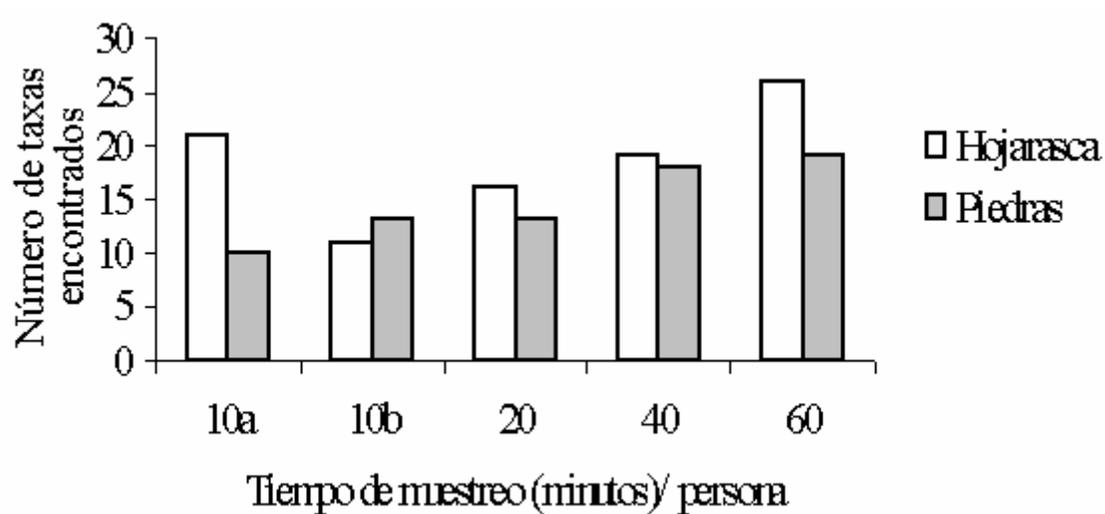


Figura 1. Número de taxas de macroinvertebrados acuáticos colectado por esfuerzo (tiempo de muestreo/persona) en la hojarasca y en las piedras, en la quebrada El Naranjal. Golfito, 2000.

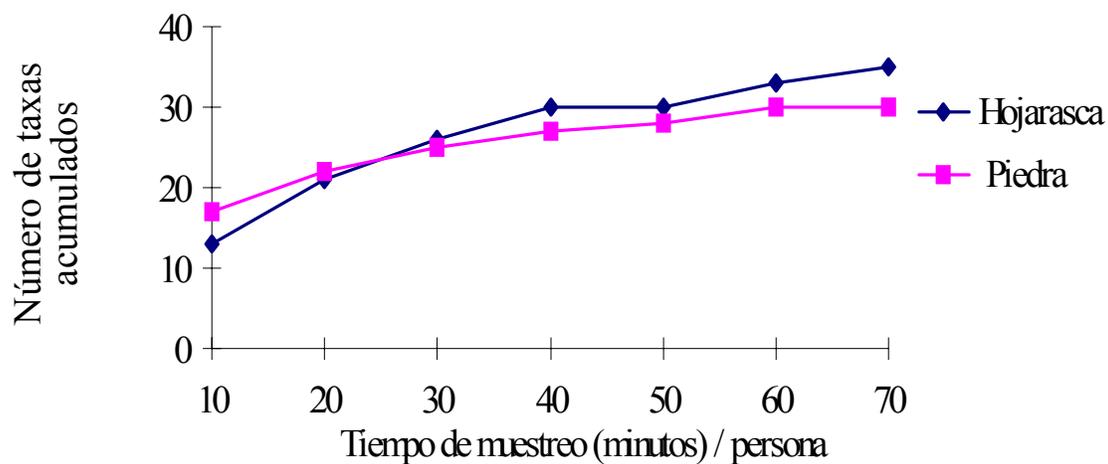


Figura 2. Número de taxas acumulados de macroinvertebrados acuáticos por esfuerzo (tiempo de muestreo/persona) en la quebrada La Purruja, Golfito 2000.

Cuadro 3. Lista de taxas de macroinvertebrados acuáticos encontrados en cada sitio y en cada sustrato, Gofito, 2000.

Género o taxa	El Naranjal		La Purruja	
	Hojarasca	piedra	hojarasca	piedra
Acaro	X	x		
Anacroneuria	X	x	x	x
Anchytarsus		x	x	
Anchytarsus	X			
Argia				x
Baetidae A		x	x	x
Baetidae B		x	x	x
Baetodes	x	x	x	x
Caenis			x	x
Calosychie		x		x
Camelobaetidius		x	x	x
Ceratopogonidae			x	
Chimarra		x	x	x
Chironomii	x		x	x
Chironomii		x		
Chironomii 1	x			x
Chironomii 2	x			
Coleoptero 1	x			
Collembola	x	x		
Dactylobaetis			x	
Diptera	x			
Disersus			x	
Dixella			x	x
Dryopidae	x			
Dugesia			x	x
Elmidae	x			
Elmidae 1	x			
Ephemeroptera A	x			
Ephemeroptera B	x			
Ephemeroptera C	x			
Ephyridae	x			
Glossosomatidae				x
Hagenalopsis		x		
Hebriidae	x			
Henerodes			x	
Hetaerina			x	
Heterelmis	x		x	x
Hexatoma	x			
Hydrophilidae		x	x	x
Leptohyphes	x	x	x	x
Leptonema	x	x	x	x
Libelulidae				x
Limnichiidae	x			

Cuadro 3: Continuación

Género o taxa	El Naranjal		La Purruja	
	hojarasca	pedra	hojarasca	pedra
Macrelmis			x	
Maruina			x	x
Nectopsyche	x	x	x	
Neotrichya	x	x		
Odonata	x			
Palomena				x
Paltostoma		x		
Petrophyla			x	x
Phanocerus	x		x	
Pharrodes	x	x	x	x
Phylloricus	x		x	
Planaria			x	x
Polytoridae		x		
Psephenus				x
Psychodidae	x			
Rhyacophila		x		
Scirtidae	x	x	x	
Simulium	x	x	x	x
Smicridea	x	x	x	x
Staphyllinidae	x		x	x
Terraglossa		x		
Thraulodes	x	x	x	x
Tipulidae			x	
Tricorythodes		x	x	x

Apéndice 1 : Datos originales mostrando el día de colecta (1 y 2 en el Naranjal, 3 en La Purruja, el colecto el tiempo de colecta, el taxa y el número de individuos encontrados (frec.).

día	Colector	sustrato	tiempo	Género	frec.	1	Andrés	hojarasca	40	Heterelmis	1
1	Andrés	hojarasca	10a	Leptohyphes	1	1	Andrés	hojarasca	40	Leptonema	1
1	Andrés	hojarasca	10a	Simulium	1	1	Andrés	hojarasca	40	Odonata	2
1	Andrés	hojarasca	10a	Chironomini	1	1	Andrés	hojarasca	60	Anacroneuria	5
1	Andrés	hojarasca	10a	Scirtidae	1	1	Andrés	hojarasca	60	Thraulodes	10
1	Andrés	hojarasca	10a	Hebriidae	2	1	Andrés	hojarasca	60	Leptohyphes	2
1	Andrés	hojarasca	10b	Thraulodes	1	1	Andrés	hojarasca	60	Baetodes	4
1	Andrés	hojarasca	10b	Ephemeroptera A	4	1	Andrés	hojarasca	60	Ephemeroptera A	10
1	Andrés	hojarasca	20	Anacroneuria	2	1	Andrés	hojarasca	60	Simulium	3
1	Andrés	hojarasca	20	Thraulodes	4	1	Andrés	hojarasca	60	Phanocerus	11
1	Andrés	hojarasca	20	Leptohyphes	1	1	Andrés	hojarasca	60	Leptonema	2
1	Andrés	hojarasca	20	Baetodes	1	1	Andrés	hojarasca	60	Odonata	1
1	Andrés	hojarasca	20	Ephemeroptera A	1	1	Andrés	hojarasca	60	Diptera	1
1	Andrés	hojarasca	20	Simulium	8	1	Luis	hojarasca	10a	Thraulodes	8
1	Andrés	hojarasca	20	Chironomini	5	1	Luis	hojarasca	10a	Chironomini	1
1	Andrés	hojarasca	20	Phanocerus	1	1	Luis	hojarasca	10a	Ephemeroptera A	1
1	Andrés	hojarasca	40	Anacroneuria	5	1	Luis	hojarasca	10b	Ephemeroptera A	1
1	Andrés	hojarasca	40	Thraulodes	12	1	Luis	hojarasca	20	Thraulodes	1
1	Andrés	hojarasca	40	Leptohyphes	1	1	Luis	hojarasca	20	Anacroneuria	2
1	Andrés	hojarasca	40	Baetodes	4	1	Luis	hojarasca	20	Scirtidae	1
1	Andrés	hojarasca	40	Ephemeroptera A	5	1	Luis	hojarasca	20	Dryopidae	1
1	Andrés	hojarasca	40	Simulium	11	1	Luis	hojarasca	40	Thraulodes	6
1	Andrés	hojarasca	40	Phanocerus	2	1	Luis	hojarasca	40	Ephemeroptera A	5

1	Luis	hojarasca	40	Leptohyphes	1	1	Andrea	hojarasca	40	Thraulodes	7
1	Luis	hojarasca	60	Odonata	2	1	Andrea	hojarasca	40	Leptohyphes	1
1	Luis	hojarasca	60	Thraulodes	6	1	Andrea	hojarasca	40	Baetodes	2
1	Luis	hojarasca	60	Baetodes	3	1	Andrea	hojarasca	40	Ephemeroptera A	5
1	Luis	hojarasca	60	Phanocerus	2	1	Andrea	hojarasca	40	Simulium	7
1	Luis	hojarasca	60	Smicridea	1	1	Andrea	hojarasca	40	Chironomini	2
1	Luis	hojarasca	60	Anacroneuria	2	1	Andrea	hojarasca	40	Coleoptero 1	1
1	Luis	hojarasca	60	Chironomini	3	1	Andrea	hojarasca	40	Collembola	1
1	Luis	hojarasca	60	Chironomini 1	1	1	Andrea	hojarasca	40	Hexatoma	1
1	Luis	hojarasca	60	Ephemeroptera A	1	1	Andrea	hojarasca	60	Anacroneuria	1
1	Julissa	hojarasca	10a	Baetodes	1	1	Andrea	hojarasca	60	Thraulodes	2
1	Julissa	hojarasca	10a	Leptohyphes	2	1	Andrea	hojarasca	60	Chironomini	11
1	Julissa	hojarasca	10a	Anacroneuria	1	1	Andrea	hojarasca	60	Leptonema	1
1	Julissa	hojarasca	10a	Simulium	2	1	Andrea	hojarasca	60	Heterelmis	1
1	Julissa	hojarasca	10a	Chironomini	1	1	Andrea	hojarasca	60	Coleoptero 1	1
1	Julissa	hojarasca	10a	Phanocerus	1	1	Guido	hojarasca	10a	Leptonema	1
1	Julissa	hojarasca	10a	Diptera	2	1	Guido	hojarasca	10a	Anacroneuria	1
1	Julissa	hojarasca	10a	Leptonema	1	1	Guido	hojarasca	10a	Nectopsyche	1
1	Julissa	hojarasca	10a	Ephemeroptera A	2	1	Guido	hojarasca	10a	Acaro	2
1	Julissa	hojarasca	10a	Scirtidae	1	1	Guido	hojarasca	10a	Diptera	2
1	Julissa	hojarasca	10a	Acaro	1	1	Guido	hojarasca	10b	Baetodes	2
1	Julissa	hojarasca	10a	Elmidae	1	1	Guido	hojarasca	10b	Thraulodes	3
1	Julissa	hojarasca	10b	Baetodes	1	1	Guido	hojarasca	10b	Simulium	3
1	Julissa	hojarasca	10b	Leptohyphes	2	1	Guido	hojarasca	10b	Elmidae	3
1	Julissa	hojarasca	10b	Chironomini	1	1	Guido	hojarasca	10b	Neotrichya	1
1	Julissa	hojarasca	10b	Diptera	1	1	Guido	hojarasca	20	Baetodes	6
1	Julissa	hojarasca	10b	Leptonema	1	1	Guido	hojarasca	20	Leptohyphes	1
1	Julissa	hojarasca	20	Thraulodes	1	1	Guido	hojarasca	20	Thraulodes	4
1	Julissa	hojarasca	20	Simulium	8	1	Guido	hojarasca	20	Anacroneuria	1
1	Julissa	hojarasca	20	Leptohyphes	1	1	Guido	hojarasca	20	Simulium	25
1	Julissa	hojarasca	20	Ephemeroptera A	2	1	Guido	hojarasca	20	Ephemeroptera A	3
1	Julissa	hojarasca	20	Nectopsyche	1	1	Guido	hojarasca	40	Baetodes	6
1	Julissa	hojarasca	40	Baetodes	1	1	Guido	hojarasca	40	Leptohyphes	2
1	Julissa	hojarasca	40	Thraulodes	5	1	Guido	hojarasca	40	Thraulodes	4
1	Julissa	hojarasca	40	Anacroneuria	2	1	Guido	hojarasca	40	Anacroneuria	2
1	Julissa	hojarasca	40	Chironomini	2	1	Guido	hojarasca	40	Simulium	10
1	Julissa	hojarasca	40	Phanocerus	2	1	Guido	hojarasca	40	Chironomini	1
1	Julissa	hojarasca	40	Diptera	2	1	Guido	hojarasca	40	Nectopsyche	1
1	Julissa	hojarasca	40	Leptonema	2	1	Guido	hojarasca	40	Phanocerus	2
1	Julissa	hojarasca	40	Ephemeroptera A	5	1	Guido	hojarasca	60	Leptonema	3
1	Julissa	hojarasca	40	Coleoptero 1	1	1	Guido	hojarasca	60	Anchytarsus	2
1	Julissa	hojarasca	40	Pharodes	1	1	Guido	hojarasca	60	Baetodes	1
1	Julissa	hojarasca	60	Baetodes	1	1	Guido	hojarasca	60	Leptohyphes	2
1	Julissa	hojarasca	60	Leptohyphes	10	1	Guido	hojarasca	60	Thraulodes	3
1	Julissa	hojarasca	60	Thraulodes	1	1	Guido	hojarasca	60	Anacroneuria	2
1	Julissa	hojarasca	60	Anacroneuria	3	1	Guido	hojarasca	60	Simulium	16
1	Julissa	hojarasca	60	Chironomini	2	1	Guido	hojarasca	60	Chironomini	9
1	Julissa	hojarasca	60	Diptera	7	1	Guido	hojarasca	60	Phanocerus	2
1	Julissa	hojarasca	60	Leptonema	1	1	Guido	hojarasca	60	Elmidae	1
1	Julissa	hojarasca	60	Ephemeroptera A	2	1	Guido	hojarasca	60	Neotrichya	1
1	Julissa	hojarasca	60	Scirtidae	1	1	Monica	hojarasca	10a	Thraulodes	4
1	Julissa	hojarasca	60	Dryopidae	1	1	Monica	hojarasca	10a	Simulium	7
1	Andrea	hojarasca	60	Staphyllinidae	1	1	Monica	hojarasca	10a	Pharodes	1
1	Andrea	hojarasca	10a	Anacroneuria	1	1	Monica	hojarasca	10a	Baetodes	2
1	Andrea	hojarasca	10a	Thraulodes	1	1	Monica	hojarasca	10a	Ephemeroptera A	3
1	Andrea	hojarasca	10a	Ephemeroptera A	1	1	Monica	hojarasca	10a	Ephemeroptera B	1
1	Andrea	hojarasca	10a	Simulium	18	1	Monica	hojarasca	10a	Ephemeroptera C	1
1	Andrea	hojarasca	10b	Thraulodes	5	1	Monica	hojarasca	10a	Hexatoma	1
1	Andrea	hojarasca	10b	Leptohyphes	1	1	Monica	hojarasca	10a	Anchytarsus	1
1	Andrea	hojarasca	10b	Baetodes	1	1	Monica	hojarasca	10a	Phanocerus	1
1	Andrea	hojarasca	10b	Simulium	8	1	Monica	hojarasca	10a	Elmidae1	1
1	Andrea	hojarasca	10b	Leptonema	1	1	Monica	hojarasca	10a	Chironomini	1
1	Andrea	hojarasca	20	Thraulodes	3	1	Monica	hojarasca	10b	Thraulodes	3
1	Andrea	hojarasca	20	Leptonema	2	1	Monica	hojarasca	10b	Ephemeroptera A	1
1	Andrea	hojarasca	20	Baetodes	9	1	Monica	hojarasca	10b	Phanocerus	3
1	Andrea	hojarasca	20	Ephemeroptera A	6	1	Monica	hojarasca	20	Thraulodes	12
1	Andrea	hojarasca	20	Simulium	3	1	Monica	hojarasca	20	Simulium	13
1	Andrea	hojarasca	20	Phanocerus	1	1	Monica	hojarasca	20	Baetodes	4
1	Andrea	hojarasca	20	Leptonema	2	1	Monica	hojarasca	20	Ephemeroptera A	2
1	Andrea	hojarasca	40	Anacroneuria	1	1	Monica	hojarasca	20	Anchytarsus	2

1	Monica	hojarasca	20	Phanocerus	2	2	Marcela	pedra	20	Anacroneuria	1
1	Monica	hojarasca	20	Chironomini	1	2	Marcela	pedra	20	Baetodes	1
1	Monica	hojarasca	20	Anacroneuria	4	2	Marcela	pedra	40	Thraulodes	3
1	Monica	hojarasca	20	Leptohyphes	1	2	Marcela	pedra	40	Leptonema	2
1	Monica	hojarasca	20	Phylloricus	1	2	Marcela	pedra	40	Simulium	4
1	Monica	hojarasca	20	Neotrichya	1	2	Marcela	pedra	40	Calososychie	2
1	Monica	hojarasca	20	Heterelmis	1	2	Marcela	pedra	40	Anacroneuria	1
1	Monica	hojarasca	20	Leptonema	1	2	Marcela	pedra	40	Baetodes	1
1	Monica	hojarasca	40	Thraulodes	14	2	Marcela	pedra	40	Smicridea	1
1	Monica	hojarasca	40	Simulium	24	2	Marcela	pedra	60	Baetidae A	2
1	Monica	hojarasca	40	Ephemeroptera A	3	2	Marcela	pedra	60	Thraulodes	7
1	Monica	hojarasca	40	Phanocerus	18	2	Marcela	pedra	60	Leptonema	3
1	Monica	hojarasca	40	Chironomini	1	2	Marcela	pedra	60	Acaro	1
1	Monica	hojarasca	40	Anacroneuria	9	2	Marcela	pedra	60	Simulium	1
1	Monica	hojarasca	40	Leptohyphes	3	2	Marcela	pedra	60	Scirtidae	1
1	Monica	hojarasca	40	Limnichiidae	1	2	Marcela	pedra	60	Anacroneuria	1
1	Monica	hojarasca	40	Smicridea	1	2	Marcela	pedra	60	Calososychie	2
1	Monica	hojarasca	40	Leptonema	2	2	Marcela	pedra	60	Anacroneuria	1
1	Monica	hojarasca	60	Thraulodes	25	2	Marcela	pedra	60	Baetodes	1
1	Monica	hojarasca	60	Simulium	40	2	Marcela	pedra	60	Smicridea	1
1	Monica	hojarasca	60	Pharodes	1	2	Mayrelit	pedra	10a	Calososychie	1
1	Monica	hojarasca	60	Baetodes	3	2	Mayrelit	pedra	10a	Simulium	13
1	Monica	hojarasca	60	Ephemeroptera A	10	2	Mayrelit	pedra	10b	Calososychie	1
1	Monica	hojarasca	60	Anchytarsus	1	2	Mayrelit	pedra	10b	Simulium	9
1	Monica	hojarasca	60	Phanocerus	3	2	Mayrelit	pedra	10b	Thraulodes	1
1	Monica	hojarasca	60	Hexatoma	1	2	Mayrelit	pedra	10b	Baetodes	2
1	Monica	hojarasca	60	Chironomini	4	2	Mayrelit	pedra	10b	Smicridea	2
1	Monica	hojarasca	60	Scirtidae	6	2	Mayrelit	pedra	20	Calososychie	1
1	Monica	hojarasca	60	Anacroneuria	11	2	Mayrelit	pedra	20	Simulium	8
1	Monica	hojarasca	60	Leptohyphes	4	2	Mayrelit	pedra	20	Baetodes	1
1	Monica	hojarasca	60	Neotrichya	4	2	Mayrelit	pedra	20	Leptonema	1
1	Monica	hojarasca	60	Heterelmis	3	2	Mayrelit	pedra	40	Calososychie	6
1	Monica	hojarasca	60	Leptonema	2	2	Mayrelit	pedra	40	Simulium	20
1	Monica	hojarasca	60	Chironomini 2	5	2	Mayrelit	pedra	40	Thraulodes	1
1	Monica	hojarasca	60	Chironomini 1	1	2	Mayrelit	pedra	40	Baetodes	1
1	Monica	hojarasca	60	Ephydriidae	1	2	Mayrelit	pedra	40	Chimarra	1
1	Monica	hojarasca	60	Psychodidae	2	2	Mayrelit	pedra	40	Collembola	1
1	Monica	hojarasca	60	Smicridea	1	2	Mayrelit	pedra	40	Leptonema	3
2	Guillermo	pedra	10a	Leptonema	1	2	Mayrelit	pedra	60	Calososychie	8
2	Guillermo	pedra	10a	Thraulodes	1	2	Mayrelit	pedra	60	Simulium	7
2	Guillermo	pedra	10a	Simulium	1	2	Mayrelit	pedra	60	Thraulodes	1
2	Guillermo	pedra	10b	Leptonema	1	2	Mayrelit	pedra	60	Chimarra	1
2	Guillermo	pedra	10b	Thraulodes	3	2	Mayrelit	pedra	60	Leptohyphes	2
2	Guillermo	pedra	10b	Leptohyphes	2	2	Mayrelit	pedra	60	Leptonema	2
2	Guillermo	pedra	10b	Anacroneuria	1	2	Robert	pedra	10a	Calososychie	2
2	Guillermo	pedra	20	Simulium	4	2	Robert	pedra	10a	Simulium	14
2	Guillermo	pedra	20	Calososychie	1	2	Robert	pedra	10a	Thraulodes	1
2	Guillermo	pedra	20	Anacroneuria	1	2	Robert	pedra	10a	Baetodes	1
2	Guillermo	pedra	20	Thraulodes	1	2	Robert	pedra	10b	Leptonema	1
2	Guillermo	pedra	40	Simulium	7	2	Robert	pedra	10b	Thraulodes	1
2	Guillermo	pedra	40	Leptonema	2	2	Robert	pedra	10b	Baetodes	1
2	Guillermo	pedra	40	Calososychie	3	2	Robert	pedra	10b	Leptohyphes	1
2	Guillermo	pedra	40	Anacroneuria	3	2	Robert	pedra	10b	Chironomini	1
2	Guillermo	pedra	40	Tricorythodes	1	2	Robert	pedra	10b	Hagenalopsis	2
2	Guillermo	pedra	40	Thraulodes	1	2	Robert	pedra	10b	Camelobaetidius	2
2	Guillermo	pedra	60	Simulium	11	2	Robert	pedra	20	Anacroneuria	3
2	Guillermo	pedra	60	Paltostoma	2	2	Robert	pedra	20	Calososychie	1
2	Guillermo	pedra	60	Calososychie	1	2	Robert	pedra	20	Simulium	2
2	Guillermo	pedra	60	Thraulodes	7	2	Robert	pedra	20	Thraulodes	4
2	Guillermo	pedra	60	Baetidae A	2	2	Robert	pedra	20	Baetidae B	1
2	Guillermo	pedra	60	Baetodes	1	2	Robert	pedra	20	Pharodes	1
2	Guillermo	pedra	60	Pharodes	2	2	Robert	pedra	40	Anacroneuria	4
2	Marcela	pedra	10a	Simulium	4	2	Robert	pedra	40	Leptonema	5
2	Marcela	pedra	10a	Baetodes	1	2	Robert	pedra	40	Smicridea	1
2	Marcela	pedra	10b	Thraulodes	4	2	Robert	pedra	40	Calososychie	1
2	Marcela	pedra	10b	Simulium	10	2	Robert	pedra	40	Simulium	2
2	Marcela	pedra	10b	Anacroneuria	1	2	Robert	pedra	40	Thraulodes	8
2	Marcela	pedra	20	Baetidae A	1	2	Robert	pedra	40	Baetidae A	1
2	Marcela	pedra	20	Thraulodes	3	2	Robert	pedra	40	Baetidae B	2
2	Marcela	pedra	20	Leptonema	2	2	Robert	pedra	40	Chimarra	1

2	Robert	piedra	40	Pharrodos	1	2	Monica	piedra	20	Neotrichya	1
2	Robert	piedra	60	Polytoridae	1	2	Monica	piedra	40	Thraulodes	4
2	Robert	piedra	60	Anacroneuria	2	2	Monica	piedra	40	Pharrodos	1
2	Robert	piedra	60	Leptonema	2	2	Monica	piedra	40	Baetodes	6
2	Robert	piedra	60	Smicridea	1	2	Monica	piedra	40	Simulium	27
2	Robert	piedra	60	Calososychie	7	2	Monica	piedra	40	Anacroneuria	2
2	Robert	piedra	60	Simulium	3	2	Monica	piedra	40	Nectopsyche	3
2	Robert	piedra	60	Thraulodes	14	2	Monica	piedra	40	Calososychie	12
2	Robert	piedra	60	Baetodes	10	2	Monica	piedra	40	Leptonema	3
2	Robert	piedra	60	Baetidae A	4	2	Monica	piedra	40	Rhyacophila	1
2	Robert	piedra	60	Baetidae B	1	2	Monica	piedra	40	Terraglossa	1
2	Robert	piedra	60	Nectopsyche	2	2	Monica	piedra	60	Thraulodes	12
2	Robert	piedra	60	Neotrichya	1	2	Monica	piedra	60	Pharrodos	1
2	Robert	piedra	60	Leptohyphes	1	2	Monica	piedra	60	Baetodes	8
2	Lucía	piedra	10a	Anacroneuria	1	2	Monica	piedra	60	Baetidae A	1
2	Lucía	piedra	10a	Calososychie	2	2	Monica	piedra	60	Baetidae B	3
2	Lucía	piedra	10a	Simulium	7	2	Monica	piedra	60	Leptohyphes	2
2	Lucía	piedra	10a	Baetidae A	1	2	Monica	piedra	60	Simulium	14
2	Lucía	piedra	10b	Leptonema	1	2	Monica	piedra	60	Anacroneuria	3
2	Lucía	piedra	10b	Calososychie	1	2	Monica	piedra	60	Nectopsyche	12
2	Lucía	piedra	10b	Simulium	25	2	Monica	piedra	60	Calososychie	6
2	Lucía	piedra	10b	Baetodes	1	2	Monica	piedra	60	Leptonema	1
2	Lucía	piedra	10b	Thraulodes	1	2	Monica	piedra	60	Rhyacophila	6
2	Lucía	piedra	20	Leptonema	1	2	Monica	piedra	60	Smicridea	2
2	Lucía	piedra	20	Calososychie	3	3	Silvia	hojarasca	10a	Leptonema	
2	Lucía	piedra	20	Simulium	9	3	Silvia	hojarasca	10a	Smicridea	
2	Lucía	piedra	20	Baetidae A	1	3	Silvia	hojarasca	10a	Dactylobaetis	
2	Lucía	piedra	20	Baetidae B	1	3	Silvia	hojarasca	10a	Chironomini	
2	Lucía	piedra	20	Baetodes	2	3	Silvia	hojarasca	10a	Simulium	
2	Lucía	piedra	20	Thraulodes	4	3	Silvia	hojarasca	10b	Leptonema	
2	Lucía	piedra	20	Anchytarsus	1	3	Silvia	hojarasca	10b	Smicridea	
2	Lucía	piedra	40	Anacroneuria	2	3	Silvia	hojarasca	10b	Chironomini	
2	Lucía	piedra	40	Calososychie	8	3	Silvia	hojarasca	10b	Simulium	
2	Lucía	piedra	40	Simulium	13	3	Silvia	hojarasca	10b	Planaria	
2	Lucía	piedra	40	Baetodes	5	3	Silvia	hojarasca	10c	Leptonema	
2	Lucía	piedra	40	Thraulodes	3	3	Silvia	hojarasca	10c	Smicridea	
2	Lucía	piedra	40	Leptohyphes	1	3	Silvia	hojarasca	10c	Chironomini	
2	Lucía	piedra	40	Scirtidae	1	3	Silvia	hojarasca	10c	Simulium	
2	Lucía	piedra	40	Smicridea	1	3	Silvia	hojarasca	10c	Planaria	
2	Lucía	piedra	60	Anacroneuria	3	3	Silvia	hojarasca	10c	Tipulidae	
2	Lucía	piedra	60	Leptonema	1	3	Silvia	hojarasca	10c	Tricorythodes	
2	Lucía	piedra	60	Calososychie	1	3	Silvia	hojarasca	10c	Leptohyphes	
2	Lucía	piedra	60	Simulium	22	3	Silvia	hojarasca	10c	Baetidae A	
2	Lucía	piedra	60	Baetidae A	1	3	Silvia	hojarasca	10d	Smicridea	
2	Lucía	piedra	60	Baetodes	7	3	Silvia	hojarasca	10d	Chironomini	
2	Lucía	piedra	60	Thraulodes	11	3	Silvia	hojarasca	10d	Simulium	
2	Lucía	piedra	60	Smicridea	1	3	Silvia	hojarasca	10d	Baetidae A	
2	Lucía	piedra	60	Polytoridae	1	3	Silvia	hojarasca	10e	Chironomini	
2	Lucía	piedra	60	Pharrodos	1	3	Silvia	hojarasca	10e	Simulium	
2	Monica	piedra	10a	Thraulodes	5	3	Silvia	hojarasca	10e	Tricorythodes	
2	Monica	piedra	10a	Pharrodos	1	3	Silvia	hojarasca	10e	Leptohyphes	
2	Monica	piedra	10a	Baetodes	2	3	Silvia	hojarasca	10e	Thraulodes	
2	Monica	piedra	10a	Baetidae A	1	3	Silvia	hojarasca	10e	Baetodes	
2	Monica	piedra	10a	Leptohyphes	1	3	Silvia	hojarasca	10f	Smicridea	
2	Monica	piedra	10a	Simulium	7	3	Silvia	hojarasca	10f	Chironomini	
2	Monica	piedra	10a	Anacroneuria	1	3	Silvia	hojarasca	10f	Simulium	
2	Monica	piedra	10a	Nectopsyche	2	3	Silvia	hojarasca	10f	Tricorythodes	
2	Monica	piedra	10a	Calososychie	1	3	Silvia	hojarasca	10f	Phanocerus	
2	Monica	piedra	10b	Simulium	4	3	Silvia	hojarasca	10g	Leptonema	
2	Monica	piedra	10b	Anacroneuria	1	3	Silvia	hojarasca	10g	Chironomini	
2	Monica	piedra	10b	Nectopsyche	4	3	Silvia	hojarasca	10g	Simulium	
2	Monica	piedra	10b	Calososychie	3	3	Silvia	hojarasca	10g	Tricorythodes	
2	Monica	piedra	10b	Hydrophilidae	1	3	Silvia	hojarasca	10g	Baetidae B	
2	Monica	piedra	20	Thraulodes	1	3	Silvia	piedra	10a	Baetodes	
2	Monica	piedra	20	Baetodes	7	3	Silvia	piedra	10a	Simulium	
2	Monica	piedra	20	Simulium	10	3	Silvia	piedra	10a	Camelobaetidius	
2	Monica	piedra	20	Nectopsyche	1	3	Silvia	piedra	10a	Chironomini	
2	Monica	piedra	20	Calososychie	5	3	Silvia	piedra	10b	Simulium	
2	Monica	piedra	20	Leptonema	2	3	Silvia	piedra	10b	Camelobaetidius	
2	Monica	piedra	20	Rhyacophila	2	3	Silvia	piedra	10b	Smicridea	

3	Silvia	piedra	10b	Chironomini	3	Ricardo	piedra	10a	Chironomini
3	Silvia	piedra	10c	Baetodes	3	Ricardo	piedra	10a	Smicridea
3	Silvia	piedra	10c	Simulium	3	Ricardo	piedra	10a	Petrophyla
3	Silvia	piedra	10c	Camelobaetidi	3	Ricardo	piedra	10a	Baetodes
3	Silvia	piedra	10c	Chironomini	3	Ricardo	piedra	10a	Camelobaetidi
3	Silvia	piedra	10c	Planaria	3	Ricardo	piedra	10b	Smicridea
3	Silvia	piedra	10d	Simulium	3	Ricardo	piedra	10b	Chironomini
3	Silvia	piedra	10d	Camelobaetidi	3	Ricardo	piedra	10b	Leptonema
3	Silvia	piedra	10d	Chironomini	3	Ricardo	piedra	10b	Smicridea
3	Silvia	piedra	10d	Petrophyla	3	Ricardo	piedra	10b	Petrophyla
3	Silvia	piedra	10d	Baetidae A	3	Ricardo	piedra	10b	Baetodes
3	Silvia	piedra	10d	Baetidae B	3	Ricardo	piedra	10b	Camelobaetidi
3	Silvia	piedra	10d	Leptohyphes	3	Ricardo	piedra	10b	Tricorythodes
3	Silvia	piedra	10e	Simulium	3	Ricardo	piedra	10c	Simulium
3	Silvia	piedra	10e	Camelobaetidi	3	Ricardo	piedra	10c	Chironomini
3	Silvia	piedra	10e	Chironomini	3	Ricardo	piedra	10c	Smicridea
3	Silvia	piedra	10e	Baetidae A	3	Ricardo	piedra	10c	Petrophyla
3	Silvia	piedra	10e	Argia	3	Ricardo	piedra	10c	Baetodes
3	Silvia	piedra	10f	Baetodes	3	Ricardo	piedra	10c	Camelobaetidi
3	Silvia	piedra	10f	Camelobaetidi	3	Ricardo	piedra	10d	Simulium
3	Silvia	piedra	10f	Smicridea	3	Ricardo	piedra	10d	Smicridea
3	Silvia	piedra	10f	Chironomini	3	Ricardo	piedra	10d	Baetodes
3	Silvia	piedra	10f	Baetidae A	3	Ricardo	piedra	10d	Camelobaetidi
3	Silvia	piedra	10f	Baetidae B	3	Ricardo	piedra	10e	Simulium
3	Silvia	piedra	10f	Leptohyphes	3	Ricardo	piedra	10e	Chironomini
3	Silvia	piedra	10f	Chimarra	3	Ricardo	piedra	10e	Smicridea
3	Silvia	piedra	10f	Dixella	3	Ricardo	piedra	10e	Baetodes
3	Silvia	piedra	10f	Thraulodes	3	Ricardo	piedra	10e	Camelobaetidi
3	Silvia	piedra	10g	Baetodes	3	Ricardo	piedra	10e	Glossosomatidae
3	Silvia	piedra	10g	Simulium	3	Ricardo	piedra	10e	Hydrophilidae
3	Silvia	piedra	10g	Camelobaetidi	3	Ricardo	piedra	10f	Simulium
3	Silvia	piedra	10g	Chironomini	3	Ricardo	piedra	10f	Chironomini
3	Silvia	piedra	10g	Smicridea	3	Ricardo	piedra	10f	Baetodes
3	Silvia	piedra	10g	Planaria	3	Ricardo	piedra	10f	Camelobaetidi
3	Silvia	piedra	10g	Petrophyla	3	Ricardo	piedra	10g	Smicridea
3	Silvia	piedra	10g	Baetidae A	3	Ricardo	piedra	10g	Petrophyla
3	Silvia	piedra	10g	Chimarra	3	Ricardo	piedra	10g	Baetodes
3	Silvia	piedra	10g	Leptonema	3	Ricardo	piedra	10g	Camelobaetidi
3	Silvia	piedra	10g	Glossosomatidae	3	Laura	hojarasca	10a	Leptonema
3	Ricardo	hojarasca	10a	Simulium	3	Laura	hojarasca	10a	Smicridea
3	Ricardo	hojarasca	10a	Smicridea	3	Laura	hojarasca	10a	Simulium
3	Ricardo	hojarasca	10a	Petrophyla	3	Laura	hojarasca	10a	Chironomini
3	Ricardo	hojarasca	10a	Baetodes	3	Laura	hojarasca	10a	Baetidae A
3	Ricardo	hojarasca	10a	Camelobaetidi	3	Laura	hojarasca	10a	Planaria
3	Ricardo	hojarasca	10a	Baetidae A	3	Laura	hojarasca	10a	Phanocerus
3	Ricardo	hojarasca	10b	Simulium	3	Laura	hojarasca	10a	Tricorythodes
3	Ricardo	hojarasca	10b	Smicridea	3	Laura	hojarasca	10b	Smicridea
3	Ricardo	hojarasca	10b	Chironomini	3	Laura	hojarasca	10b	Simulium
3	Ricardo	hojarasca	10b	Baetodes	3	Laura	hojarasca	10b	Chironomini
3	Ricardo	hojarasca	10b	Camelobaetidi	3	Laura	hojarasca	10b	Baetidae A
3	Ricardo	hojarasca	10b	Baetidae A	3	Laura	hojarasca	10b	Baetodes
3	Ricardo	hojarasca	10b	Ceratopogonidae	3	Laura	hojarasca	10b	Leptohyphes
3	Ricardo	hojarasca	10c	Simulium	3	Laura	hojarasca	10b	Disersus
3	Ricardo	hojarasca	10c	Chironomini	3	Laura	hojarasca	10c	Smicridea
3	Ricardo	hojarasca	10c	Leptonema	3	Laura	hojarasca	10c	Simulium
3	Ricardo	hojarasca	10c	Baetidae A	3	Laura	hojarasca	10c	Chironomini
3	Ricardo	hojarasca	10d	Simulium	3	Laura	hojarasca	10c	Baetodes
3	Ricardo	hojarasca	10d	Chironomini	3	Laura	hojarasca	10c	Camelobaetidi
3	Ricardo	hojarasca	10d	Baetodes	3	Laura	hojarasca	10d	Leptonema
3	Ricardo	hojarasca	10e	Simulium	3	Laura	hojarasca	10d	Smicridea
3	Ricardo	hojarasca	10e	Chironomini	3	Laura	hojarasca	10d	Simulium
3	Ricardo	hojarasca	10f	Simulium	3	Laura	hojarasca	10d	Chironomini
3	Ricardo	hojarasca	10f	Chironomini	3	Laura	hojarasca	10d	Baetodes
3	Ricardo	hojarasca	10f	Baetidae A	3	Laura	hojarasca	10d	Camelobaetidi
3	Ricardo	hojarasca	10g	Simulium	3	Laura	hojarasca	10d	Planaria
3	Ricardo	hojarasca	10g	Chironomini	3	Laura	hojarasca	10d	Leptohyphes
3	Ricardo	hojarasca	10g	Smicridea	3	Laura	hojarasca	10d	Caenis
3	Ricardo	hojarasca	10g	Camelobaetidi	3	Laura	hojarasca	10e	Simulium
3	Ricardo	hojarasca	10g	Baetidae A	3	Laura	hojarasca	10e	Chironomini
3	Ricardo	piedra	10a	Simulium	3	Laura	hojarasca	10e	Baetidae A

3	Laura	hojarasca	10e	Planaria	3	Flora	hojarasca	10a	Smicridea
3	Laura	hojarasca	10f	Leptonema	3	Flora	hojarasca	10a	Tricorythodes
3	Laura	hojarasca	10f	Smicridea	3	Flora	hojarasca	10b	Chironomini
3	Laura	hojarasca	10f	Simulium	3	Flora	hojarasca	10b	Smicridea
3	Laura	hojarasca	10f	Chironomini	3	Flora	hojarasca	10b	Leptohyphes
3	Laura	hojarasca	10f	Baetodes	3	Flora	hojarasca	10b	Baetodes
3	Laura	hojarasca	10f	Baetidae A	3	Flora	hojarasca	10b	Camelobaetidius
3	Laura	hojarasca	10f	Leptohyphes	3	Flora	hojarasca	10c	Simulium
3	Laura	hojarasca	10f	Thraulodes	3	Flora	hojarasca	10c	Leptonema
3	Laura	hojarasca	10f	Staphyllinidae	3	Flora	hojarasca	10c	Baetodes
3	Laura	hojarasca	10f	Scirtidae	3	Flora	hojarasca	10c	Camelobaetidius
3	Laura	hojarasca	10f	Chimarra	3	Flora	hojarasca	10c	Baetidae A
3	Laura	hojarasca	10g	Smicridea	3	Flora	hojarasca	10c	Hetaerina
3	Laura	hojarasca	10g	Chironomini	3	Flora	hojarasca	10d	Simulium
3	Laura	hojarasca	10g	Baetidae A	3	Flora	hojarasca	10d	Chironomini
3	Laura	hojarasca	10g	Baetodes	3	Flora	hojarasca	10d	Leptonema
3	Laura	hojarasca	10g	Camelobaetidius	3	Flora	hojarasca	10d	Smicridea
3	Laura	hojarasca	10g	Tricorythodes	3	Flora	hojarasca	10d	Tricorythodes
3	Laura	hojarasca	10g	Staphyllinidae	3	Flora	hojarasca	10d	Leptohyphes
3	Laura	hojarasca	10g	Chimarra	3	Flora	hojarasca	10d	Baetodes
3	Laura	hojarasca	10g	Anacronuria	3	Flora	hojarasca	10d	Camelobaetidius
3	Laura	pedra	10a	Chironomini	3	Flora	hojarasca	10d	Baetidae A
3	Laura	pedra	10a	Simulium	3	Flora	hojarasca	10e	Simulium
3	Laura	pedra	10a	Baetodes	3	Flora	hojarasca	10e	Chironomini
3	Laura	pedra	10a	Baetidae A	3	Flora	hojarasca	10e	Leptonema
3	Laura	pedra	10a	Camelobaetidius	3	Flora	hojarasca	10e	Smicridea
3	Laura	pedra	10a	Leptonema	3	Flora	hojarasca	10e	Tricorythodes
3	Laura	pedra	10a	Thraulodes	3	Flora	hojarasca	10e	Leptohyphes
3	Laura	pedra	10a	Baetidae B	3	Flora	hojarasca	10e	Camelobaetidius
3	Laura	pedra	10a	Leptohyphes	3	Flora	hojarasca	10e	Baetidae A
3	Laura	pedra	10b	Simulium	3	Flora	hojarasca	10e	Heterelmis
3	Laura	pedra	10b	Baetodes	3	Flora	hojarasca	10e	Phanocerus
3	Laura	pedra	10b	Baetidae A	3	Flora	hojarasca	10f	Simulium
3	Laura	pedra	10b	Camelobaetidius	3	Flora	hojarasca	10f	Chironomini
3	Laura	pedra	10b	Thraulodes	3	Flora	hojarasca	10f	Smicridea
3	Laura	pedra	10b	Petrophyla	3	Flora	hojarasca	10f	Leptohyphes
3	Laura	pedra	10c	Chironomini	3	Flora	hojarasca	10g	Simulium
3	Laura	pedra	10c	Simulium	3	Flora	hojarasca	10g	Chironomini
3	Laura	pedra	10c	Baetodes	3	Flora	hojarasca	10g	Tricorythodes
3	Laura	pedra	10c	Baetidae A	3	Flora	hojarasca	10g	Leptohyphes
3	Laura	pedra	10c	Camelobaetidius	3	Flora	hojarasca	10g	Baetodes
3	Laura	pedra	10c	Smicridea	3	Flora	hojarasca	10g	Camelobaetidius
3	Laura	pedra	10d	Chironomini	3	Flora	pedra	10a	Chironomini
3	Laura	pedra	10d	Baetodes	3	Flora	pedra	10a	Leptohyphes
3	Laura	pedra	10d	Baetidae A	3	Flora	pedra	10a	Baetodes
3	Laura	pedra	10d	Camelobaetidius	3	Flora	pedra	10a	Camelobaetidius
3	Laura	pedra	10d	Leptonema	3	Flora	pedra	10a	Baetidae B
3	Laura	pedra	10d	Baetidae B	3	Flora	pedra	10a	Glossosomatidae
3	Laura	pedra	10d	Leptohyphes	3	Flora	pedra	10b	Chironomini
3	Laura	pedra	10d	Smicridea	3	Flora	pedra	10b	Baetodes
3	Laura	pedra	10f	Chironomini	3	Flora	pedra	10b	Camelobaetidius
3	Laura	pedra	10f	Baetodes	3	Flora	pedra	10b	Baetidae B
3	Laura	pedra	10f	Camelobaetidius	3	Flora	pedra	10b	Simulium
3	Laura	pedra	10f	Leptonema	3	Flora	pedra	10b	Baetidae A
3	Laura	pedra	10f	Thraulodes	3	Flora	pedra	10b	Smicridea
3	Laura	pedra	10f	Baetidae B	3	Flora	pedra	10b	Palomena
3	Laura	pedra	10f	Smicridea	3	Flora	pedra	10c	Chironomini
3	Laura	pedra	10f	Libelulidae	3	Flora	pedra	10c	Baetodes
3	Laura	pedra	10g	Chironomini	3	Flora	pedra	10c	Camelobaetidius
3	Laura	pedra	10g	Simulium	3	Flora	pedra	10c	Simulium
3	Laura	pedra	10g	Baetodes	3	Flora	pedra	10c	Smicridea
3	Laura	pedra	10g	Baetidae A	3	Flora	pedra	10c	Thraulodes
3	Laura	pedra	10g	Camelobaetidius	3	Flora	pedra	10d	Chironomini
3	Laura	pedra	10g	Leptonema	3	Flora	pedra	10d	Baetodes
3	Laura	pedra	10g	Petrophyla	3	Flora	pedra	10d	Camelobaetidius
3	Laura	pedra	10g	Smicridea	3	Flora	pedra	10d	Baetidae A
3	Laura	pedra	10g	Pharodes	3	Flora	pedra	10d	Thraulodes
3	Flora	hojarasca	10a	Simulium	3	Flora	pedra	10e	Chironomini
3	Flora	hojarasca	10a	Chironomini	3	Flora	pedra	10e	Camelobaetidius
3	Flora	hojarasca	10a	Leptonema	3	Flora	pedra	10e	Baetidae B

3	Flora	piedra	10e	Simulium	3	Eduardo	piedra	10c	Chironomini
3	Flora	piedra	10e	Baetidae A	3	Eduardo	piedra	10c	Camelobaetidi
3	Flora	piedra	10f	Chironomini	3	Eduardo	piedra	10c	Baetodes
3	Flora	piedra	10f	Baetodes	3	Eduardo	piedra	10c	Smicridea
3	Flora	piedra	10f	Camelobaetidi	3	Eduardo	piedra	10c	Baetidae A
3	Flora	piedra	10f	Baetidae B	3	Eduardo	piedra	10c	Caenis
3	Flora	piedra	10f	Maruina	3	Eduardo	piedra	10d	Simulium
3	Flora	piedra	10g	Chironomini	3	Eduardo	piedra	10d	Chironomini
3	Flora	piedra	10g	Baetodes	3	Eduardo	piedra	10d	Camelobaetidi
3	Flora	piedra	10g	Camelobaetidi	3	Eduardo	piedra	10d	Baetodes
3	Flora	piedra	10g	Baetidae B	3	Eduardo	piedra	10d	Smicridea
3	Flora	piedra	10g	Baetidae A	3	Eduardo	piedra	10d	Baetidae A
3	Flora	piedra	10g	Smicridea	3	Eduardo	piedra	10d	Hydrophilidae
3	Flora	piedra	10g	Leptonema	3	Eduardo	piedra	10d	Leptohyphes
3	Flora	piedra	10g	Pharodes	3	Eduardo	piedra	10d	Petrophylla
3	Eduardo	hojarasca	10a	Simulium	3	Eduardo	piedra	10d	Psephenus
3	Eduardo	hojarasca	10a	Chironomini	3	Eduardo	piedra	10e	Simulium
3	Eduardo	hojarasca	10a	Leptonema	3	Eduardo	piedra	10e	Chironomini
3	Eduardo	hojarasca	10a	Camelobaetidi	3	Eduardo	piedra	10e	Camelobaetidi
3	Eduardo	hojarasca	10a	Baetidae A	3	Eduardo	piedra	10e	Baetodes
3	Eduardo	hojarasca	10a	Smicridea	3	Eduardo	piedra	10e	Petrophylla
3	Eduardo	hojarasca	10b	Simulium	3	Eduardo	piedra	10f	Camelobaetidi
3	Eduardo	hojarasca	10b	Chironomini	3	Eduardo	piedra	10f	Baetodes
3	Eduardo	hojarasca	10b	Leptonema	3	Eduardo	piedra	10f	Smicridea
3	Eduardo	hojarasca	10b	Camelobaetidi	3	Eduardo	piedra	10f	Calososychie
3	Eduardo	hojarasca	10b	Smicridea	3	Eduardo	piedra	10g	Simulium
3	Eduardo	hojarasca	10b	Baetidae B	3	Eduardo	piedra	10g	Leptonema
3	Eduardo	hojarasca	10c	Simulium	3	Eduardo	piedra	10g	Camelobaetidi
3	Eduardo	hojarasca	10c	Chironomini	3	Eduardo	piedra	10g	Baetodes
3	Eduardo	hojarasca	10c	Leptonema	3	Eduardo	piedra	10g	Smicridea
3	Eduardo	hojarasca	10c	Smicridea	3	Monica	hojarasca	10a	Leptonema
3	Eduardo	hojarasca	10d	Simulium	3	Monica	hojarasca	10a	Smicridea
3	Eduardo	hojarasca	10d	Chironomini	3	Monica	hojarasca	10a	Simulium
3	Eduardo	hojarasca	10d	Baetidae A	3	Monica	hojarasca	10a	Camelobaetidi
3	Eduardo	hojarasca	10d	Dixella	3	Monica	hojarasca	10a	Baetodes
3	Eduardo	hojarasca	10d	Tricorythodes	3	Monica	hojarasca	10a	Baetidae A
3	Eduardo	hojarasca	10e	Simulium	3	Monica	hojarasca	10a	Thraulodes
3	Eduardo	hojarasca	10e	Chironomini	3	Monica	hojarasca	10a	Chironomini
3	Eduardo	hojarasca	10e	Baetidae A	3	Monica	hojarasca	10b	Leptonema
3	Eduardo	hojarasca	10e	Phanocerus	3	Monica	hojarasca	10b	Smicridea
3	Eduardo	hojarasca	10f	Simulium	3	Monica	hojarasca	10b	Simulium
3	Eduardo	hojarasca	10f	Chironomini	3	Monica	hojarasca	10b	Camelobaetidi
3	Eduardo	hojarasca	10f	Leptonema	3	Monica	hojarasca	10b	Baetodes
3	Eduardo	hojarasca	10f	Baetidae A	3	Monica	hojarasca	10b	Baetidae A
3	Eduardo	hojarasca	10f	Smicridea	3	Monica	hojarasca	10b	Chironomini
3	Eduardo	hojarasca	10f	Tricorythodes	3	Monica	hojarasca	10b	Phanocerus
3	Eduardo	hojarasca	10f	Leptohyphes	3	Monica	hojarasca	10b	Maruina
3	Eduardo	hojarasca	10f	Pharodes	3	Monica	hojarasca	10b	Hydrophilidae
3	Eduardo	hojarasca	10g	Simulium	3	Monica	hojarasca	10b	Anchytarsus
3	Eduardo	hojarasca	10g	Chironomini	3	Monica	hojarasca	10b	Dugesia
3	Eduardo	hojarasca	10g	Baetidae A	3	Monica	hojarasca	10c	Leptonema
3	Eduardo	hojarasca	10g	Smicridea	3	Monica	hojarasca	10c	Simulium
3	Eduardo	hojarasca	10g	Tricorythodes	3	Monica	hojarasca	10c	Camelobaetidi
3	Eduardo	hojarasca	10g	Tipulidae	3	Monica	hojarasca	10c	Baetodes
3	Eduardo	piedra	10a	Simulium	3	Monica	hojarasca	10c	Baetidae A
3	Eduardo	piedra	10a	Chironomini	3	Monica	hojarasca	10c	Chironomini
3	Eduardo	piedra	10a	Camelobaetidi	3	Monica	hojarasca	10c	Dugesia
3	Eduardo	piedra	10a	Baetodes	3	Monica	hojarasca	10c	Phylloricus
3	Eduardo	piedra	10a	Smicridea	3	Monica	hojarasca	10c	Nectopsyche
3	Eduardo	piedra	10a	Calososychie	3	Monica	hojarasca	10c	Tricorythodes
3	Eduardo	piedra	10a	Baetidae A	3	Monica	hojarasca	10c	Leptohyphes
3	Eduardo	piedra	10b	Simulium	3	Monica	hojarasca	10c	Henerodes
3	Eduardo	piedra	10b	Chironomini	3	Monica	hojarasca	10d	Smicridea
3	Eduardo	piedra	10b	Leptonema	3	Monica	hojarasca	10d	Simulium
3	Eduardo	piedra	10b	Camelobaetidi	3	Monica	hojarasca	10d	Baetodes
3	Eduardo	piedra	10b	Baetodes	3	Monica	hojarasca	10d	Baetidae A
3	Eduardo	piedra	10b	Baetidae A	3	Monica	hojarasca	10d	Thraulodes
3	Eduardo	piedra	10b	Tricorythodes	3	Monica	hojarasca	10d	Chironomini
3	Eduardo	piedra	10b	Pharodes	3	Monica	hojarasca	10d	Chimarra
3	Eduardo	piedra	10c	Simulium	3	Monica	hojarasca	10d	Heterelmis

3	Monica	hojarasca	10d	Hetaerina	3	Monica	piedra	10d	Smicridea
3	Monica	hojarasca	10e	Leptonema	3	Monica	piedra	10d	Baetodes
3	Monica	hojarasca	10e	Smicridea	3	Monica	piedra	10d	Camelobaetidius
3	Monica	hojarasca	10e	Simulium	3	Monica	piedra	10d	Chironomini
3	Monica	hojarasca	10e	Baetodes	3	Monica	piedra	10d	Simulium
3	Monica	hojarasca	10e	Baetidae A	3	Monica	piedra	10d	Chimarra
3	Monica	hojarasca	10e	Chironomini	3	Monica	piedra	10d	Petrophyla
3	Monica	hojarasca	10e	Leptohyphes	3	Monica	piedra	10d	Maruina
3	Monica	hojarasca	10e	Henerodes	3	Monica	piedra	10d	Baetidae B
3	Monica	hojarasca	10e	Heterelmis	3	Monica	piedra	10d	Dugesia
3	Monica	hojarasca	10f	Leptonema	3	Monica	piedra	10d	Hydrophilidae
3	Monica	hojarasca	10f	Smicridea	3	Monica	piedra	10d	Leptonema
3	Monica	hojarasca	10f	Simulium	3	Monica	piedra	10d	Anacroneuria
3	Monica	hojarasca	10f	Baetodes	3	Monica	piedra	10e	Smicridea
3	Monica	hojarasca	10f	Baetidae A	3	Monica	piedra	10e	Baetodes
3	Monica	hojarasca	10f	Chironomini	3	Monica	piedra	10e	Camelobaetidius
3	Monica	hojarasca	10f	Dugesia	3	Monica	piedra	10e	Chironomini
3	Monica	hojarasca	10f	Nectopsyche	3	Monica	piedra	10e	Simulium
3	Monica	hojarasca	10f	Leptohyphes	3	Monica	piedra	10e	Petrophyla
3	Monica	hojarasca	10f	Chimarra	3	Monica	piedra	10e	Maruina
3	Monica	hojarasca	10g	Leptonema	3	Monica	piedra	10e	Hydrophilidae
3	Monica	hojarasca	10g	Smicridea	3	Monica	piedra	10e	Leptonema
3	Monica	hojarasca	10g	Simulium	3	Monica	piedra	10e	Calososychie
3	Monica	hojarasca	10g	Baetodes	3	Monica	piedra	10f	Smicridea
3	Monica	hojarasca	10g	Baetidae A	3	Monica	piedra	10f	Baetodes
3	Monica	hojarasca	10g	Chironomini	3	Monica	piedra	10f	Camelobaetidius
3	Monica	hojarasca	10g	Maruina	3	Monica	piedra	10f	Simulium
3	Monica	hojarasca	10g	Anchytarsus	3	Monica	piedra	10f	Chimarra
3	Monica	hojarasca	10g	Dugesia	3	Monica	piedra	10f	Petrophyla
3	Monica	hojarasca	10g	Tricorythodes	3	Monica	piedra	10f	Hydrophilidae
3	Monica	hojarasca	10g	Leptohyphes	3	Monica	piedra	10f	Leptonema
3	Monica	hojarasca	10g	henerodes	3	Monica	piedra	10g	Smicridea
3	Monica	hojarasca	10g	Chimarra	3	Monica	piedra	10g	Baetodes
3	Monica	hojarasca	10g	Heterelmis	3	Monica	piedra	10g	Camelobaetidius
3	Monica	hojarasca	10g	Macrelmis	3	Monica	piedra	10g	Chironomini
3	Monica	piedra	10a	Smicridea	3	Monica	piedra	10g	Baetidae A
3	Monica	piedra	10a	Baetodes	3	Monica	piedra	10g	Petrophyla
3	Monica	piedra	10a	Camelobaetidius	3	Monica	piedra	10g	Hydrophilidae
3	Monica	piedra	10a	Chironomini	3	Monica	piedra	10g	Leptonema
3	Monica	piedra	10a	Simulium	3	Monica	piedra	10g	Leptohyphes
3	Monica	piedra	10a	Thraulodes					
3	Monica	piedra	10a	Chimarra					
3	Monica	piedra	10a	Baetidae A					
3	Monica	piedra	10a	Petrophyla					
3	Monica	piedra	10a	Glossosomatidae					
3	Monica	piedra	10a	Maruina					
3	Monica	piedra	10a	Heterelmis					
3	Monica	piedra	10a	Baetidae B					
3	Monica	piedra	10b	Smicridea					
3	Monica	piedra	10b	Baetodes					
3	Monica	piedra	10b	Camelobaetidius					
3	Monica	piedra	10b	Chironomini					
3	Monica	piedra	10b	Simulium					
3	Monica	piedra	10b	Dugesia					
3	Monica	piedra	10b	Staphyllinidae					
3	Monica	piedra	10b	Baetidae A					
3	Monica	piedra	10b	Petrophyla					
3	Monica	piedra	10b	Glossosomatidae					
3	Monica	piedra	10b	Maruina					
3	Monica	piedra	10c	Smicridea					
3	Monica	piedra	10c	Baetodes					
3	Monica	piedra	10c	Camelobaetidius					
3	Monica	piedra	10c	Chironomini					
3	Monica	piedra	10c	Simulium					
3	Monica	piedra	10c	Hydrophilidae					
3	Monica	piedra	10c	Leptonema					
3	Monica	piedra	10c	Baetidae A					
3	Monica	piedra	10c	Petrophyla					
3	Monica	piedra	10c	Glossosomatidae					
3	Monica	piedra	10c	Maruina					

Métodos para el análisis fisonómico y estructural, mediante perfiles del Bosque El Naranjal

Laura Esquivel

Coordinador: Rodolfo Ortiz y Jorge Gómez

Las comunidades de plantas poseen una forma estructural, que se puede determinar por la observación directa (Krebs, 1985). Algunos aspectos fisonómicos pueden determinarse fácilmente a partir de la estructura física, como lo son las gambas, la forma de las copas de los árboles, la corteza, las hojas y las puntas de escorrentía (Hartshorn, 1991).

Generalmente, la estructura física de la comunidad vegetal, presenta también una estructura vertical. Algunas de estas comunidades son muy estratificadas y tendrán gran diversidad de alturas verticales con un crecimiento denso de ramas y hojas en todos los niveles desde el suelo hasta la parte superior del dosel (Krebs, 1985).

Algunos autores consideran que un bosque tropical lluvioso bien desarrollado tiene por lo menos tres estratos distintos de vegetación, clasificados como alto, medio y bajo (Viljee *et al*, 1992), otros prefieren subdividir altitudinalmente el bosque en cinco estratos, que nombran como estrato superior o emergente, medio, bajo, de arbustos y de hierbas (Longman y Jenik, 1987). De cualquier manera, la altura que caracteriza a cada estrato, no debe ser arbitraria pues difiere según sea el tipo de bosque que se estudia (Richards 1996).

Como técnica para el estudio de esta estratificación, se realiza el perfil de la vegetación, que consiste en una franja de muestreo que trata de mostrar la altura relativa, el espacio lateral y la interrelación entre las diversas plantas que componen la comunidad (Fournier, 1970).

Como la observación directa del perfil de un bosque es muy difícil debido a que la visibilidad del observador se restringe horizontal y verticalmente desde el suelo hacia el dosel, se construyen diagramas de perfil a escala a partir de medidas que se le hacen a los árboles de una muestra que forma parte de una franja del bosque. El método original consistió en una franja de 7.6x60m, donde se removía la maleza y se excluían los árboles menores de 5m. Se ubicaban las posiciones de los otros árboles en la franja, se medían y se elaboraba un mapa (Richards, 1996).

El objetivo principal de este estudio fue comparar tres métodos diferentes para la construcción de perfiles de bosque, y determinar cual de ellos es más eficiente en cuanto al que represente mejor la diversidad del bosque, sea más complejo al mostrar los estratos y sea sencillo para el estudioso respecto a la claridad con que se presenta la estructura boscosa.

Métodos

El estudio se realizó durante enero del 2000, en el Bosque El Naranjal ubicado en la Reserva de Vida Silvestre Golfito, en Puntarenas Costa Rica. Según Holdridge las bajuras alrededor del Golfo Dulce donde se localiza El Naranjal, al igual que las llanuras de Sarapiquí y Tortuguero en el NE del país, poseen un bosque definido como tropical muy húmedo (Hartshorn, 1991). El bosque de Golfito se caracteriza por poseer una precipitación de 4256 mm anuales (Jiménez y Soto, 1985).

Se eligieron tres parcelas diferentes sobre la misma fila del bosque, tomando en cuenta la altura sobre nivel de mar, a saber: 145, 165 y 185 msnm respectivamente. En cada una de estas parcelas se hizo una cuadrícula de 50 x 4 m, cuya pendiente promedio fue del 60%. Los tres tipos de perfiles se dibujaron bajo las siguientes consideraciones: el primero fue un perfil horizontal en un único plano, en el segundo se utilizó el ángulo de inclinación de cada especie de planta para ubicarla en una pendiente, y el último perfil se elaboró basándose en la altitud de cada individuo sobre el nivel del mar con intervalos de cada 5 m.

Con una cinta métrica se midió el diámetro a nivel del pecho (DAP) de cada uno de los árboles incluidos en las cuadrículas. En los perfiles solamente se tomaron en cuenta los árboles con un DAP mayor o igual a 10 cm. En todos los casos, para cada especie, una persona experimentada estimó la altura de la primera rama y la altura de la copa. El perfil incluyó además especies no arborescentes o juveniles ubicadas sobre uno de los lados trazados para la cuadrícula, cuya altura fuera mayor o igual a 1,5 m. Para cada especie se realizó un dibujo de la forma de la copa, follaje y tronco.

En la medida de lo posible se identificaron las especies incluidas dentro de las tres cuadrículas y se ubicaron dentro de las mismas utilizando como coordenadas los ejes X y Y.

Resultados

En el estudio se incluyeron un total de 36 árboles, de los cuales 10 formaron parte del perfil 1, mientras que los perfiles 2 y 3, abarcaron 16 árboles cada uno. Además, se trabajó con 10 especies no arborescentes en el perfil 1, 3 en el perfil 2 y 10 en el perfil 3.

Pocas especies de árboles se presentaron en todos los tipos de perfil, como por ejemplo *Symphonia globulifera* y *Tetrathylacium macrophyllum* (Cuadro 1), mientras que otras solamente se presentaron en uno de los perfiles, como por ejemplo *Andira inermis* y *Apeiba membranacea*, las cuales se encontraron en el perfil 1. Ninguna de las especies no arbóreas se presentó en las tres parcelas, la mayoría sólo se encontró en una de ellas (Cuadro 2).

El Perfil 1, parece presentar tres estratos definidos (Fig. 1) por un dosel formado por *Hyeronima alchornoides* y *Sapium laurifolium*, de 30 y 20 m de altura respectivamente, mientras que el subdosel está compuesto por los demás árboles cuya altura se encuentra entre los 15 y 6 m. El sotobosque incluye las especies no arbóreas de 1.5 a 3m de altura, cuyos representantes más importantes fueron *Garcinia* sp, *Cyclanthus bipartitus* e *Iriarteia* sp.

El Perfil 2 (Fig. 2), presenta árboles de gran altura como *Symphonia globulifera* y *Inga* sp de aprox. 30 y 20m de altura respectivamente. A partir de este perfil no se distinguen los estratos del bosque claramente, pero permite ubicar a los individuos a lo largo de la pendiente.

Los árboles de mayor tamaño que conforman al Perfil 3 son *Calophyllum longifolium*, *Inga* sp y *Shizolobium parahyba* de 25, 25 y 26 m de altura respectivamente. En este perfil se localizaron con más precisión los árboles dentro de la cuadrícula.

Discusión

El diagrama del bosque para realizar el perfil, depende en gran medida del dibujo de la forma del tronco y copa de los árboles y por ende es de suma importancia tener buena visibilidad a pesar de la espesura del bosque. La dificultad que se presentó en la elaboración de los perfiles consistió en que la densidad de hojas y ramas permitió solamente dar ojeadas ocasionales de las copas, por lo que Richards (1996) recomienda hacer observaciones en los claros creados por la caída de árboles o ríos que permitan mejorar la visibilidad de los individuos de interés para la elaboración del perfil, esto podría ocasionar un error al no reconocer la extensión de los niveles bajos del bosque debido al crecimiento explosivo de plantas trepadoras u otras de crecimiento rápido.

La diferencia entre los Perfiles con respecto a las especies que se presentan en cada uno de ellos, sólo demuestra que el bosque El Naranjal es muy heterogéneo, con bajas densidades de árboles por especie.

La abundancia o diversidad de especies en cada Perfil no depende en este caso de la metodología utilizada, con esto me refiero a que la eficiencia del método en la elaboración de perfiles más bien se debe enfocar en ¿cuál de los perfiles es el más útil para los objetivos que el investigador se propone al hacer un muestreo de la comunidad boscosa?.

El Perfil 1 es el que refleja claramente los estratos que posee un bosque debido a que los ejes X y Y tienen una misma escala y son fácilmente interpretados al proporcionar las alturas de los árboles, así es posible proponer una capa de dosel, subdosel y sotobosque.

Ni el Perfil 2, ni el perfil 3 nos permiten definir claramente los estratos a partir del esquema sin que se tengan que hacer las mediciones necesarias para tal caso con la escala, de ahí que no sean muy prácticos para tal fin. Aunque nos pueden ayudar a estudiar distribuciones altitudinales de las especies a lo largo de diferentes grados de pendiente en los bosques. Estos perfiles se acercan más a la realidad con que se distribuyen las especies en el bosque. Algunos árboles altos que se presentan pendiente abajo podrían encontrarse al mismo nivel que árboles más bajos pero ubicados pendiente arriba, por lo que de una forma muy compleja, podríamos establecer relaciones al observar cercanías entre copas de árboles y la importancia para especies animales al tener disponibles hojas a una altura relativamente similar.

El perfil 3 nos permite deducir la distancia que hay entre una y otra especie de árbol dentro de la misma parcela y además ubicarlos espacialmente para dar una idea de la distribución. Por ejemplo el árbol que se identificó como la familia Fabaceae se encuentra a 2m de *Spondias mombin*.

En conclusión, el perfil 1 es el más efectivo para definir los estratos del bosque, el perfil 2 para estudiar la distribución (altitudinal) a lo largo de una pendiente y el perfil 3 para estudiar la distribución espacial y altitudinal de diferentes especies de árboles adultos o jóvenes, hierbas y arbustos.

Bibliografía

- Fournier, L. 1970. Fundamentos de Ecología Vegetal. Edición provisional. Pp108.
 Hartshorn, G. 1991. En: D.H. Janzen (ed.). Historia Natural de Costa Rica. 1era edición. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp 123,149.
 Jiménez, J.A. y R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 33(1): 25-37.
 Krebs, Ch. 1985. Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia. 2da edición. Ed. Harla. Méjico. Pp 451-472, 512.

Longman, K.A. y J. Jeník. 1987. Tropical Forest and its environment. 2da edición. Ed. John Wiley and Sons. EEUU. Pp 71-82.

Richards, P. 1996. The Tropical Rain Forest. 2da edición. Ed. Universidad de Cambridge. EEUU. Pp 26-48.

Villee, C; E, Solomon; C, Martin; D, Martin; L, Berg; P, Davis. 1992. Biología. 2da Edición. Ed. Interamericana. Méjico. Pp 1211-1212.

Cuadro 1. Especies arbóreas presentes en las diferentes parcelas del bosque El Naranjal, Golfito. 2000.

Especies arbóreas	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3
<i>Andira inermis</i>		X	
Anonaceae		X	
<i>Apeiba membranacea</i>		X	
<i>Aspidosperma spruceanum</i>		X	
<i>Brosimum alicastrum</i>			X
<i>Brosimum sp</i>	X	X	
<i>Calophyllum longifolium</i>			X
<i>Compsonera sprucei</i>			X
<i>Dendropanax arboreus</i>		X	
Fabaceae #1		X	X
Fabaceae #2			X
<i>Garcinia sp</i>	X		
<i>Heisteria concinna</i>	X		X
<i>Hyeronima alchornoides</i>	X		
<i>Inga sp</i>		X	
<i>Lacmellea panamensis</i>			X
Rubiaceae			X
<i>Sapium laurifolium</i>	X		
<i>Shizolobium parahyba</i>			X
<i>Sorocea cufodontisii</i>			X
<i>Sorocea sp</i>	X		
<i>Spondias mombin</i>			X
<i>Symphonia globulifera</i>	X	X	X
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	X	X	X
<i>Xilopia sericophylla</i>		X	
<i>Zanthoxylum acuminatum</i>			X

Cuadro 2. Especies no arbóreas presentes en las diferentes parcelas del bosque El Naranjal, Golfito. 2000.

Especies no arbóreas	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3
<i>Anthurium sp</i>			X
Annonaceae			X
<i>Brosimum sp</i>		X	
<i>Cyclanthus bipartitus</i>	X		
<i>Chamadorea sp</i>	X		X
<i>Garcinia sp</i>	X		X
<i>Heliconia sp</i>		X	X
<i>Iriartea sp</i>	X		
<i>Calathea sp</i>			X
<i>Callophyllum sp</i>			X
Moraceae 1	X	X	
<i>Piper sp</i>			X
<i>Sterculia alleni</i>	X		
<i>Zamia sp</i>			X

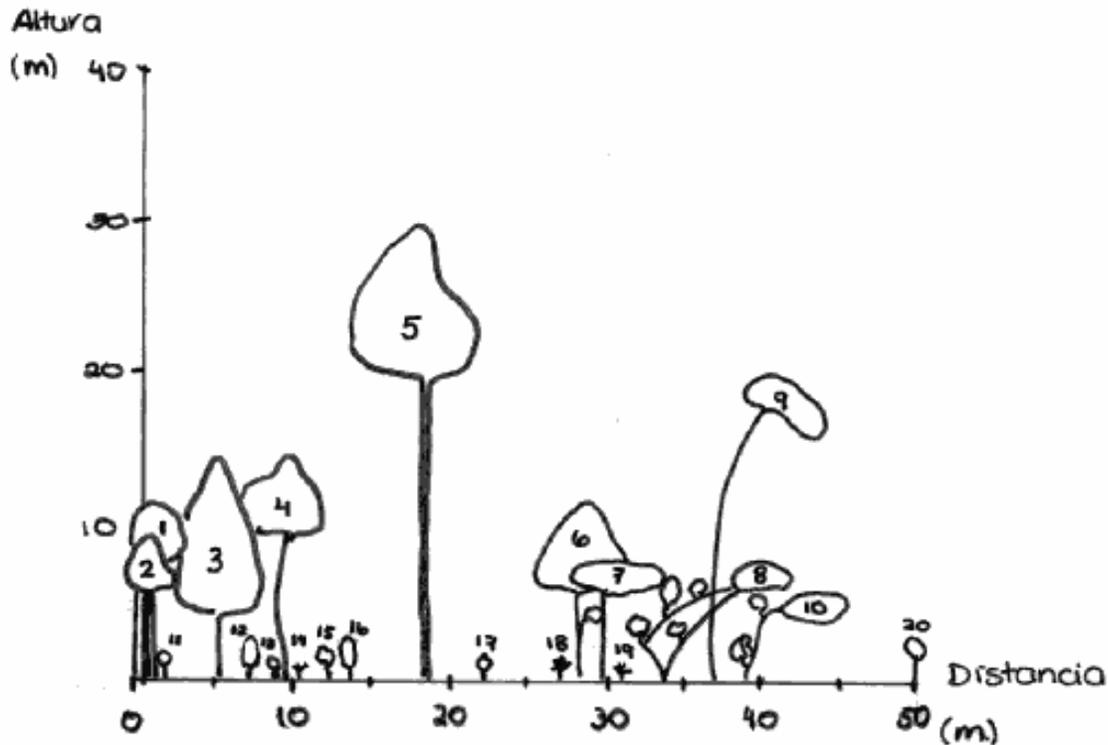


Fig. 1. Perfil 1 del bosque El Naranjal, Golfito. 2000. Clave para identificación de árboles: (1 y 7) *Symphonia globulifera*, (2) *Tetrathylacium macrophyllum*, (3) *Garcinia sp*, (4) *Heisteria concinna*, (5) *Hyeronima alchornoides*, (6) *Brosimum*, (8) *Tetrathylacium macrophyllum*, (9) *Sapium laurifolium*, (10) *Sorocea sp.*, y especies no arbóreas: (11) *Chamadorea sp*, (12) *Moraceae*, (13 y 16) *Garcinia sp*, (14, 18 y 19) *Cyclanthus bipartitus*, (15 y 20) *Iriartea sp*, (17) *Sterculia alleni*.

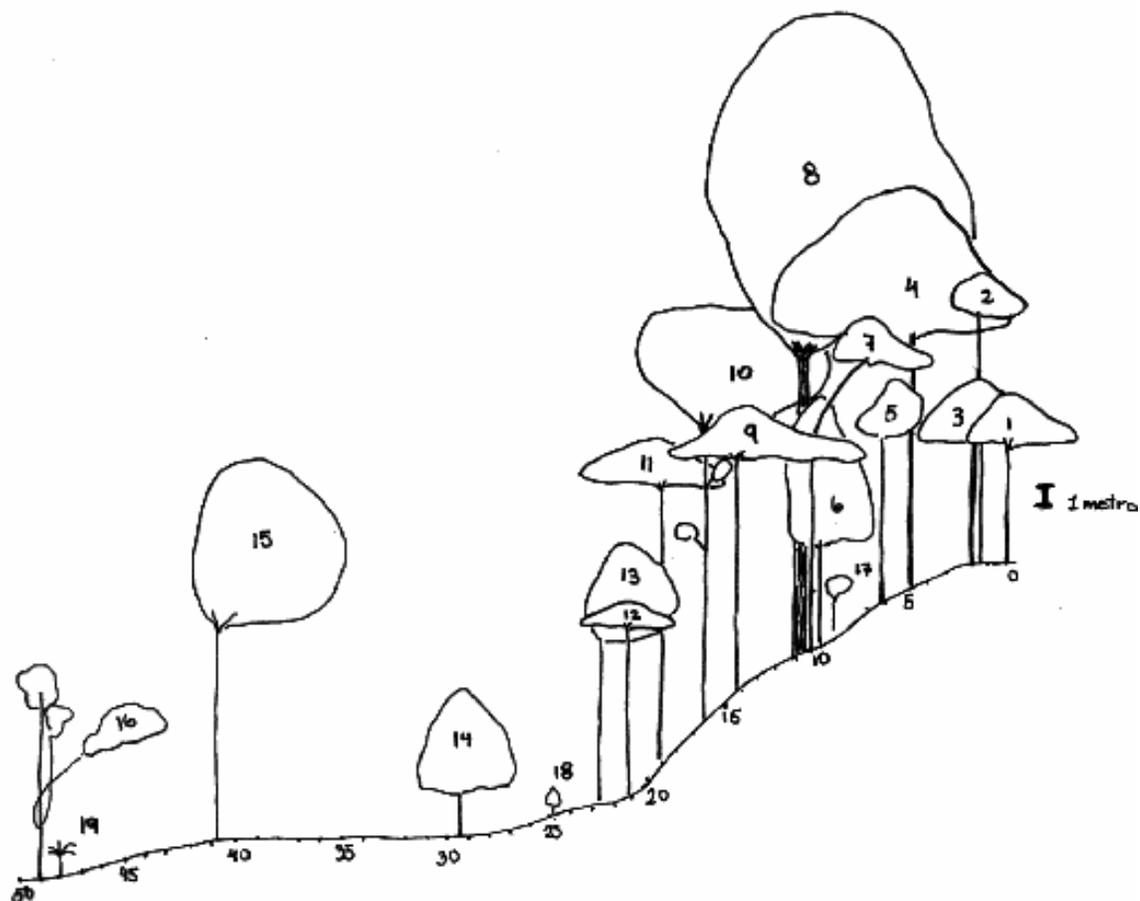


Fig. 2. Perfil 2 del bosque El Naranjal, Golfito. 2000. Clave para identificación de árboles: (1 y 3) *Tetrathylacium macrophyllum*, (2) Fabaceae, (4) *Symphonia globulifera*, (5 y 11) *Dendropanax arboreus*, (6, 7 y 9) *Andira inermis*, (8) *Symphonia globulifera*, (10 y 15) *Inga* sp, (12) Annonaceae, (13) *Apeiba membranacea* (14) Lauraceae, (16) *Xilopia sericophylla*, y especies no arbóreas: (17) *Heliconia* sp, (18) *Brosimum* sp, (19) Moraceae.

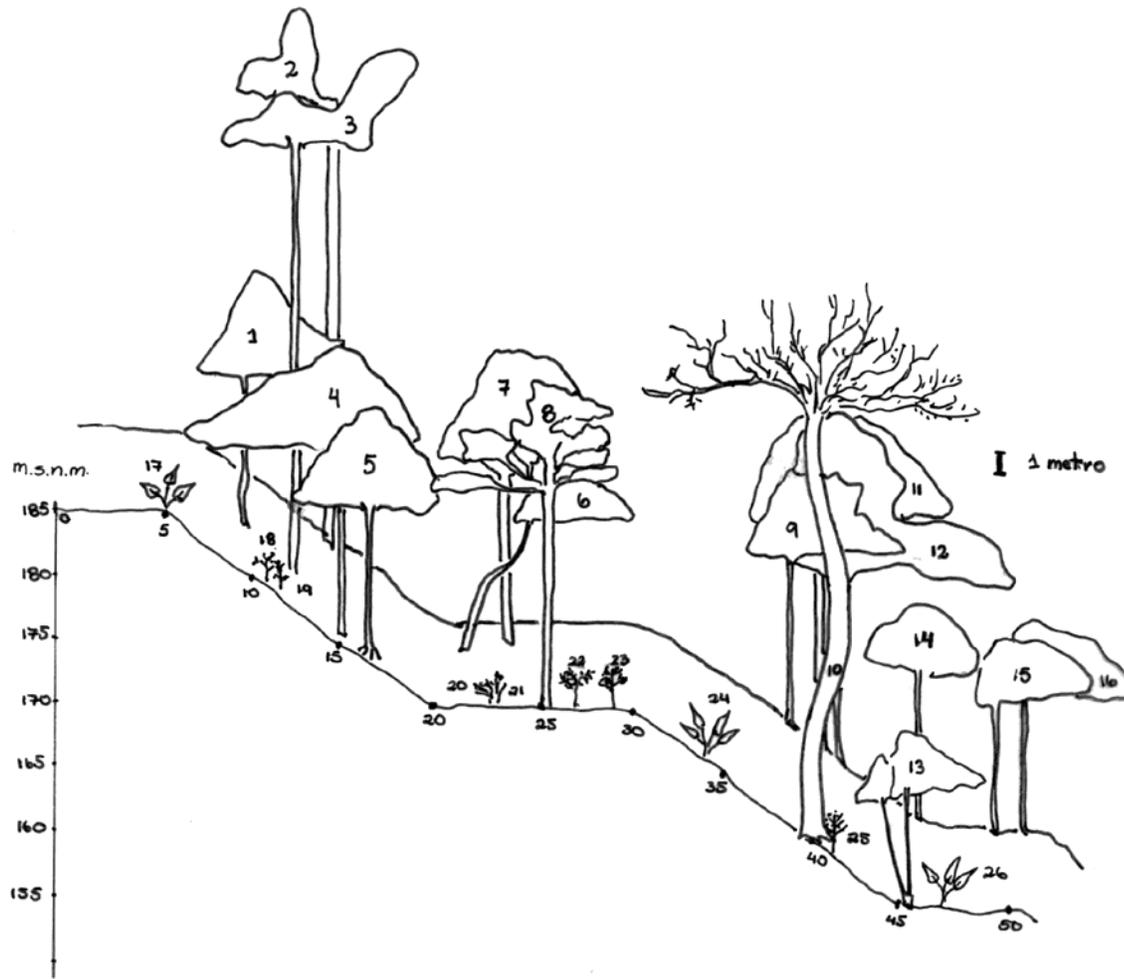


Fig. 3. Perfil 3 del bosque El Naranjal, Golfito. 2000. Clave para identificación de árboles: (1) *Lacmellea panamensis*, (2) *Calophyllum longifolium*, (3) *Inga* sp, (4) *Compsoeura sprucei*, (5) *Symphonia globulifera* (6) *Brosimum alicastrum*, (7) *Fabaceae*, (8 y 11) *Spondias mombim*, (9) *Rubiaceae*, (10) *Shizolobium parahyba*, (12) *Zanthoxylum acuminatum*, (13) *Sorocea cufodontisii*, (15 y 14) *Tetrathylacium macrophyllum*, (16) *Heisteria concinna*, y especies no arbóreas: (17) *Heliconia* sp, (18) *Annonaceae*, (19) *Calathea* sp, (20) *Callophyllum* sp, (21) *Chamadorea* sp, (22 y 24) *Piper* sp, (23) *Zamia* sp, (25) *Garcinia*, (26) *Anthurium* sp.

Distribución y características morfométricas de *Anadara similis* y *A. tuberculosa* (Bivalvia, Arcidae) en el Manglar La Purruja

Marcela Fernández

Coordinadora: Margarita Silva

De los moluscos bivalvos asociados a los ecosistemas de manglar, algunas especies de la familia Arcidae y principalmente del género *Anadara* y *Grandiarca* han sido muy reconocidas por su importancia para la pesca artesanal. Para las poblaciones humanas de la costa Pacífica de América, *Anadara tuberculosa*, y *A. similis* son especies catalogadas como un alimento más de su dieta (Fretter y Graham 1964).

La piangua *A. tuberculosa* ha sido la especie más explotada (Fretter y Graham 1964). Desde hace muchos años ha tenido importancia como fuente de proteínas y como recurso económico para los habitantes de la zona costera (Ampie y Cruz 1989).

A. tuberculosa se distribuye a lo largo de la costa este del continente Americano, desde California hasta Perú. Se le encuentra viviendo en el barro, con un rango de salinidad no muy alto entre los 16 y 29 ppm, y filtra alimento del agua durante la marea alta (de la Cruz 1994)

Según de la Cruz (1994), el ciclo de vida de *A. tuberculosa* no es aún bien conocido, pero se ha observado que esta especie alcanza su tamaño comercial en 18 a 24 meses. Debido a ese rápido crecimiento, *A. tuberculosa* es considerada como la principal fuente de proteína extraída del manglar (de la Cruz 1994). Sin embargo, muy poco es lo que se conoce sobre otros aspectos como la disponibilidad, pesquería y estructura de la población (Cruz y Palacios 1983).

A. similis es una especie de menor abundancia que *A. tuberculosa* pero puede incluirse como un recurso con posibilidades para la maricultura (Cruz 1984a).

La calidad de la carne de estos moluscos se encuentra relacionada con la robustez o gordura; y puede ser expresada como el Índice de Condición (IC) (Cruz 1984a) o Porcentaje de Rendimiento, el cual constituye el porcentaje de carne por peso (Fretter y Graham 1964). El Porcentaje de Rendimiento ha sido evaluado para *A. tuberculosa* con una mayor frecuencia que lo que ha sido para *A. similis* (Cruz 1984a).

En el presente estudio se pretende determinar la distribución de pianguas del manglar La Purruja, de acuerdo a su ubicación dentro de los canales de éste; es decir en el sector de la desembocadura o en el sector medio, más alejado del mar. Además, determinar la estructura poblacional y obtener el porcentaje de rendimiento de la carne de las pianguas y su relación con el tamaño.

Métodos

El estudio se realizó el 13 y 14 de enero del 2000, en el Canal Purruja y en el Canal Mayor del Manglar La Purruja en Gólfito, Puntarenas. Se delimitaron dos cuadrículas de 100 m² cada una, en la desembocadura y en el sector medio de cada canal (fig. 1), para un total de 800 m², 400 m² en cada canal. En cada una de esas ocho cuadrículas en total, un grupo de piangueros y estudiantes recolectaron las pianguas.

En el laboratorio, se procedió a separar todos los individuos colectados por especie y se les midió la longitud de la concha con un vernier con 0.05 mm de precisión. Posteriormente, se crearon seis categorías de longitud: Talla 1 (10-20 mm), talla 2 (21-30 mm), talla 3 (31-40), talla 4 (41-50 mm), talla 5 (51-60) y talla 6 (60-70 mm).

Se escogió una muestra al azar para analizarla más a fondo; tomado el peso del individuo antes de abrirlo, y el peso fresco de la carne (0.1g de precisión) y el sexo, después de abrirlo y removerlo de la concha.

Para el análisis se utilizó un Análisis de Variancia (ANDEVA) en bloques de cuatro vías: canales, sitios, cuadrículas y especies para la abundancia de pianguas. ANDEVA en bloques de dos vías, canal y sitio para la salinidad. ANDEVA en bloques de tres vías para la longitud de la concha, para el peso total y el peso fresco. ANDEVA anidado para el % de rendimiento entre categorías de longitud por especie. Chi² para la proporción de sexos. Correlaciones de Pearson para las relaciones entre pesos, longitudes y % de rendimiento.

Resultados

Se colectó un total de 1179 pianguas, que incluía 209 individuos de la especie *Anadara similis* y 970 de *A. tuberculosa*. Se encontraron menos individuos de *A. similis*; sin embargo, la cantidad de ambas especies se mantiene en las mismas proporciones en la desembocadura y en el sector medio, ambas especies son más comunes en la desembocadura (Cuadro 1) ($X^2=0.49$, g.l=1, $p=0.484$). Por otro lado, la proporción de individuos por especies es diferente entre los canales

($X^2=56.930$, $g.l=1$, $p<0.001$), *A. similis* es más común en el canal Purruja, mientras que *A. tuberculosa* es más común en el canal Mayor (Cuadro 2).

La cantidad de individuos colectados no resultó significativamente diferente entre los canales, entre los sitios, ni entre cuadrículas ($F=1.65$, $g.l=1$ y 11 , $p=0.22$; $F=1.97$, $g.l=1$ y 11 , $p=0.18$, $F=2.49$, $g.l=1$ y 11 , $p=0.14$); pero si entre especies ($F=10.87$, $g.l=1$ y 11 , $p=0.007$); es decir, *A. tuberculosa* fue la más abundante.

La salinidad entre los dos canales fue diferente ($F=6.85$, $g.l=1$ y 13 , $p=0.021$); al igual que la salinidad entre los sitios ($F=10.58$, $g.l=1$ y 13 , $p=0.001$); siendo la salinidad en las desembocaduras mayor que la de los sectores medios (Cuadro 3).

De un total de 535 ejemplares examinados, 381 correspondieron a *A. tuberculosa* y 154 a *A. similis* (Cuadro 4). La proporción de sexos entre las especies no difiere ($X^2=0.18$, $g.l=1$, $p=0.670$); ni la proporción de sexos entre los sitios para *A. tuberculosa* ($X^2=1.79$, $g.l=1$, $p=0.180$) y para *A. similis* ($X^2=0.19$, $g.l=1$, $p=0.670$).

A. tuberculosa resultó con una relación de sexos de 1.6 hembras/1 macho; y *A. similis* con una de 1.47 hembras/1 macho. Ambas proporciones aunque están balanceadas a favor de las hembras, no resultaron significativamente diferentes de la proporción 1:1 ($X^2=5.36$, $g.l=1$, $p=0.02$ y $X^2=19.30$, $g.l=1$, $p<0.001$). La proporción de individuos indeterminados (no se les pudo determinar el sexo) por especie no es diferente; aunque se puede observar que la mayor cantidad la obtuvo *A. tuberculosa* en la desembocadura ($X^2=0.10$, $g.l=1$, $p>0.05$) (Cuadro 4).

La colecta total tubo una moda de talla entre los 41 a 50 mm y una talla mínima de 10-20 mm (fig.2). En la figura 3 se muestra también la estructura de la población separada por sexos y por especies, pero sobre la base de la muestra analizada. El tamaño de los machos fue igual al de las hembras ($t=1.33$, $g.l=36$, $P=0.186$). Además, la longitud no varía entre los dos canales ($F=1.54$, $g.l=1$ y 1175 , $p=0.215$), entre los sitios ($F=0.006$, $g.l=1$ y 1175 , $p=0.93$); ni entre las dos especies ($F=0.67$, $g.l=1$ y 1175 , $p=0.413$) (Cuadro 4).

El peso total no varía según el canal ($F=1.55$, $g.l=1$ y 535 , $p=0.213$) o el sitio ($F=5.65$, $g.l=1$ y 535 , $p=0.018$) pero si es diferente entre las dos especies ($F=44.7$, $g.l=1$ y 535 , $p=0.001$). Sin embargo, el peso fresco es diferente en los canales y los sitios ($F=6.73$, $g.l=1$ y 535 , $p=0.010$ y $F=5.70$, $g.l=1$ y 535 , $p=0.017$) y no lo es entre las dos especies ($F=2.92$, $g.l=1$ y 535 , $p=0.088$) (Cuadro 4).

Conforme aumenta la longitud de la concha, aumenta el peso fresco y total, pero la longitud no se encuentra relacionada con el % de rendimiento de la carne (Cuadro 5); pues en las figuras 4 y 5 se observa que este último aumenta con el tamaño hasta cierto punto para después disminuir. Al menos este porcentaje esta relacionado con los pesos; y aumenta con el peso fresco, y disminuye si el peso total aumenta (Cuadro 5). El % de rendimiento varía entre las categorías de longitud de cada especie ($F=9.24$, $g.l= 8$ y 530 , $p=0.001$). *A. similis* alcanza un rendimiento de la carne mayor (fig. 4) que *A. tuberculosa* (fig. 5).

Discusión

Frecuentemente se ha encontrado *A. similis* en una menor cantidad que *A. tuberculosa*, ambas compartiendo el mismo hábitaculo. Por ello, se ha catalogado *A. similis* como una especie menos abundante; además, que es posible que se encuentre desfavorecida en la competencia con *A. tuberculosa* (Cruz 1984a).

Al ser *A. tuberculosa* una especie de salinidades bajas durante el estado de madurez (Cruz 1984b); era de esperarse que fuera más abundante en el sector medio. En general, las diferencias geográficas y temporales que se han observado en factores como la abundancia, y ha sido posible de explicarlos por cambios en la salinidad, disponibilidad de alimento y explotación por el hombre (de la Cruz 1994).

El porcentaje promedio de machos y de hembras para las dos especies está en una proporción a favor de las hembras, aunque no significativamente diferente de 1:1. En un estudio de *A. similis* realizado por Cruz (1984a) encontró un porcentaje mayor de machos que de hembras durante la mayor parte del año en estudio; pero en los meses de enero, febrero y setiembre el porcentaje de hembras fue mayor. En el presente estudio, realizado en el mes de enero, se puede observar esa tendencia. Lo mismo resultó con *A. tuberculosa*, donde en estudios anuales se encuentra una relación 1:1, pero en meses como enero las hembras son más numerosas (Cruz y Palacios 1984, Cruz 1984b, Ampie y Cruz 1989). Tales resultados concuerdan con Fretter y Graham (1964), quienes afirman que usualmente, en especies diocas, las hembras tienden a ser más numerosas que los machos, conforme la población aumenta en edad.

Los individuos indefinidos de ambas especies son considerados como desovados, es decir que no se observan células sexuales en sus gónadas y se consideran que han desovado e iniciarán la gametogénesis. (Cruz 1984a y 1984b). Aparentemente, en *A. tuberculosa* la gametogénesis activa esta marcada por un decrecimiento en la salinidad y el desove por altas salinidades (Cruz 1984b). Por lo tanto, no sería extraño encontrar más individuos indeterminados en las desembocaduras donde la salinidad es mayor. A la vez, estas pianguas contribuyen a que la abundancia de las dos especies sea mayor en las desembocaduras.

La talla de longitud más frecuente coincide con Campos *et al.* (1990) e indica que Golfito y Zancudo reportan tallas promedios y modas de 51-54 mm. Al igual que estos autores no se detectaron diferencias en tallas de muestras provenientes

de distintos sitios de la zona, lo cual indica una estructura poblacional similar en todos los sitios de extracción, tal vez debido a una presión de explotación comparable (Campos *et al.* 1990). Sin embargo, aunque pareciera ser poca, existe la extracción de pianguas por debajo de la talla mínima establecida de 44 mm (fig. 2); lo cual puede poner en peligro la reproducción y la estabilidad poblacional (Campos *et al.* 1990).

Al igual que Cruz y Palacios (1984) no hay diferencia entre el tamaño de hembras y machos, por lo no existe dimorfismo sexual en cuanto a longitud.

El 90% del peso total se considera que lo contribuye el peso de la concha de *A. tuberculosa* (de la Cruz 1994). Es por ello, la diferencia entre las dos especies pues *A. tuberculosa* secreta una concha relativamente gruesa y *A. similis* una relativamente delgada (Fretter y Graham 1964). Mientras que ambas poseen un peso fresco similar, probablemente por poseer una alimentación muy parecida (Fretter y Graham 1964).

Según la figura 4, para *A. similis* el rendimiento es mayor en los ejemplares de talla 4 que en los de talla 5 o 6, indicando que el peso de la concha contribuye más conforme se incrementa la longitud (Cruz y Palacios 1983). Por ello la correlación negativa entre el rendimiento y el peso total y la positiva entre el rendimiento y el peso fresco; ya que llega un momento donde lo que crece es la concha y no la carne, disminuyendo el rendimiento. Para *A. tuberculosa* ocurre lo mismo aunque sea menos claro en la figura 5, debido a un individuo de 10-20 mm que tuvo un peso total bajo y un peso fresco muy alto.

Aparentemente, *A. tuberculosa* se beneficia con la entrada de materia orgánica de la tierra al mar, pues en manglares con mucha explotación, alta tasa de sedimentación y depositación de materia orgánica, pueden explicar el tamaño pequeño de las pianguas y el alto rendimiento de la carne (de la Cruz 1994).

Bibliografía

- Ampie, C.L., R.A. Cruz. 1989. Tamaño y Madurez Sexual de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en Costa Rica. *Brenesia* 31:21-24.
- Campos, J.A., M.L. Fournier y R. Soto. 1990. Estimación de la Población de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en Sierpe-Terraba, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 38(2B):477-480.
- Cruz, R.A., J.A. Palacios. 1983. Biometría del molusco *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda: Arcidae) en Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 31(2): 175-179.
- Cruz, R.A. 1984a. Algunos Aspectos Reproductivos y Variación Mensual del Índice de Condición de *Anadara similis* (Pelecypoda: Arcidae) de Jicaral, Puntarenas, Costa Rica. *Brenesia* 22:95-105.
- Cruz, R.A. 1984b. Algunos Aspectos de la Reproducción en *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda: Arcidae) en Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 32(1):45-50.
- De la Cruz, A.M. 1994. Stable pollutants in the Bivalve *Anadara tuberculosa* from the Nicoya Gulf, Costa Rica. Tesis de Doctorado. Urife Universiteit, Brussel. 187 p.
- Fretter, V. y A. Graham. 1964. Reproduction. En K.M Wilburg y C.M. Young (eds). *Physiology of Mollusca*. Young Publishers. EEUU. p 127-16

Cuadro 1. Número de individuos por especie en cada sitio muestreado en el Manglar Purruja, Golfito, enero 2000.

ESPECIE	DESEMBOCADURA	SECTOR MEDIO	TOTAL
<i>A. similis</i>	130	79	209
<i>A. tuberculosa</i>	578	392	970
TOTAL	708	471	1179

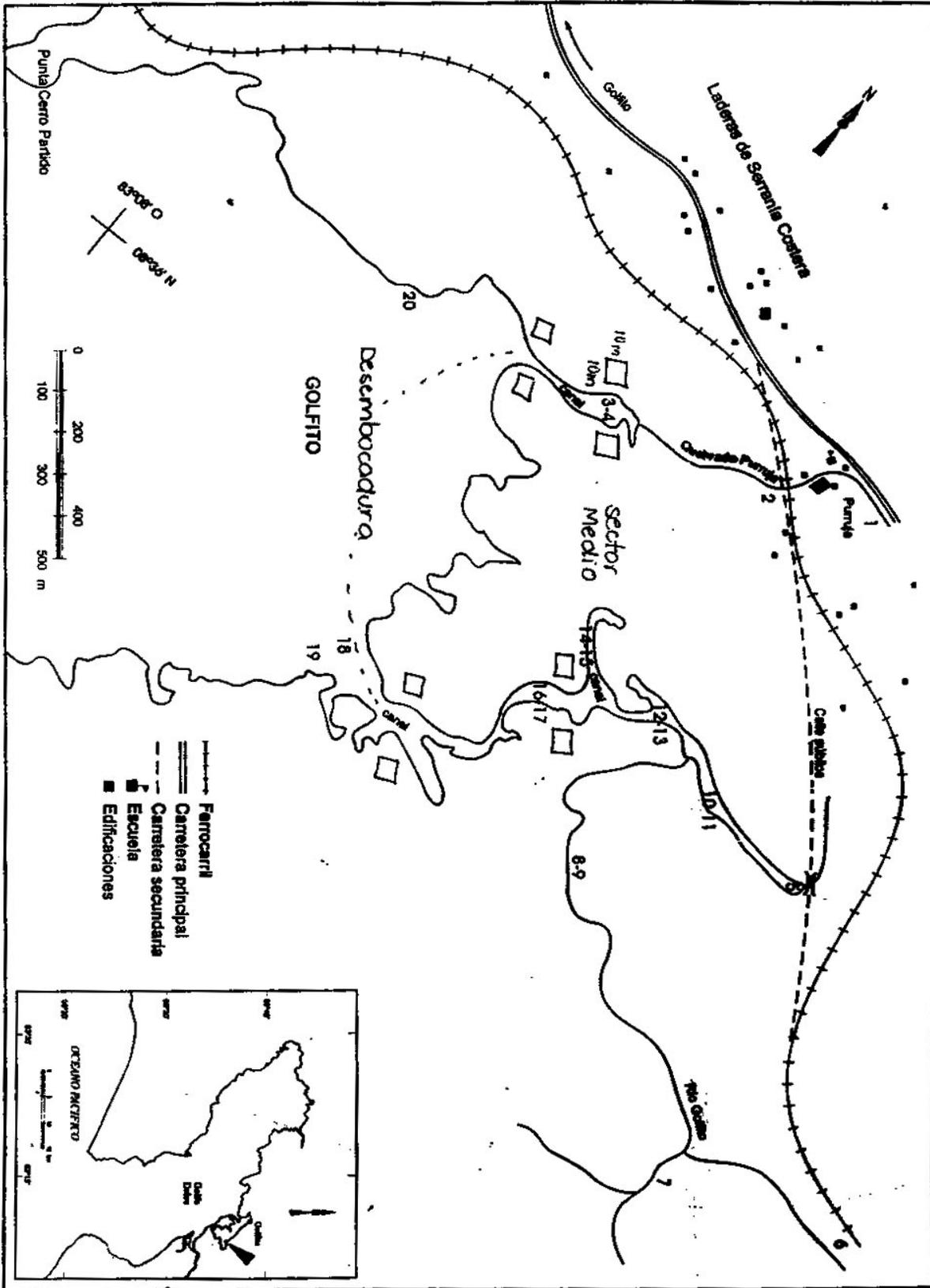


Fig. 1: El manglar de Purruja mostrando los sitios de muestreo

Cuadro 2. Número de individuos por especie en cada canal muestreado en el Manglar Purruja, Golfito, enero 2000.

ESPECIE	CANAL MAYOR	CANAL PURRUJA	TOTAL
<i>A. similis</i>	53	156	209
<i>A. tuberculosa</i>	525	445	970
TOTAL	578	601	1179

Cuadro 3. Promedios \pm desviación estándar de la salinidad (ppm) de los sitios muestreados en el Manglar Purruja, Golfito, enero 2000.

	CANAL MAYOR	CANAL PURRUJA
DESEMBOCADURA	31.75 \pm 0.50	32 \pm 0.00
SECTOR MEDIO	22 \pm 0.00	20 \pm 0.00

Cuadro 4. Cantidad de individuos por sexo (n=535) y promedios \pm desviación estándar de la longitud (n=1179), peso fresco, peso total y % de rendimiento de la carne (n=535) para dos especies de pianguas colectadas en dos sitios diferentes en el Manglar La Purruja, Golfito, enero 2000

Especie	<i>A. similis</i>			<i>A. tuberculosa</i>		
	Sitio	Desembo- cadura	Medio	Total	Desembo- cadura	Medio
Hembras	59	28	87	98	122	220
Machos	42	17	59	71	66	137
Indefinido	8	0	8	21	3	24
N	109	45	154	190	191	381
Longitud (mm)	42.82 \pm 5.40	43.22 \pm 4.19	42.94 \pm 5.07	43.29 \pm 8.31	43.64 \pm 6.13	43.47 \pm 7.28
Peso Fresco (g)	3.41 \pm 1.46	3.69 \pm 1.25	3.49 \pm 1.41	4.04 \pm 2.50	3.40 \pm 1.88	3.72 \pm 2.23
Peso Total (g)	18.92 \pm 6.89	18.86 \pm 5.96	18.90 \pm 6.61	28.03 \pm 16.4	24.32 \pm 11.07	26.40 \pm 14.0
% Rendim. de la carne	18.19 \pm 7.10	19.75 \pm 4.14	18.65 \pm 6.40	15.37 \pm 6.61	14.13 \pm 5.90	14.74 \pm 6.18

Cuadro 5. Matriz de correlación de las variables medidas en dos especies de pianguas (n=535) del Manglar Purruja, Golfito, enero 2000.

	Longitud (mm)	% Rendimiento de la carne	Peso Total (g)
Peso Fresco	0.712*	0.337*	0.757*
Peso Total	0.820*	-0.221*	
% Rendimiento de la carne	0.071**		

* P<0.001, ** P>0.05

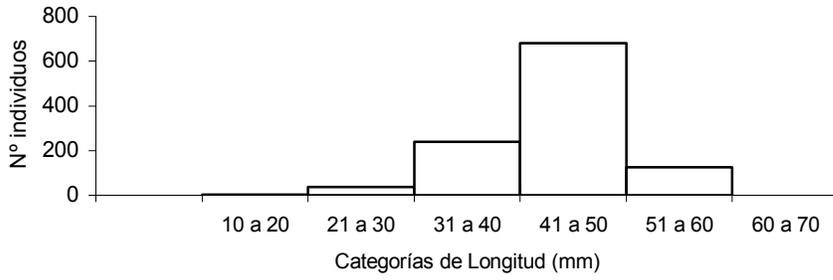


Fig 2. Estructura de la Población del total de pianguas colectadas (n=1179), Golfito enero 2000

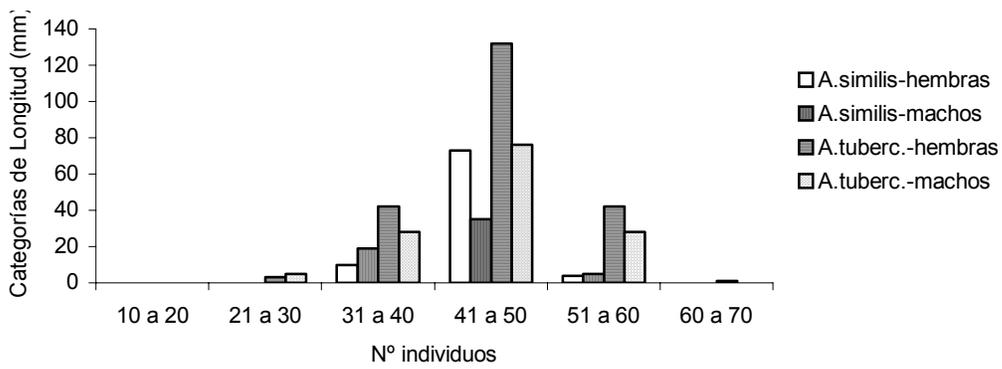


Fig 3. Estructura de la Población de pianguas analizadas (n=535) de acuerdo a la especie y al sexo, Golfito enero 2000

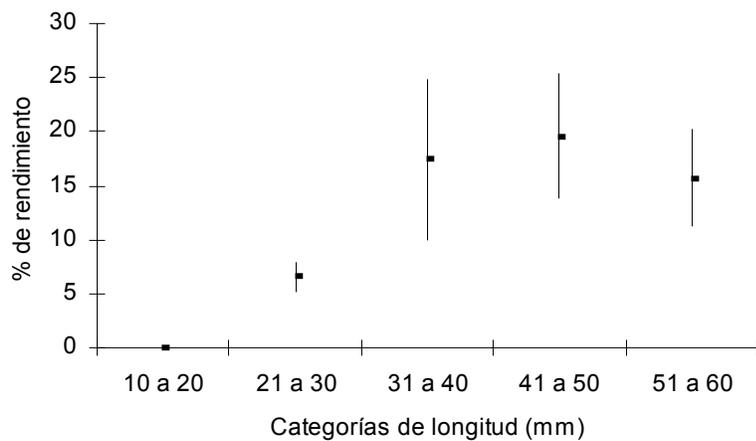


Fig 4. Promedio y desviación estándar del % de Rendimiento de la carne según categorías de longitud de *A. similis*, Golfito, enero 2000

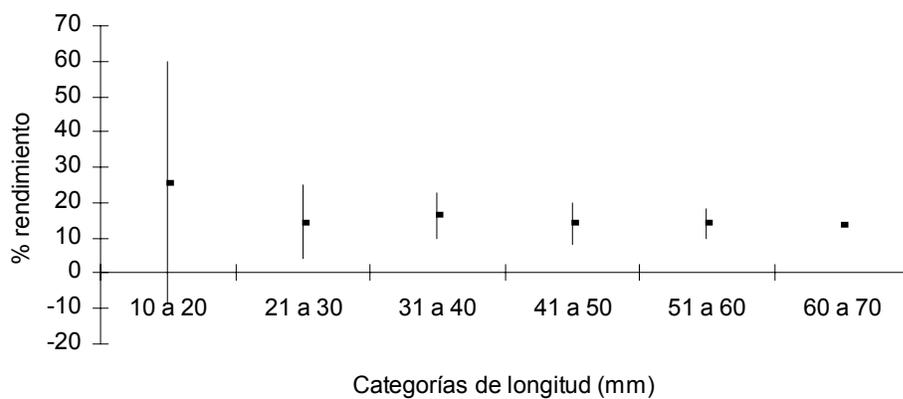


Fig 5. Promedio y desviación estándar del % de rendimiento de la carne según la longitud de *A. tuberculosa*, Golfito enero 2000

Apéndice 1. Datos en crudo del total de pianguas *A. similis* (AS) y *A. tuberculosa* (AT) colectadas en el Manglar Purruja, Golfito enero 2000. Canal: PU = Purruja, MA = Mayor. Lugar: DES = Desembocadura, MED= Medio. SP = Especie.

canal	lugar	sitio	SP	longitud	PU	DES	1	AT	42.70	PU	DES	1	AT	54.65
PU	DES	1	AT	34.25	PU	DES	1	AT	47.00	PU	DES	1	AT	45.65
PU	DES	1	AT	30.75	PU	DES	1	AT	44.25	PU	DES	1	AT	44.50
PU	DES	1	AT	56.65	PU	DES	1	AT	54.45	PU	DES	1	AT	49.25
PU	DES	1	AT	29.50	PU	DES	1	AT	45.00	PU	DES	1	AT	49.75
PU	DES	1	AT	30.25	PU	DES	1	AT	44.25	PU	DES	1	AT	46.65
PU	DES	1	AT	36.65	PU	DES	1	AT	47.75	PU	DES	1	AT	42.25
PU	DES	1	AT	30.75	PU	DES	1	AT	40.50	PU	DES	1	AT	49.50
PU	DES	1	AT	38.00	PU	DES	1	AT	44.50	PU	DES	1	AT	45.30
PU	DES	1	AT	39.00	PU	DES	1	AT	43.50	PU	DES	1	AS	44.25
PU	DES	1	AT	36.00	PU	DES	1	AT	47.25	PU	DES	1	AS	42.90
PU	DES	1	AT	35.50	PU	DES	1	AT	46.75	PU	DES	1	AS	39.85
PU	DES	1	AT	38.50	PU	DES	1	AT	47.00	PU	DES	1	AS	40.75
PU	DES	1	AT	41.60	PU	DES	1	AT	50.00	PU	DES	1	AS	45.40
PU	DES	1	AT	36.25	PU	DES	1	AT	44.75	PU	DES	1	AS	43.55
PU	DES	1	AT	33.35	PU	DES	1	AT	38.75	PU	DES	1	AS	47.10
PU	DES	1	AT	34.45	PU	DES	1	AT	43.40	PU	DES	1	AS	42.25
PU	DES	1	AT	35.40	PU	DES	1	AT	45.75	PU	DES	1	AS	44.75
PU	DES	1	AT	36.10	PU	DES	1	AT	45.50	PU	DES	1	AS	42.00
PU	DES	1	AT	46.65	PU	DES	1	AT	45.90	PU	DES	1	AS	41.45
PU	DES	1	AT	43.40	PU	DES	1	AT	49.50	PU	DES	1	AS	43.30
PU	DES	1	AT	49.80	PU	DES	1	AT	40.10	PU	DES	1	AS	40.25
PU	DES	1	AT	43.40	PU	DES	1	AT	49.25	PU	DES	1	AS	47.50
PU	DES	1	AT	49.25	PU	DES	1	AT	48.50	PU	DES	1	AS	48.00
PU	DES	1	AT	51.45	PU	DES	1	AT	34.30	PU	DES	1	AS	48.35
PU	DES	1	AT	47.80	PU	DES	1	AT	27.75	PU	DES	1	AS	42.25
PU	DES	1	AT	42.80	PU	DES	1	AT	25.30	PU	DES	1	AS	46.00
PU	DES	1	AT	34.45	PU	DES	1	AT	26.50	PU	DES	1	AS	41.65
PU	DES	1	AT	46.50	PU	DES	1	AT	30.00	PU	DES	1	AS	47.00
PU	DES	1	AT	43.20	PU	DES	1	AT	26.70	PU	DES	1	AS	45.25
PU	DES	1	AT	44.25	PU	DES	1	AT	24.50	PU	DES	1	AS	58.00
PU	DES	1	AT	41.20	PU	DES	1	AT	39.25	PU	DES	1	AS	53.00
PU	DES	1	AT	45.50	PU	DES	1	AT	38.50	PU	DES	1	AS	52.00
PU	DES	1	AT	45.70	PU	DES	1	AT	31.00	PU	DES	1	AS	44.00
PU	DES	1	AT	30.90	PU	DES	1	AT	39.25	PU	DES	1	AS	44.00
PU	DES	1	AT	47.25	PU	DES	1	AT	38.90	PU	DES	1	AS	43.00
PU	DES	1	AT	44.15	PU	DES	1	AT	39.15	PU	DES	1	AS	42.00
PU	DES	1	AT	31.20	PU	DES	1	AT	34.50	PU	DES	1	AS	41.70
PU	DES	1	AT	45.50	PU	DES	1	AT	36.10	PU	DES	1	AS	49.15
PU	DES	1	AT	43.70	PU	DES	1	AT	31.50	PU	DES	1	AS	43.50
PU	DES	1	AT	50.00	PU	DES	1	AT	38.00	PU	DES	1	AS	45.00
PU	DES	1	AT	30.50	PU	DES	1	AT	37.20	PU	DES	1	AS	41.30
PU	DES	1	AT	41.35	PU	DES	1	AT	37.50	PU	DES	1	AS	45.25
PU	DES	1	AT	45.75	PU	DES	1	AT	39.50	PU	DES	1	AS	40.00
PU	DES	1	AT	49.50	PU	DES	1	AT	28.40	PU	DES	1	AS	41.85
PU	DES	1	AT	49.75	PU	DES	1	AT	35.50	PU	DES	1	AS	45.75
PU	DES	1	AT	46.50	PU	DES	1	AT	42.35	PU	DES	1	AS	56.10
PU	DES	1	AT	40.50	PU	DES	1	AT	49.00	PU	DES	1	AS	44.50
PU	DES	1	AT	42.00	PU	DES	1	AT	44.50	PU	DES	1	AS	42.00
PU	DES	1	AT	49.25	PU	DES	1	AT	52.00	PU	DES	1	AS	45.00
PU	DES	1	AT	45.00	PU	DES	1	AT	48.00	PU	DES	1	AS	47.00
PU	DES	1	AT	49.30	PU	DES	1	AT	40.10	PU	DES	1	AS	43.75
PU	DES	1	AT	47.25	PU	DES	1	AT	41.10	PU	DES	1	AS	44.20
PU	DES	1	AT	42.00	PU	DES	1	AT	54.50	PU	DES	1	AS	43.00
PU	DES	1	AT	40.50	PU	DES	1	AT	44.50	PU	DES	1	AS	51.20
PU	DES	1	AT	42.75	PU	DES	1	AT	48.90	PU	DES	1	AS	42.45
PU	DES	1	AT	47.75	PU	DES	1	AT	56.65	PU	DES	1	AS	50.00
PU	DES	1	AT	45.55	PU	DES	1	AT	41.50	PU	DES	1	AS	51.50
PU	DES	1	AT	49.75	PU	DES	1	AT	46.50	PU	DES	1	AS	48.00
PU	DES	1	AT	42.00	PU	DES	1	AT	42.50	PU	DES	1	AS	48.50
PU	DES	1	AT	47.25	PU	DES	1	AT	52.65	PU	DES	1	AS	48.05
PU	DES	1	AT	45.50	PU	DES	1	AT	48.70	PU	DES	1	AS	47.00
PU	DES	1	AT	43.40	PU	DES	1	AT	55.25	PU	DES	1	AS	42.44
PU	DES	1	AT	50.75	PU	DES	1	AT	47.85	PU	DES	1	AS	41.13
PU	DES	1	AT	50.50	PU	DES	1	AT	44.10	PU	DES	1	AS	43.00

PU	DES	1	AS	45.00	PU	DES	2	AT	44.15	PU	DES	2	AT	36.25
PU	DES	1	AS	38.75	PU	DES	2	AT	45.75	PU	DES	2	AT	42.5
PU	DES	1	AS	38.00	PU	DES	2	AT	44	PU	DES	2	AT	51.25
PU	DES	1	AS	36.55	PU	DES	2	AT	43.75	PU	DES	2	AT	52.75
PU	DES	1	AS	44.00	PU	DES	2	AT	42.15	PU	DES	2	AT	45.5
PU	DES	1	AS	39.50	PU	DES	2	AT	50.75	PU	DES	2	AT	47.25
PU	DES	1	AS	40.00	PU	DES	2	AT	41.75	PU	DES	2	AT	47.25
PU	DES	1	AS	39.20	PU	DES	2	AT	44.75	PU	DES	2	AT	41.75
PU	DES	1	AS	38.65	PU	DES	2	AT	44.65	PU	DES	2	AT	48
PU	DES	1	AS	43.00	PU	DES	2	AT	45.5	PU	DES	2	AT	44.75
PU	DES	1	AS	34.50	PU	DES	2	AT	47	PU	DES	2	AT	39.75
PU	DES	1	AS	36.55	PU	DES	2	AT	44	PU	DES	2	AT	43.25
PU	DES	1	AS	33.00	PU	DES	2	AT	42.05	PU	DES	2	AT	48.5
PU	DES	1	AS	30.80	PU	DES	2	AT	38.5	PU	DES	2	AT	45.75
PU	DES	1	AS	22.50	PU	DES	2	AT	44.6	PU	DES	2	AT	45
PU	DES	2	AT	50	PU	DES	2	AT	41.75	PU	DES	2	AT	42.5
PU	DES	2	AT	46.75	PU	DES	2	AT	40.5	PU	DES	2	AT	36.5
PU	DES	2	AT	46	PU	DES	2	AT	37	PU	DES	2	AT	46.5
PU	DES	2	AT	47.25	PU	DES	2	AT	38	PU	DES	2	AT	45.5
PU	DES	2	AT	43.75	PU	DES	2	AT	40	PU	DES	2	AT	39.75
PU	DES	2	AT	43.5	PU	DES	2	AT	46.25	PU	DES	2	AT	44.75
PU	DES	2	AT	41.5	PU	DES	2	AT	42.25	PU	DES	2	AT	51.5
PU	DES	2	AT	46	PU	DES	2	AT	41.8	PU	DES	2	AT	51.5
PU	DES	2	AT	48.15	PU	DES	2	AT	41.5	PU	DES	2	AT	53.3
PU	DES	2	AT	52.5	PU	DES	2	AT	39.75	PU	DES	2	AT	52
PU	DES	2	AT	31.4	PU	DES	2	AT	35.25	PU	DES	2	AT	55.25
PU	DES	2	AT	51.5	PU	DES	2	AT	36.6	PU	DES	2	AT	52.5
PU	DES	2	AT	51	PU	DES	2	AT	37	PU	DES	2	AT	55.25
PU	DES	2	AT	52	PU	DES	2	AT	41.5	PU	DES	2	AT	53.9
PU	DES	2	AT	42.75	PU	DES	2	AT	43.5	PU	DES	2	AT	52.25
PU	DES	2	AT	51.45	PU	DES	2	AT	45	PU	DES	2	AT	49.25
PU	DES	2	AT	49.1	PU	DES	2	AT	45.75	PU	DES	2	AT	14
PU	DES	2	AT	52	PU	DES	2	AT	44.75	PU	DES	2	AT	29.5
PU	DES	2	AT	48	PU	DES	2	AT	45.75	PU	DES	2	AT	32.5
PU	DES	2	AT	46.15	PU	DES	2	AT	43	PU	DES	2	AT	29.25
PU	DES	2	AT	48.73	PU	DES	2	AT	45.5	PU	DES	2	AT	31.5
PU	DES	2	AT	46.75	PU	DES	2	AT	40	PU	DES	2	AT	30
PU	DES	2	AT	51.7	PU	DES	2	AT	41.75	PU	DES	2	AT	31.75
PU	DES	2	AT	50.25	PU	DES	2	AT	40.05	PU	DES	2	AT	27.25
PU	DES	2	AT	50.55	PU	DES	2	AT	48.25	PU	DES	2	AT	31.25
PU	DES	2	AT	52	PU	DES	2	AT	40.25	PU	DES	2	AT	24.5
PU	DES	2	AT	42.8	PU	DES	2	AT	39.75	PU	DES	2	AS	37.3
PU	DES	2	AT	43.5	PU	DES	2	AT	46.5	PU	DES	2	AS	43.45
PU	DES	2	AT	49.15	PU	DES	2	AT	29.75	PU	DES	2	AS	49
PU	DES	2	AT	42.5	PU	DES	2	AT	41.3	PU	DES	2	AS	43
PU	DES	2	AT	45.25	PU	DES	2	AT	39	PU	DES	2	AS	46.05
PU	DES	2	AT	48	PU	DES	2	AT	26.25	PU	DES	2	AS	45.35
PU	DES	2	AT	42.25	PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	41.8
PU	DES	2	AT	50.35	PU	DES	2	AT	45	PU	DES	2	AS	41.35
PU	DES	2	AT	41.25	PU	DES	2	AT	37.25	PU	DES	2	AS	47
PU	DES	2	AT	46	PU	DES	2	AT	49.05	PU	DES	2	AS	46.2
PU	DES	2	AT	43	PU	DES	2	AT	38.5	PU	DES	2	AS	45.35
PU	DES	2	AT	40.3	PU	DES	2	AT	43.85	PU	DES	2	AS	49.15
PU	DES	2	AT	45	PU	DES	2	AT	46.5	PU	DES	2	AS	44.95
PU	DES	2	AT	40.5	PU	DES	2	AT	43.5	PU	DES	2	AS	51
PU	DES	2	AT	38.6	PU	DES	2	AT	46.75	PU	DES	2	AS	51.75
PU	DES	2	AT	42	PU	DES	2	AT	38.75	PU	DES	2	AS	42.2
PU	DES	2	AT	49.85	PU	DES	2	AT	44	PU	DES	2	AS	46.45
PU	DES	2	AT	52	PU	DES	2	AT	35.5	PU	DES	2	AS	47.45
PU	DES	2	AT	44	PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	43.25
PU	DES	2	AT	44	PU	DES	2	AT	29	PU	DES	2	AS	46.5
PU	DES	2	AT	43.25	PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	43.3
PU	DES	2	AT	51.1	PU	DES	2	AT	41.85	PU	DES	2	AS	41.65
PU	DES	2	AT	46	PU	DES	2	AT	31.5	PU	DES	2	AS	41.3
PU	DES	2	AT	46.5	PU	DES	2	AT	42.15	PU	DES	2	AS	38.55
PU	DES	2	AT	44.5	PU	DES	2	AT	42.75	PU	DES	2	AS	43.35
PU	DES	2	AT	45	PU	DES	2	AT	38.75	PU	DES	2	AS	42.2
PU	DES	2	AT	47.45	PU	DES	2	AT	38.75	PU	DES	2	AS	41.5
PU	DES	2	AT	41.25	PU	DES	2	AT	31.5	PU	DES	2	AS	36.55
PU	DES	2	AT	44.5	PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	37.85

PU	DES	2	AS	41.6	MA	DES	1	AT	54.25	MA	DES	1	AS	37.7
PU	DES	2	AS	38.3	MA	DES	1	AT	40.45	MA	DES	1	AS	48.75
PU	DES	2	AS	38	MA	DES	1	AT	44.05	MA	DES	1	AS	40.25
PU	DES	2	AS	32.35	MA	DES	1	AT	44.45	MA	DES	1	AS	45
PU	DES	2	AS	27.5	MA	DES	1	AT	39.45	MA	DES	1	AS	39.5
PU	DES	2	AS	28.4	MA	DES	1	AT	44.75	MA	DES	1	AS	42
MA	DES	1	AT	44.1	MA	DES	1	AT	54.75	MA	DES	1	AS	45.5
MA	DES	1	AT	39.25	MA	DES	1	AT	45.05	MA	DES	1	AS	41.25
MA	DES	1	AT	53.8	MA	DES	1	AT	47.35	MA	DES	1	AS	39.05
MA	DES	1	AT	48.55	MA	DES	1	AT	45.8	MA	DES	2	AT	50
MA	DES	1	AT	47.85	MA	DES	1	AT	41.6	MA	DES	2	AT	48.85
MA	DES	1	AT	52.45	MA	DES	1	AT	44	MA	DES	2	AT	48.45
MA	DES	1	AT	48	MA	DES	1	AT	50.25	MA	DES	2	AT	49.9
MA	DES	1	AT	48	MA	DES	1	AT	43.75	MA	DES	2	AT	45.35
MA	DES	1	AT	50.7	MA	DES	1	AT	47.5	MA	DES	2	AT	47.75
MA	DES	1	AT	50	MA	DES	1	AT	37.75	MA	DES	2	AT	40.3
MA	DES	1	AT	46.8	MA	DES	1	AT	44.85	MA	DES	2	AT	45.7
MA	DES	1	AT	54.45	MA	DES	1	AT	39.4	MA	DES	2	AT	45.65
MA	DES	1	AT	45	MA	DES	1	AT	52	MA	DES	2	AT	45.5
MA	DES	1	AT	50	MA	DES	1	AT	46.1	MA	DES	2	AT	45
MA	DES	1	AT	46.35	MA	DES	1	AT	49.05	MA	DES	2	AT	54.55
MA	DES	1	AT	43	MA	DES	1	AT	45.4	MA	DES	2	AT	44.1
MA	DES	1	AT	44.55	MA	DES	1	AT	31.15	MA	DES	2	AT	45.2
MA	DES	1	AT	40.5	MA	DES	1	AT	43.9	MA	DES	2	AT	45.8
MA	DES	1	AT	41	MA	DES	1	AT	33.05	MA	DES	2	AT	44.1
MA	DES	1	AT	37.8	MA	DES	1	AT	39.15	MA	DES	2	AT	47
MA	DES	1	AT	40.6	MA	DES	1	AT	31.6	MA	DES	2	AT	45
MA	DES	1	AT	39.8	MA	DES	1	AT	29.75	MA	DES	2	AT	47.7
MA	DES	1	AT	41	MA	DES	1	AT	49.25	MA	DES	2	AT	45.6
MA	DES	1	AT	43	MA	DES	1	AT	51.2	MA	DES	2	AT	45.1
MA	DES	1	AT	43.7	MA	DES	1	AT	46	MA	DES	2	AT	47.25
MA	DES	1	AT	49.2	MA	DES	1	AT	52	MA	DES	2	AT	45.5
MA	DES	1	AT	30.3	MA	DES	1	AT	48.7	MA	DES	2	AT	44.25
MA	DES	1	AT	41.65	MA	DES	1	AT	41.75	MA	DES	2	AT	44.3
MA	DES	1	AT	34.5	MA	DES	1	AT	44.5	MA	DES	2	AT	50.7
MA	DES	1	AT	40.5	MA	DES	1	AT	39.4	MA	DES	2	AT	47.35
MA	DES	1	AT	36	MA	DES	1	AT	40.75	MA	DES	2	AT	46.65
MA	DES	1	AT	50.5	MA	DES	1	AT	42.7	MA	DES	2	AT	53.4
MA	DES	1	AT	41.45	MA	DES	1	AT	51.05	MA	DES	2	AT	54.5
MA	DES	1	AT	51.55	MA	DES	1	AT	49	MA	DES	2	AT	47.5
MA	DES	1	AT	44.5	MA	DES	1	AT	38	MA	DES	2	AT	45.1
MA	DES	1	AT	44.3	MA	DES	1	AT	50.75	MA	DES	2	AT	50.25
MA	DES	1	AT	44.4	MA	DES	1	AT	49.45	MA	DES	2	AT	49.5
MA	DES	1	AT	45	MA	DES	1	AT	44.7	MA	DES	2	AT	39.25
MA	DES	1	AT	46.35	MA	DES	1	AT	31.15	MA	DES	2	AT	55
MA	DES	1	AT	46.5	MA	DES	1	AT	48	MA	DES	2	AT	42.3
MA	DES	1	AT	47.7	MA	DES	1	AT	45.2	MA	DES	2	AT	41.65
MA	DES	1	AT	48.3	MA	DES	1	AT	44.7	MA	DES	2	AT	42.75
MA	DES	1	AT	54.2	MA	DES	1	AT	53.9	MA	DES	2	AT	48.25
MA	DES	1	AT	45	MA	DES	1	AT	31.1	MA	DES	2	AT	48.8
MA	DES	1	AT	59.65	MA	DES	1	AT	37	MA	DES	2	AT	41
MA	DES	1	AT	49.6	MA	DES	1	AT	51.85	MA	DES	2	AT	30.25
MA	DES	1	AT	41	MA	DES	1	AT	53.05	MA	DES	2	AT	41.35
MA	DES	1	AT	31.5	MA	DES	1	AT	46.85	MA	DES	2	AT	43.9
MA	DES	1	AT	55	MA	DES	1	AT	40.3	MA	DES	2	AT	44.1
MA	DES	1	AT	37.1	MA	DES	1	AT	37.05	MA	DES	2	AT	52.25
MA	DES	1	AT	52.7	MA	DES	1	AT	36	MA	DES	2	AT	51.9
MA	DES	1	AT	45.75	MA	DES	1	AT	41.8	MA	DES	2	AT	46
MA	DES	1	AT	35	MA	DES	1	AT	40	MA	DES	2	AT	45.65
MA	DES	1	AT	52.1	MA	DES	1	AT	54.2	MA	DES	2	AT	49
MA	DES	1	AT	37.3	MA	DES	1	AT	31	MA	DES	2	AT	47.5
MA	DES	1	AT	41.85	MA	DES	1	AT	29.35	MA	DES	2	AT	44.1
MA	DES	1	AT	31.1	MA	DES	1	AT	34.4	MA	DES	2	AT	40.75
MA	DES	1	AT	45	MA	DES	1	AT	37.2	MA	DES	2	AT	44.45
MA	DES	1	AT	38.9	MA	DES	1	AS	40.5	MA	DES	2	AT	48.05
MA	DES	1	AT	44.55	MA	DES	1	AS	42.75	MA	DES	2	AT	38.75
MA	DES	1	AT	42.85	MA	DES	1	AS	44.25	MA	DES	2	AT	43.55
MA	DES	1	AT	49.05	MA	DES	1	AS	43.25	MA	DES	2	AT	40
MA	DES	1	AT	50.75	MA	DES	1	AS	44.5	MA	DES	2	AT	39.75
MA	DES	1	AT	45.35	MA	DES	1	AS	38.75	MA	DES	2	AT	44.15

MA	DES	2	AT	42.95	MA	DES	2	AT	43	PU	MED	1	AT	51.1
MA	DES	2	AT	41.6	MA	DES	2	AT	38.3	PU	MED	1	AT	51.15
MA	DES	2	AT	49.6	MA	DES	2	AT	41.7	PU	MED	1	AT	48.4
MA	DES	2	AT	38.6	MA	DES	2	AT	36.35	PU	MED	1	AT	54.55
MA	DES	2	AT	44.3	MA	DES	2	AT	42.2	PU	MED	1	AT	55.6
MA	DES	2	AT	35.35	MA	DES	2	AT	40	PU	MED	1	AT	50
MA	DES	2	AT	46.85	MA	DES	2	AT	53.1	PU	MED	1	AT	51.7
MA	DES	2	AT	42.15	MA	DES	2	AT	48.35	PU	MED	1	AT	38.85
MA	DES	2	AT	36.35	MA	DES	2	AT	49.3	PU	MED	1	AT	40.15
MA	DES	2	AT	45.05	MA	DES	2	AT	49.75	PU	MED	1	AT	40.65
MA	DES	2	AT	38.45	MA	DES	2	AT	39.65	PU	MED	1	AT	42.2
MA	DES	2	AT	37.15	MA	DES	2	AT	33.25	PU	MED	1	AT	41.1
MA	DES	2	AT	40	MA	DES	2	AT	40.6	PU	MED	1	AT	41.75
MA	DES	2	AT	26.7	MA	DES	2	AT	40.8	PU	MED	1	AT	42.45
MA	DES	2	AT	39.5	MA	DES	2	AT	31	PU	MED	1	AT	43.8
MA	DES	2	AT	39.8	MA	DES	2	AS	40.75	PU	MED	1	AT	44
MA	DES	2	AT	38.7	MA	DES	2	AS	42.75	PU	MED	1	AT	32.4
MA	DES	2	AT	44.55	MA	DES	2	AS	45.5	PU	MED	1	AS	46.65
MA	DES	2	AT	45.6	MA	DES	2	AS	48.5	PU	MED	1	AS	44.25
MA	DES	2	AT	41.85	MA	DES	2	AS	42.75	PU	MED	1	AS	43.85
MA	DES	2	AT	36.55	MA	DES	2	AS	39.25	PU	MED	1	AS	43.25
MA	DES	2	AT	36	MA	DES	2	AS	41.5	PU	MED	1	AS	44.05
MA	DES	2	AT	43.65	MA	DES	2	AS	40.5	PU	MED	1	AS	46.15
MA	DES	2	AT	37.65	MA	DES	2	AS	43.5	PU	MED	1	AS	47.05
MA	DES	2	AT	37.15	PU	MED	1	AT	52.6	PU	MED	1	AS	47.75
MA	DES	2	AT	37.25	PU	MED	1	AT	51.42	PU	MED	1	AS	44.85
MA	DES	2	AT	33.15	PU	MED	1	AT	49.6	PU	MED	1	AS	44.85
MA	DES	2	AT	29.8	PU	MED	1	AT	51.3	PU	MED	1	AS	46.95
MA	DES	2	AT	43	PU	MED	1	AT	52.62	PU	MED	1	AS	47.15
MA	DES	2	AT	38.45	PU	MED	1	AT	51.5	PU	MED	1	AS	43.55
MA	DES	2	AT	39.25	PU	MED	1	AT	52.6	PU	MED	1	AS	45.75
MA	DES	2	AT	37.75	PU	MED	1	AT	49.41	PU	MED	1	AS	36.6
MA	DES	2	AT	37.25	PU	MED	1	AT	47.5	PU	MED	1	AS	30.9
MA	DES	2	AT	33.4	PU	MED	1	AT	49.1	PU	MED	1	AS	36.9
MA	DES	2	AT	28	PU	MED	1	AT	44.2	PU	MED	1	AS	47
MA	DES	2	AT	49.05	PU	MED	1	AT	48.25	PU	MED	1	AS	38.1
MA	DES	2	AT	52.7	PU	MED	1	AT	48.3	PU	MED	1	AS	43.5
MA	DES	2	AT	57.7	PU	MED	1	AT	43.25	PU	MED	1	AS	45
MA	DES	2	AT	41.65	PU	MED	1	AT	49.2	PU	MED	1	AS	43.7
MA	DES	2	AT	53.95	PU	MED	1	AT	48.45	PU	MED	1	AS	42.1
MA	DES	2	AT	49.4	PU	MED	1	AT	48.55	PU	MED	1	AS	46.9
MA	DES	2	AT	63.45	PU	MED	1	AT	47.3	PU	MED	1	AS	43.6
MA	DES	2	AT	50.9	PU	MED	1	AT	51.6	PU	MED	1	AS	49.4
MA	DES	2	AT	52.7	PU	MED	1	AT	52.95	PU	MED	1	AS	38.35
MA	DES	2	AT	49.35	PU	MED	1	AT	36.6	PU	MED	1	AS	40.5
MA	DES	2	AT	53.2	PU	MED	1	AT	35.2	PU	MED	1	AS	46.65
MA	DES	2	AT	40.5	PU	MED	1	AT	39.75	PU	MED	1	AS	45.35
MA	DES	2	AT	43.3	PU	MED	1	AT	35.1	PU	MED	1	AS	49.55
MA	DES	2	AT	44.6	PU	MED	1	AT	34.3	PU	MED	1	AS	46.85
MA	DES	2	AT	44.6	PU	MED	1	AT	41.7	PU	MED	1	AS	47.95
MA	DES	2	AT	52.5	PU	MED	1	AT	27.6	PU	MED	1	AS	33.5
MA	DES	2	AT	53.45	PU	MED	1	AT	17.65	PU	MED	1	AS	41.6
MA	DES	2	AT	53.75	PU	MED	1	AT	39.3	PU	MED	1	AS	31.55
MA	DES	2	AT	51.85	PU	MED	1	AT	34.4	PU	MED	1	AS	30
MA	DES	2	AT	46.25	PU	MED	1	AT	42.5	MA	MED	1	AT	55.75
MA	DES	2	AT	43	PU	MED	1	AT	41.9	MA	MED	1	AT	42.8
MA	DES	2	AT	48	PU	MED	1	AT	43.2	MA	MED	1	AT	36.1
MA	DES	2	AT	43.1	PU	MED	1	AT	39.1	MA	MED	1	AT	42.6
MA	DES	2	AT	49.15	PU	MED	1	AT	53.4	MA	MED	1	AT	46.9
MA	DES	2	AT	49.1	PU	MED	1	AT	60.6	MA	MED	1	AT	34.9
MA	DES	2	AT	53.9	PU	MED	1	AT	52.3	MA	MED	1	AT	43.8
MA	DES	2	AT	48	PU	MED	1	AT	59.15	MA	MED	1	AT	43.9
MA	DES	2	AT	53.3	PU	MED	1	AT	56.35	MA	MED	1	AT	45.1
MA	DES	2	AT	42.65	PU	MED	1	AT	50.35	MA	MED	1	AT	45.6
MA	DES	2	AT	43.4	PU	MED	1	AT	46.2	MA	MED	1	AT	32.1
MA	DES	2	AT	51.5	PU	MED	1	AT	47.55	MA	MED	1	AT	54.1
MA	DES	2	AT	50.65	PU	MED	1	AT	49.9	MA	MED	1	AT	54.4
MA	DES	2	AT	49.55	PU	MED	1	AT	51.5	MA	MED	1	AT	51.1
MA	DES	2	AT	42.2	PU	MED	1	AT	48.8	MA	MED	1	AT	51.8
MA	DES	2	AT	45.65	PU	MED	1	AT	47.15	MA	MED	1	AT	51.2

MA MED 1 AT 45.1	MA MED 1 AT 52	MA MED 2 AT 38.3
MA MED 1 AT 47.1	MA MED 1 AT 45.78	MA MED 2 AT 42
MA MED 1 AT 40.45	MA MED 1 AT 45.1	MA MED 2 AT 38
MA MED 1 AT 51.1	MA MED 1 AT 41	MA MED 2 AT 42.1
MA MED 1 AT 45.3	MA MED 1 AS 41.55	MA MED 2 AT 42.3
MA MED 1 AT 40.7	MA MED 1 AS 42.7	MA MED 2 AT 47.75
MA MED 1 AT 51.1	MA MED 1 AS 43.9	MA MED 2 AT 39.1
MA MED 1 AT 49.15	MA MED 1 AS 39.85	MA MED 2 AT 39.1
MA MED 1 AT 42.5	MA MED 1 AS 41.65	MA MED 2 AT 40.15
MA MED 1 AT 48.2	MA MED 1 AS 39.2	MA MED 2 AT 35.22
MA MED 1 AT 44.35	MA MED 1 AS 46.6	MA MED 2 AT 49.9
MA MED 1 AT 41.1	MA MED 1 AS 44.5	MA MED 2 AT 44.55
MA MED 1 AT 50.2	MA MED 1 AS 45.95	MA MED 2 AT 45.9
MA MED 1 AT 46.3	MA MED 1 AS 43.9	MA MED 2 AT 44.25
MA MED 1 AT 40.4	MA MED 1 AS 37.3	MA MED 2 AT 45.1
MA MED 1 AT 48.1	MA MED 2 AT 47.3	MA MED 2 AT 41.75
MA MED 1 AT 44.2	MA MED 2 AT 46.2	MA MED 2 AT 46.1
MA MED 1 AT 41.1	MA MED 2 AT 50	MA MED 2 AT 50.2
MA MED 1 AT 38.9	MA MED 2 AT 37.1	MA MED 2 AT 42.45
MA MED 1 AT 44.3	MA MED 2 AT 38.7	MA MED 2 AT 49.6
MA MED 1 AT 39.1	MA MED 2 AT 49.6	MA MED 2 AT 40.25
MA MED 1 AT 46.9	MA MED 2 AT 47.1	MA MED 2 AT 42.3
MA MED 1 AT 32.7	MA MED 2 AT 47.8	MA MED 2 AT 43
MA MED 1 AT 40.2	MA MED 2 AT 37.9	MA MED 2 AT 39.9
MA MED 1 AT 32.4	MA MED 2 AT 35.1	MA MED 2 AT 41.4
MA MED 1 AT 37.15	MA MED 2 AT 36	MA MED 2 AT 40.2
MA MED 1 AT 31.55	MA MED 2 AT 37.1	MA MED 2 AT 43.1
MA MED 1 AT 28.8	MA MED 2 AT 46.2	MA MED 2 AT 42.2
MA MED 1 AT 31.6	MA MED 2 AT 51.2	MA MED 2 AT 43.75
MA MED 1 AT 36	MA MED 2 AT 32.3	MA MED 2 AT 44.8
MA MED 1 AT 39.75	MA MED 2 AT 48.6	MA MED 2 AT 51
MA MED 1 AT 42.2	MA MED 2 AT 52.1	MA MED 2 AT 53.55
MA MED 1 AT 46.25	MA MED 2 AT 51.1	MA MED 2 AT 45.8
MA MED 1 AT 47.35	MA MED 2 AT 52	MA MED 2 AT 41
MA MED 1 AT 50.9	MA MED 2 AT 33.9	MA MED 2 AT 43.6
MA MED 1 AT 42.45	MA MED 2 AT 33	MA MED 2 AT 50.25
MA MED 1 AT 37.7	MA MED 2 AT 33.2	MA MED 2 AT 45.55
MA MED 1 AT 26.2	MA MED 2 AT 39	MA MED 2 AT 42.6
MA MED 1 AT 38.6	MA MED 2 AT 43	MA MED 2 AT 42.55
MA MED 1 AT 45.2	MA MED 2 AT 41	MA MED 2 AT 47.85
MA MED 1 AT 46.35	MA MED 2 AT 40.75	MA MED 2 AT 47.3
MA MED 1 AT 47.8	MA MED 2 AT 42	MA MED 2 AT 47.5
MA MED 1 AT 47.75	MA MED 2 AT 38.1	MA MED 2 AT 47.55
MA MED 1 AT 44.55	MA MED 2 AT 40.9	MA MED 2 AT 37.4
MA MED 1 AT 46.3	MA MED 2 AT 39.9	MA MED 2 AT 40.6
MA MED 1 AT 42.6	MA MED 2 AT 43.8	MA MED 2 AT 41.2
MA MED 1 AT 46.1	MA MED 2 AT 40.9	MA MED 2 AT 43.15
MA MED 1 AT 41.1	MA MED 2 AT 40.1	MA MED 2 AT 40.9
MA MED 1 AT 43.5	MA MED 2 AT 39.1	MA MED 2 AT 44.75
MA MED 1 AT 43.75	MA MED 2 AT 41.25	MA MED 2 AT 43.35
MA MED 1 AT 43.9	MA MED 2 AT 41.3	MA MED 2 AT 46.15
MA MED 1 AT 37.1	MA MED 2 AT 45	MA MED 2 AT 48.5
MA MED 1 AT 34.1	MA MED 2 AT 41.7	MA MED 2 AT 37.7
MA MED 1 AT 34.7	MA MED 2 AT 39.2	MA MED 2 AT 44.8
MA MED 1 AT 34.15	MA MED 2 AT 41.1	MA MED 2 AT 36.15
MA MED 1 AT 28.5	MA MED 2 AT 42.3	MA MED 2 AT 40.6
MA MED 1 AT 54.2	MA MED 2 AT 40.1	MA MED 2 AT 48.75
MA MED 1 AT 59.3	MA MED 2 AT 37.3	MA MED 2 AT 48.15
MA MED 1 AT 53.2	MA MED 2 AT 41.3	MA MED 2 AT 28.3
MA MED 1 AT 56.5	MA MED 2 AT 42.3	MA MED 2 AT 40.65
MA MED 1 AT 53.7	MA MED 2 AT 46.1	MA MED 2 AT 55.4
MA MED 1 AT 49.5	MA MED 2 AT 39.1	MA MED 2 AT 44.15
MA MED 1 AT 52.68	MA MED 2 AT 33.2	MA MED 2 AT 44.55
MA MED 1 AT 48.2	MA MED 2 AT 43.75	MA MED 2 AT 43.95
MA MED 1 AT 51.55	MA MED 2 AT 40.2	MA MED 2 AT 50.15
MA MED 1 AT 53.2	MA MED 2 AT 41.75	MA MED 2 AT 42.7
MA MED 1 AT 47.3	MA MED 2 AT 40.5	MA MED 2 AT 42.15
MA MED 1 AT 47.35	MA MED 2 AT 46.75	MA MED 2 AT 50.75
MA MED 1 AT 48.7	MA MED 2 AT 44.5	MA MED 2 AT 46.45
MA MED 1 AT 47.7	MA MED 2 AT 45.25	MA MED 2 AT 48.95

MA	MED	2	AT	47.45	PU	MED	2	AT	48.5	PU	MED	2	AS	36.35
MA	MED	2	AT	45.75	PU	MED	2	AT	38.1	PU	MED	2	AS	45.7
MA	MED	2	AT	47.95	PU	MED	2	AT	48.6	PU	MED	2	AS	46.6
MA	MED	2	AT	41.8	PU	MED	2	AT	41.5	PU	MED	2	AS	48.2
MA	MED	2	AT	52.45	PU	MED	2	AT	47.9	PU	MED	2	AS	48.2
MA	MED	2	AT	40	PU	MED	2	AT	37.5	PU	DES	1	AT	34.25
MA	MED	2	AT	37.2	PU	MED	2	AT	37.8	PU	DES	1	AT	30.75
MA	MED	2	AT	40	PU	MED	2	AT	48.3	PU	DES	1	AT	56.65
MA	MED	2	AT	44.45	PU	MED	2	AT	36	PU	DES	1	AT	29.50
MA	MED	2	AT	49	PU	MED	2	AT	29.3	PU	DES	1	AT	30.25
MA	MED	2	AT	48.85	PU	MED	2	AT	40.5	PU	DES	1	AT	36.65
MA	MED	2	AT	44.75	PU	MED	2	AT	31.3	PU	DES	1	AT	30.75
MA	MED	2	AT	46.15	PU	MED	2	AT	29.8	PU	DES	1	AT	38.00
MA	MED	2	AT	43.3	PU	MED	2	AT	38.8	PU	DES	1	AT	39.00
MA	MED	2	AT	40.65	PU	MED	2	AT	31.8	PU	DES	1	AT	36.00
MA	MED	2	AT	45.55	PU	MED	2	AT	23	PU	DES	1	AT	35.50
MA	MED	2	AT	30	PU	MED	2	AT	47.35	PU	DES	1	AT	38.50
MA	MED	2	AT	38.8	PU	MED	2	AT	32.9	PU	DES	1	AT	41.60
MA	MED	2	AT	35.6	PU	MED	2	AT	37.8	PU	DES	1	AT	36.25
MA	MED	2	AT	40.75	PU	MED	2	AT	34.2	PU	DES	1	AT	33.35
MA	MED	2	AT	34.75	PU	MED	2	AT	40	PU	DES	1	AT	34.45
MA	MED	2	AT	36.8	PU	MED	2	AT	43.3	PU	DES	1	AT	35.40
MA	MED	2	AT	41.2	PU	MED	2	AT	30.5	PU	DES	1	AT	36.10
MA	MED	2	AT	45.75	PU	MED	2	AT	26.85	PU	DES	1	AT	46.65
MA	MED	2	AT	43.9	PU	MED	2	AT	46.2	PU	DES	1	AT	43.40
MA	MED	2	AT	52.9	PU	MED	2	AT	44.4	PU	DES	1	AT	49.80
MA	MED	2	AT	46.15	PU	MED	2	AT	47.45	PU	DES	1	AT	43.40
MA	MED	2	AT	42.6	PU	MED	2	AT	53.3	PU	DES	1	AT	49.25
MA	MED	2	AT	47.35	PU	MED	2	AT	50.2	PU	DES	1	AT	51.45
MA	MED	2	AT	46.85	PU	MED	2	AT	52.2	PU	DES	1	AT	47.80
MA	MED	2	AT	49.95	PU	MED	2	AT	44	PU	DES	1	AT	42.80
MA	MED	2	AT	47.15	PU	MED	2	AT	44.55	PU	DES	1	AT	34.45
MA	MED	2	AT	42.9	PU	MED	2	AT	44.7	PU	DES	1	AT	46.50
MA	MED	2	AT	41	PU	MED	2	AT	40.2	PU	DES	1	AT	43.20
MA	MED	2	AT	39.5	PU	MED	2	AT	37.1	PU	DES	1	AT	44.25
MA	MED	2	AT	39.1	PU	MED	2	AT	36.75	PU	DES	1	AT	41.20
MA	MED	2	AS	38.3	PU	MED	2	AT	43.4	PU	DES	1	AT	45.50
MA	MED	2	AS	36	PU	MED	2	AT	37.9	PU	DES	1	AT	45.70
MA	MED	2	AS	36.45	PU	MED	2	AT	50.1	PU	DES	1	AT	30.90
MA	MED	2	AS	42.15	PU	MED	2	AT	45.3	PU	DES	1	AT	47.25
MA	MED	2	AS	44.65	PU	MED	2	AT	42.25	PU	DES	1	AT	44.15
MA	MED	2	AS	47.45	PU	MED	2	AT	43	PU	DES	1	AT	31.20
MA	MED	2	AS	48.2	PU	MED	2	AT	41.2	PU	DES	1	AT	45.50
MA	MED	2	AS	45.9	PU	MED	2	AT	44.65	PU	DES	1	AT	43.70
MA	MED	2	AS	41.1	PU	MED	2	AT	44.15	PU	DES	1	AT	50.00
MA	MED	2	AS	47.2	PU	MED	2	AT	40.5	PU	DES	1	AT	30.50
MA	MED	2	AS	38.8	PU	MED	2	AT	48.9	PU	DES	1	AT	41.35
MA	MED	2	AS	44.65	PU	MED	2	AT	45.55	PU	DES	1	AT	45.75
MA	MED	2	AS	42.95	PU	MED	2	AT	32.4	PU	DES	1	AT	49.50
MA	MED	2	AS	40.5	PU	MED	2	AT	38.2	PU	DES	1	AT	49.75
MA	MED	2	AS	40.1	PU	MED	2	AT	45	PU	DES	1	AT	46.50
MA	MED	2	AS	43.85	PU	MED	2	AT	45.4	PU	DES	1	AT	40.50
MA	MED	2	AS	42.75	PU	MED	2	AT	42.6	PU	DES	1	AT	42.00
MA	MED	2	AS	45.65	PU	MED	2	AT	49.5	PU	DES	1	AT	49.25
PU	MED	2	AT	50	PU	MED	2	AT	42.65	PU	DES	1	AT	45.00
PU	MED	2	AT	52.4	PU	MED	2	AT	42.55	PU	DES	1	AT	49.30
PU	MED	2	AT	54.1	PU	MED	2	AT	35.6	PU	DES	1	AT	47.25
PU	MED	2	AT	49.8	PU	MED	2	AT	27.45	PU	DES	1	AT	42.00
PU	MED	2	AT	50.9	PU	MED	2	AT	38.85	PU	DES	1	AT	40.50
PU	MED	2	AT	48.15	PU	MED	2	AT	48.3	PU	DES	1	AT	42.75
PU	MED	2	AT	41.2	PU	MED	2	AT	36	PU	DES	1	AT	47.75
PU	MED	2	AT	47.1	PU	MED	2	AT	34	PU	DES	1	AT	45.55
PU	MED	2	AT	47.2	PU	MED	2	AS	46.9	PU	DES	1	AT	49.75
PU	MED	2	AT	47.2	PU	MED	2	AS	44.35	PU	DES	1	AT	42.00
PU	MED	2	AT	47.4	PU	MED	2	AS	45.25	PU	DES	1	AT	47.25
PU	MED	2	AT	47	PU	MED	2	AS	45.5	PU	DES	1	AT	45.50
PU	MED	2	AT	46.5	PU	MED	2	AS	46.7	PU	DES	1	AT	43.40
PU	MED	2	AT	47.1	PU	MED	2	AS	46.2	PU	DES	1	AT	50.75
PU	MED	2	AT	46.75	PU	MED	2	AS	40.5	PU	DES	1	AT	50.50
PU	MED	2	AT	49.3	PU	MED	2	AS	47	PU	DES	1	AT	42.70

PU DES 1 AT 47.00	PU DES 1 AT 42.25	PU DES 1 AS 36.55
PU DES 1 AT 44.25	PU DES 1 AT 49.50	PU DES 1 AS 33.00
PU DES 1 AT 54.45	PU DES 1 AT 45.30	PU DES 1 AS 30.80
PU DES 1 AT 45.00	PU DES 1 AS 44.25	PU DES 1 AS 22.50
PU DES 1 AT 44.25	PU DES 1 AS 42.90	PU DES 2 AT 50
PU DES 1 AT 47.75	PU DES 1 AS 39.85	PU DES 2 AT 46.75
PU DES 1 AT 40.50	PU DES 1 AS 40.75	PU DES 2 AT 46
PU DES 1 AT 44.50	PU DES 1 AS 45.40	PU DES 2 AT 47.25
PU DES 1 AT 43.50	PU DES 1 AS 43.55	PU DES 2 AT 43.75
PU DES 1 AT 47.25	PU DES 1 AS 47.10	PU DES 2 AT 43.5
PU DES 1 AT 46.75	PU DES 1 AS 42.25	PU DES 2 AT 41.5
PU DES 1 AT 47.00	PU DES 1 AS 44.75	PU DES 2 AT 46
PU DES 1 AT 50.00	PU DES 1 AS 42.00	PU DES 2 AT 48.15
PU DES 1 AT 44.75	PU DES 1 AS 41.45	PU DES 2 AT 52.5
PU DES 1 AT 38.75	PU DES 1 AS 43.30	PU DES 2 AT 31.4
PU DES 1 AT 43.40	PU DES 1 AS 40.25	PU DES 2 AT 51.5
PU DES 1 AT 45.75	PU DES 1 AS 47.50	PU DES 2 AT 51
PU DES 1 AT 45.50	PU DES 1 AS 48.00	PU DES 2 AT 52
PU DES 1 AT 45.90	PU DES 1 AS 48.35	PU DES 2 AT 42.75
PU DES 1 AT 49.50	PU DES 1 AS 42.25	PU DES 2 AT 51.45
PU DES 1 AT 40.10	PU DES 1 AS 46.00	PU DES 2 AT 49.1
PU DES 1 AT 49.25	PU DES 1 AS 41.65	PU DES 2 AT 52
PU DES 1 AT 48.50	PU DES 1 AS 47.00	PU DES 2 AT 48
PU DES 1 AT 34.30	PU DES 1 AS 45.25	PU DES 2 AT 46.15
PU DES 1 AT 27.75	PU DES 1 AS 58.00	PU DES 2 AT 48.73
PU DES 1 AT 25.30	PU DES 1 AS 53.00	PU DES 2 AT 46.75
PU DES 1 AT 26.50	PU DES 1 AS 52.00	PU DES 2 AT 51.7
PU DES 1 AT 30.00	PU DES 1 AS 44.00	PU DES 2 AT 50.25
PU DES 1 AT 26.70	PU DES 1 AS 44.00	PU DES 2 AT 50.55
PU DES 1 AT 24.50	PU DES 1 AS 43.00	PU DES 2 AT 52
PU DES 1 AT 39.25	PU DES 1 AS 42.00	PU DES 2 AT 42.8
PU DES 1 AT 38.50	PU DES 1 AS 41.70	PU DES 2 AT 43.5
PU DES 1 AT 31.00	PU DES 1 AS 49.15	PU DES 2 AT 49.15
PU DES 1 AT 39.25	PU DES 1 AS 43.50	PU DES 2 AT 42.5
PU DES 1 AT 38.90	PU DES 1 AS 45.00	PU DES 2 AT 45.25
PU DES 1 AT 39.15	PU DES 1 AS 41.30	PU DES 2 AT 48
PU DES 1 AT 34.50	PU DES 1 AS 45.25	PU DES 2 AT 42.25
PU DES 1 AT 36.10	PU DES 1 AS 40.00	PU DES 2 AT 50.35
PU DES 1 AT 31.50	PU DES 1 AS 41.85	PU DES 2 AT 41.25
PU DES 1 AT 38.00	PU DES 1 AS 45.75	PU DES 2 AT 46
PU DES 1 AT 37.20	PU DES 1 AS 56.10	PU DES 2 AT 43
PU DES 1 AT 37.50	PU DES 1 AS 44.50	PU DES 2 AT 40.3
PU DES 1 AT 39.50	PU DES 1 AS 42.00	PU DES 2 AT 45
PU DES 1 AT 28.40	PU DES 1 AS 45.00	PU DES 2 AT 40.5
PU DES 1 AT 35.50	PU DES 1 AS 47.00	PU DES 2 AT 38.6
PU DES 1 AT 42.35	PU DES 1 AS 43.75	PU DES 2 AT 42
PU DES 1 AT 49.00	PU DES 1 AS 44.20	PU DES 2 AT 49.85
PU DES 1 AT 44.50	PU DES 1 AS 43.00	PU DES 2 AT 52
PU DES 1 AT 52.00	PU DES 1 AS 51.20	PU DES 2 AT 44
PU DES 1 AT 48.00	PU DES 1 AS 42.45	PU DES 2 AT 44
PU DES 1 AT 40.10	PU DES 1 AS 50.00	PU DES 2 AT 43.25
PU DES 1 AT 41.10	PU DES 1 AS 51.50	PU DES 2 AT 51.1
PU DES 1 AT 54.50	PU DES 1 AS 48.00	PU DES 2 AT 46
PU DES 1 AT 44.50	PU DES 1 AS 48.50	PU DES 2 AT 46.5
PU DES 1 AT 48.90	PU DES 1 AS 48.05	PU DES 2 AT 44.5
PU DES 1 AT 56.65	PU DES 1 AS 47.00	PU DES 2 AT 45
PU DES 1 AT 41.50	PU DES 1 AS 42.44	PU DES 2 AT 47.45
PU DES 1 AT 46.50	PU DES 1 AS 41.13	PU DES 2 AT 41.25
PU DES 1 AT 42.50	PU DES 1 AS 43.00	PU DES 2 AT 44.5
PU DES 1 AT 52.65	PU DES 1 AS 45.00	PU DES 2 AT 44.15
PU DES 1 AT 48.70	PU DES 1 AS 38.75	PU DES 2 AT 45.75
PU DES 1 AT 55.25	PU DES 1 AS 38.00	PU DES 2 AT 44
PU DES 1 AT 47.85	PU DES 1 AS 36.55	PU DES 2 AT 43.75
PU DES 1 AT 44.10	PU DES 1 AS 44.00	PU DES 2 AT 42.15
PU DES 1 AT 54.65	PU DES 1 AS 39.50	PU DES 2 AT 50.75
PU DES 1 AT 45.65	PU DES 1 AS 40.00	PU DES 2 AT 41.75
PU DES 1 AT 44.50	PU DES 1 AS 39.20	PU DES 2 AT 44.75
PU DES 1 AT 49.25	PU DES 1 AS 38.65	PU DES 2 AT 44.65
PU DES 1 AT 49.75	PU DES 1 AS 43.00	PU DES 2 AT 45.5
PU DES 1 AT 46.65	PU DES 1 AS 34.50	PU DES 2 AT 47

PU	DES	2	AT	44	PU	DES	2	AT	43.25	MA	DES	1	AT	52.45
PU	DES	2	AT	42.05	PU	DES	2	AT	48.5	MA	DES	1	AT	48
PU	DES	2	AT	38.5	PU	DES	2	AT	45.75	MA	DES	1	AT	48
PU	DES	2	AT	44.6	PU	DES	2	AT	45	MA	DES	1	AT	50.7
PU	DES	2	AT	41.75	PU	DES	2	AT	42.5	MA	DES	1	AT	50
PU	DES	2	AT	40.5	PU	DES	2	AT	36.5	MA	DES	1	AT	46.8
PU	DES	2	AT	37	PU	DES	2	AT	46.5	MA	DES	1	AT	54.45
PU	DES	2	AT	38	PU	DES	2	AT	45.5	MA	DES	1	AT	45
PU	DES	2	AT	40	PU	DES	2	AT	39.75	MA	DES	1	AT	50
PU	DES	2	AT	46.25	PU	DES	2	AT	44.75	MA	DES	1	AT	46.35
PU	DES	2	AT	42.25	PU	DES	2	AT	51.5	MA	DES	1	AT	43
PU	DES	2	AT	41.8	PU	DES	2	AT	51.5	MA	DES	1	AT	44.55
PU	DES	2	AT	41.5	PU	DES	2	AT	53.3	MA	DES	1	AT	40.5
PU	DES	2	AT	39.75	PU	DES	2	AT	52	MA	DES	1	AT	41
PU	DES	2	AT	35.25	PU	DES	2	AT	55.25	MA	DES	1	AT	37.8
PU	DES	2	AT	36.6	PU	DES	2	AT	52.5	MA	DES	1	AT	40.6
PU	DES	2	AT	37	PU	DES	2	AT	55.25	MA	DES	1	AT	39.8
PU	DES	2	AT	41.5	PU	DES	2	AT	53.9	MA	DES	1	AT	41
PU	DES	2	AT	43.5	PU	DES	2	AT	52.25	MA	DES	1	AT	43
PU	DES	2	AT	45	PU	DES	2	AT	49.25	MA	DES	1	AT	43.7
PU	DES	2	AT	45.75	PU	DES	2	AT	14	MA	DES	1	AT	49.2
PU	DES	2	AT	44.75	PU	DES	2	AT	29.5	MA	DES	1	AT	30.3
PU	DES	2	AT	45.75	PU	DES	2	AT	32.5	MA	DES	1	AT	41.65
PU	DES	2	AT	43	PU	DES	2	AT	29.25	MA	DES	1	AT	34.5
PU	DES	2	AT	45.5	PU	DES	2	AT	31.5	MA	DES	1	AT	40.5
PU	DES	2	AT	40	PU	DES	2	AT	30	MA	DES	1	AT	36
PU	DES	2	AT	41.75	PU	DES	2	AT	31.75	MA	DES	1	AT	50.5
PU	DES	2	AT	40.05	PU	DES	2	AT	27.25	MA	DES	1	AT	41.45
PU	DES	2	AT	48.25	PU	DES	2	AT	31.25	MA	DES	1	AT	51.55
PU	DES	2	AT	40.25	PU	DES	2	AT	24.5	MA	DES	1	AT	44.5
PU	DES	2	AT	39.75	PU	DES	2	AS	37.3	MA	DES	1	AT	44.3
PU	DES	2	AT	46.5	PU	DES	2	AS	43.45	MA	DES	1	AT	44.4
PU	DES	2	AT	29.75	PU	DES	2	AS	49	MA	DES	1	AT	45
PU	DES	2	AT	41.3	PU	DES	2	AS	43	MA	DES	1	AT	46.35
PU	DES	2	AT	39	PU	DES	2	AS	46.05	MA	DES	1	AT	46.5
PU	DES	2	AT	26.25	PU	DES	2	AS	45.35	MA	DES	1	AT	47.7
PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	41.8	MA	DES	1	AT	48.3
PU	DES	2	AT	45	PU	DES	2	AS	41.35	MA	DES	1	AT	54.2
PU	DES	2	AT	37.25	PU	DES	2	AS	47	MA	DES	1	AT	45
PU	DES	2	AT	49.05	PU	DES	2	AS	46.2	MA	DES	1	AT	59.65
PU	DES	2	AT	38.5	PU	DES	2	AS	45.35	MA	DES	1	AT	49.6
PU	DES	2	AT	43.85	PU	DES	2	AS	49.15	MA	DES	1	AT	41
PU	DES	2	AT	46.5	PU	DES	2	AS	44.95	MA	DES	1	AT	31.5
PU	DES	2	AT	43.5	PU	DES	2	AS	51	MA	DES	1	AT	55
PU	DES	2	AT	46.75	PU	DES	2	AS	51.75	MA	DES	1	AT	37.1
PU	DES	2	AT	38.75	PU	DES	2	AS	42.2	MA	DES	1	AT	52.7
PU	DES	2	AT	44	PU	DES	2	AS	46.45	MA	DES	1	AT	45.75
PU	DES	2	AT	35.5	PU	DES	2	AS	47.45	MA	DES	1	AT	35
PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	43.25	MA	DES	1	AT	52.1
PU	DES	2	AT	29	PU	DES	2	AS	46.5	MA	DES	1	AT	37.3
PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	43.3	MA	DES	1	AT	41.85
PU	DES	2	AT	41.85	PU	DES	2	AS	41.65	MA	DES	1	AT	31.1
PU	DES	2	AT	31.5	PU	DES	2	AS	41.3	MA	DES	1	AT	45
PU	DES	2	AT	42.15	PU	DES	2	AS	38.55	MA	DES	1	AT	38.9
PU	DES	2	AT	42.75	PU	DES	2	AS	43.35	MA	DES	1	AT	44.55
PU	DES	2	AT	38.75	PU	DES	2	AS	42.2	MA	DES	1	AT	42.85
PU	DES	2	AT	38.75	PU	DES	2	AS	41.5	MA	DES	1	AT	49.05
PU	DES	2	AT	31.5	PU	DES	2	AS	36.55	MA	DES	1	AT	50.75
PU	DES	2	AT	42.2	PU	DES	2	AS	37.85	MA	DES	1	AT	45.35
PU	DES	2	AT	36.25	PU	DES	2	AS	41.6	MA	DES	1	AT	54.25
PU	DES	2	AT	42.5	PU	DES	2	AS	38.3	MA	DES	1	AT	40.45
PU	DES	2	AT	51.25	PU	DES	2	AS	38	MA	DES	1	AT	44.05
PU	DES	2	AT	52.75	PU	DES	2	AS	32.35	MA	DES	1	AT	44.45
PU	DES	2	AT	45.5	PU	DES	2	AS	27.5	MA	DES	1	AT	39.45
PU	DES	2	AT	47.25	PU	DES	2	AS	28.4	MA	DES	1	AT	44.75
PU	DES	2	AT	47.25	MA	DES	1	AT	44.1	MA	DES	1	AT	54.75
PU	DES	2	AT	41.75	MA	DES	1	AT	39.25	MA	DES	1	AT	45.05
PU	DES	2	AT	48	MA	DES	1	AT	53.8	MA	DES	1	AT	47.35
PU	DES	2	AT	44.75	MA	DES	1	AT	48.55	MA	DES	1	AT	45.8
PU	DES	2	AT	39.75	MA	DES	1	AT	47.85	MA	DES	1	AT	41.6

MA DES 1 AT 44	MA DES 2 AT 48.45	MA DES 2 AT 37.15
MA DES 1 AT 50.25	MA DES 2 AT 49.9	MA DES 2 AT 40
MA DES 1 AT 43.75	MA DES 2 AT 45.35	MA DES 2 AT 26.7
MA DES 1 AT 47.5	MA DES 2 AT 47.75	MA DES 2 AT 39.5
MA DES 1 AT 37.75	MA DES 2 AT 40.3	MA DES 2 AT 39.8
MA DES 1 AT 44.85	MA DES 2 AT 45.7	MA DES 2 AT 38.7
MA DES 1 AT 39.4	MA DES 2 AT 45.65	MA DES 2 AT 44.55
MA DES 1 AT 52	MA DES 2 AT 45.5	MA DES 2 AT 45.6
MA DES 1 AT 46.1	MA DES 2 AT 45	MA DES 2 AT 41.85
MA DES 1 AT 49.05	MA DES 2 AT 54.55	MA DES 2 AT 36.55
MA DES 1 AT 45.4	MA DES 2 AT 44.1	MA DES 2 AT 36
MA DES 1 AT 31.15	MA DES 2 AT 45.2	MA DES 2 AT 43.65
MA DES 1 AT 43.9	MA DES 2 AT 45.8	MA DES 2 AT 37.65
MA DES 1 AT 33.05	MA DES 2 AT 44.1	MA DES 2 AT 37.15
MA DES 1 AT 39.15	MA DES 2 AT 47	MA DES 2 AT 37.25
MA DES 1 AT 31.6	MA DES 2 AT 45	MA DES 2 AT 33.15
MA DES 1 AT 29.75	MA DES 2 AT 47.7	MA DES 2 AT 29.8
MA DES 1 AT 49.25	MA DES 2 AT 45.6	MA DES 2 AT 43
MA DES 1 AT 51.2	MA DES 2 AT 45.1	MA DES 2 AT 38.45
MA DES 1 AT 46	MA DES 2 AT 47.25	MA DES 2 AT 39.25
MA DES 1 AT 52	MA DES 2 AT 45.5	MA DES 2 AT 37.75
MA DES 1 AT 48.7	MA DES 2 AT 44.25	MA DES 2 AT 37.25
MA DES 1 AT 41.75	MA DES 2 AT 44.3	MA DES 2 AT 33.4
MA DES 1 AT 44.5	MA DES 2 AT 50.7	MA DES 2 AT 28
MA DES 1 AT 39.4	MA DES 2 AT 47.35	MA DES 2 AT 49.05
MA DES 1 AT 40.75	MA DES 2 AT 46.65	MA DES 2 AT 52.7
MA DES 1 AT 42.7	MA DES 2 AT 53.4	MA DES 2 AT 57.7
MA DES 1 AT 51.05	MA DES 2 AT 54.5	MA DES 2 AT 41.65
MA DES 1 AT 49	MA DES 2 AT 47.5	MA DES 2 AT 53.95
MA DES 1 AT 38	MA DES 2 AT 45.1	MA DES 2 AT 49.4
MA DES 1 AT 50.75	MA DES 2 AT 50.25	MA DES 2 AT 63.45
MA DES 1 AT 49.45	MA DES 2 AT 49.5	MA DES 2 AT 50.9
MA DES 1 AT 44.7	MA DES 2 AT 39.25	MA DES 2 AT 52.7
MA DES 1 AT 31.15	MA DES 2 AT 55	MA DES 2 AT 49.35
MA DES 1 AT 48	MA DES 2 AT 42.3	MA DES 2 AT 53.2
MA DES 1 AT 45.2	MA DES 2 AT 41.65	MA DES 2 AT 40.5
MA DES 1 AT 44.7	MA DES 2 AT 42.75	MA DES 2 AT 43.3
MA DES 1 AT 53.9	MA DES 2 AT 48.25	MA DES 2 AT 44.6
MA DES 1 AT 31.1	MA DES 2 AT 48.8	MA DES 2 AT 44.6
MA DES 1 AT 37	MA DES 2 AT 41	MA DES 2 AT 52.5
MA DES 1 AT 51.85	MA DES 2 AT 30.25	MA DES 2 AT 53.45
MA DES 1 AT 53.05	MA DES 2 AT 41.35	MA DES 2 AT 53.75
MA DES 1 AT 46.85	MA DES 2 AT 43.9	MA DES 2 AT 51.85
MA DES 1 AT 40.3	MA DES 2 AT 44.1	MA DES 2 AT 46.25
MA DES 1 AT 37.05	MA DES 2 AT 52.25	MA DES 2 AT 43
MA DES 1 AT 36	MA DES 2 AT 51.9	MA DES 2 AT 48
MA DES 1 AT 41.8	MA DES 2 AT 46	MA DES 2 AT 43.1
MA DES 1 AT 40	MA DES 2 AT 45.65	MA DES 2 AT 49.15
MA DES 1 AT 54.2	MA DES 2 AT 49	MA DES 2 AT 49.1
MA DES 1 AT 31	MA DES 2 AT 47.5	MA DES 2 AT 53.9
MA DES 1 AT 29.35	MA DES 2 AT 44.1	MA DES 2 AT 48
MA DES 1 AT 34.4	MA DES 2 AT 40.75	MA DES 2 AT 53.3
MA DES 1 AT 37.2	MA DES 2 AT 44.45	MA DES 2 AT 42.65
MA DES 1 AS 40.5	MA DES 2 AT 48.05	MA DES 2 AT 43.4
MA DES 1 AS 42.75	MA DES 2 AT 38.75	MA DES 2 AT 51.5
MA DES 1 AS 44.25	MA DES 2 AT 43.55	MA DES 2 AT 50.65
MA DES 1 AS 43.25	MA DES 2 AT 40	MA DES 2 AT 49.55
MA DES 1 AS 44.5	MA DES 2 AT 39.75	MA DES 2 AT 42.2
MA DES 1 AS 38.75	MA DES 2 AT 44.15	MA DES 2 AT 45.65
MA DES 1 AS 37.7	MA DES 2 AT 42.95	MA DES 2 AT 43
MA DES 1 AS 48.75	MA DES 2 AT 41.6	MA DES 2 AT 38.3
MA DES 1 AS 40.25	MA DES 2 AT 49.6	MA DES 2 AT 41.7
MA DES 1 AS 45	MA DES 2 AT 38.6	MA DES 2 AT 36.35
MA DES 1 AS 39.5	MA DES 2 AT 44.3	MA DES 2 AT 42.2
MA DES 1 AS 42	MA DES 2 AT 35.35	MA DES 2 AT 40
MA DES 1 AS 45.5	MA DES 2 AT 46.85	MA DES 2 AT 53.1
MA DES 1 AS 41.25	MA DES 2 AT 42.15	MA DES 2 AT 48.35
MA DES 1 AS 39.05	MA DES 2 AT 36.35	MA DES 2 AT 49.3
MA DES 2 AT 50	MA DES 2 AT 45.05	MA DES 2 AT 49.75
MA DES 2 AT 48.85	MA DES 2 AT 38.45	MA DES 2 AT 39.65

MA	DES	2	AT	33.25	PU	MED	1	AT	41.1	MA	MED	1	AT	41.1
MA	DES	2	AT	40.6	PU	MED	1	AT	41.75	MA	MED	1	AT	50.2
MA	DES	2	AT	40.8	PU	MED	1	AT	42.45	MA	MED	1	AT	46.3
MA	DES	2	AT	31	PU	MED	1	AT	43.8	MA	MED	1	AT	40.4
MA	DES	2	AS	40.75	PU	MED	1	AT	44	MA	MED	1	AT	48.1
MA	DES	2	AS	42.75	PU	MED	1	AT	32.4	MA	MED	1	AT	44.2
MA	DES	2	AS	45.5	PU	MED	1	AS	46.65	MA	MED	1	AT	41.1
MA	DES	2	AS	48.5	PU	MED	1	AS	44.25	MA	MED	1	AT	38.9
MA	DES	2	AS	42.75	PU	MED	1	AS	43.85	MA	MED	1	AT	44.3
MA	DES	2	AS	39.25	PU	MED	1	AS	43.25	MA	MED	1	AT	39.1
MA	DES	2	AS	41.5	PU	MED	1	AS	44.05	MA	MED	1	AT	46.9
MA	DES	2	AS	40.5	PU	MED	1	AS	46.15	MA	MED	1	AT	32.7
MA	DES	2	AS	43.5	PU	MED	1	AS	47.05	MA	MED	1	AT	40.2
PU	MED	1	AT	52.6	PU	MED	1	AS	47.75	MA	MED	1	AT	32.4
PU	MED	1	AT	51.42	PU	MED	1	AS	44.85	MA	MED	1	AT	37.15
PU	MED	1	AT	49.6	PU	MED	1	AS	44.85	MA	MED	1	AT	31.55
PU	MED	1	AT	51.3	PU	MED	1	AS	46.95	MA	MED	1	AT	28.8
PU	MED	1	AT	52.62	PU	MED	1	AS	47.15	MA	MED	1	AT	31.6
PU	MED	1	AT	51.5	PU	MED	1	AS	43.55	MA	MED	1	AT	36
PU	MED	1	AT	52.6	PU	MED	1	AS	45.75	MA	MED	1	AT	39.75
PU	MED	1	AT	49.41	PU	MED	1	AS	36.6	MA	MED	1	AT	42.2
PU	MED	1	AT	47.5	PU	MED	1	AS	30.9	MA	MED	1	AT	46.25
PU	MED	1	AT	49.1	PU	MED	1	AS	36.9	MA	MED	1	AT	47.35
PU	MED	1	AT	44.2	PU	MED	1	AS	47	MA	MED	1	AT	50.9
PU	MED	1	AT	48.25	PU	MED	1	AS	38.1	MA	MED	1	AT	42.45
PU	MED	1	AT	48.3	PU	MED	1	AS	43.5	MA	MED	1	AT	37.7
PU	MED	1	AT	43.25	PU	MED	1	AS	45	MA	MED	1	AT	26.2
PU	MED	1	AT	49.2	PU	MED	1	AS	43.7	MA	MED	1	AT	38.6
PU	MED	1	AT	48.45	PU	MED	1	AS	42.1	MA	MED	1	AT	45.2
PU	MED	1	AT	48.55	PU	MED	1	AS	46.9	MA	MED	1	AT	46.35
PU	MED	1	AT	47.3	PU	MED	1	AS	43.6	MA	MED	1	AT	47.8
PU	MED	1	AT	51.6	PU	MED	1	AS	49.4	MA	MED	1	AT	47.75
PU	MED	1	AT	52.95	PU	MED	1	AS	38.35	MA	MED	1	AT	44.55
PU	MED	1	AT	36.6	PU	MED	1	AS	40.5	MA	MED	1	AT	46.3
PU	MED	1	AT	35.2	PU	MED	1	AS	46.65	MA	MED	1	AT	42.6
PU	MED	1	AT	39.75	PU	MED	1	AS	45.35	MA	MED	1	AT	46.1
PU	MED	1	AT	35.1	PU	MED	1	AS	49.55	MA	MED	1	AT	41.1
PU	MED	1	AT	34.3	PU	MED	1	AS	46.85	MA	MED	1	AT	43.5
PU	MED	1	AT	41.7	PU	MED	1	AS	47.95	MA	MED	1	AT	43.75
PU	MED	1	AT	27.6	PU	MED	1	AS	33.5	MA	MED	1	AT	43.9
PU	MED	1	AT	17.65	PU	MED	1	AS	41.6	MA	MED	1	AT	37.1
PU	MED	1	AT	39.3	PU	MED	1	AS	31.55	MA	MED	1	AT	34.1
PU	MED	1	AT	34.4	PU	MED	1	AS	30	MA	MED	1	AT	34.7
PU	MED	1	AT	42.5	MA	MED	1	AT	55.75	MA	MED	1	AT	34.15
PU	MED	1	AT	41.9	MA	MED	1	AT	42.8	MA	MED	1	AT	28.5
PU	MED	1	AT	43.2	MA	MED	1	AT	36.1	MA	MED	1	AT	54.2
PU	MED	1	AT	39.1	MA	MED	1	AT	42.6	MA	MED	1	AT	59.3
PU	MED	1	AT	53.4	MA	MED	1	AT	46.9	MA	MED	1	AT	53.2
PU	MED	1	AT	60.6	MA	MED	1	AT	34.9	MA	MED	1	AT	56.5
PU	MED	1	AT	52.3	MA	MED	1	AT	43.8	MA	MED	1	AT	53.7
PU	MED	1	AT	59.15	MA	MED	1	AT	43.9	MA	MED	1	AT	49.5
PU	MED	1	AT	56.35	MA	MED	1	AT	45.1	MA	MED	1	AT	52.68
PU	MED	1	AT	50.35	MA	MED	1	AT	45.6	MA	MED	1	AT	48.2
PU	MED	1	AT	46.2	MA	MED	1	AT	32.1	MA	MED	1	AT	51.55
PU	MED	1	AT	47.55	MA	MED	1	AT	54.1	MA	MED	1	AT	53.2
PU	MED	1	AT	49.9	MA	MED	1	AT	54.4	MA	MED	1	AT	47.3
PU	MED	1	AT	51.5	MA	MED	1	AT	51.1	MA	MED	1	AT	47.35
PU	MED	1	AT	48.8	MA	MED	1	AT	51.8	MA	MED	1	AT	48.7
PU	MED	1	AT	47.15	MA	MED	1	AT	51.2	MA	MED	1	AT	47.7
PU	MED	1	AT	51.1	MA	MED	1	AT	45.1	MA	MED	1	AT	52
PU	MED	1	AT	51.15	MA	MED	1	AT	47.1	MA	MED	1	AT	45.78
PU	MED	1	AT	48.4	MA	MED	1	AT	40.45	MA	MED	1	AT	45.1
PU	MED	1	AT	54.55	MA	MED	1	AT	51.1	MA	MED	1	AT	41
PU	MED	1	AT	55.6	MA	MED	1	AT	45.3	MA	MED	1	AS	41.55
PU	MED	1	AT	50	MA	MED	1	AT	40.7	MA	MED	1	AS	42.7
PU	MED	1	AT	51.7	MA	MED	1	AT	51.1	MA	MED	1	AS	43.9
PU	MED	1	AT	38.85	MA	MED	1	AT	49.15	MA	MED	1	AS	39.85
PU	MED	1	AT	40.15	MA	MED	1	AT	42.5	MA	MED	1	AS	41.65
PU	MED	1	AT	40.65	MA	MED	1	AT	48.2	MA	MED	1	AS	39.2
PU	MED	1	AT	42.2	MA	MED	1	AT	44.35	MA	MED	1	AS	46.6

MA MED 1 AS 44.5	MA MED 2 AT 44.55	MA MED 2 AT 44.75
MA MED 1 AS 45.95	MA MED 2 AT 45.9	MA MED 2 AT 46.15
MA MED 1 AS 43.9	MA MED 2 AT 44.25	MA MED 2 AT 43.3
MA MED 1 AS 37.3	MA MED 2 AT 45.1	MA MED 2 AT 40.65
MA MED 2 AT 47.3	MA MED 2 AT 41.75	MA MED 2 AT 45.55
MA MED 2 AT 46.2	MA MED 2 AT 46.1	MA MED 2 AT 30
MA MED 2 AT 50	MA MED 2 AT 50.2	MA MED 2 AT 38.8
MA MED 2 AT 37.1	MA MED 2 AT 42.45	MA MED 2 AT 35.6
MA MED 2 AT 38.7	MA MED 2 AT 49.6	MA MED 2 AT 40.75
MA MED 2 AT 49.6	MA MED 2 AT 40.25	MA MED 2 AT 34.75
MA MED 2 AT 47.1	MA MED 2 AT 42.3	MA MED 2 AT 36.8
MA MED 2 AT 47.8	MA MED 2 AT 43	MA MED 2 AT 41.2
MA MED 2 AT 37.9	MA MED 2 AT 39.9	MA MED 2 AT 45.75
MA MED 2 AT 35.1	MA MED 2 AT 41.4	MA MED 2 AT 43.9
MA MED 2 AT 36	MA MED 2 AT 40.2	MA MED 2 AT 52.9
MA MED 2 AT 37.1	MA MED 2 AT 43.1	MA MED 2 AT 46.15
MA MED 2 AT 46.2	MA MED 2 AT 42.2	MA MED 2 AT 42.6
MA MED 2 AT 51.2	MA MED 2 AT 43.75	MA MED 2 AT 47.35
MA MED 2 AT 32.3	MA MED 2 AT 44.8	MA MED 2 AT 46.85
MA MED 2 AT 48.6	MA MED 2 AT 51	MA MED 2 AT 49.95
MA MED 2 AT 52.1	MA MED 2 AT 53.55	MA MED 2 AT 47.15
MA MED 2 AT 51.1	MA MED 2 AT 45.8	MA MED 2 AT 42.9
MA MED 2 AT 52	MA MED 2 AT 41	MA MED 2 AT 41
MA MED 2 AT 33.9	MA MED 2 AT 43.6	MA MED 2 AT 39.5
MA MED 2 AT 33	MA MED 2 AT 50.25	MA MED 2 AT 39.1
MA MED 2 AT 33.2	MA MED 2 AT 45.55	MA MED 2 AS 38.3
MA MED 2 AT 39	MA MED 2 AT 42.6	MA MED 2 AS 36
MA MED 2 AT 43	MA MED 2 AT 42.55	MA MED 2 AS 36.45
MA MED 2 AT 41	MA MED 2 AT 47.85	MA MED 2 AS 42.15
MA MED 2 AT 40.75	MA MED 2 AT 47.3	MA MED 2 AS 44.65
MA MED 2 AT 42	MA MED 2 AT 47.5	MA MED 2 AS 47.45
MA MED 2 AT 38.1	MA MED 2 AT 47.55	MA MED 2 AS 48.2
MA MED 2 AT 40.9	MA MED 2 AT 37.4	MA MED 2 AS 45.9
MA MED 2 AT 39.9	MA MED 2 AT 40.6	MA MED 2 AS 41.1
MA MED 2 AT 43.8	MA MED 2 AT 41.2	MA MED 2 AS 47.2
MA MED 2 AT 40.9	MA MED 2 AT 43.15	MA MED 2 AS 38.8
MA MED 2 AT 40.1	MA MED 2 AT 40.9	MA MED 2 AS 44.65
MA MED 2 AT 39.1	MA MED 2 AT 44.75	MA MED 2 AS 42.95
MA MED 2 AT 41.25	MA MED 2 AT 43.35	MA MED 2 AS 40.5
MA MED 2 AT 41.3	MA MED 2 AT 46.15	MA MED 2 AS 40.1
MA MED 2 AT 45	MA MED 2 AT 48.5	MA MED 2 AS 43.85
MA MED 2 AT 41.7	MA MED 2 AT 37.7	MA MED 2 AS 42.75
MA MED 2 AT 39.2	MA MED 2 AT 44.8	MA MED 2 AS 45.65
MA MED 2 AT 41.1	MA MED 2 AT 36.15	PU MED 2 AT 50
MA MED 2 AT 42.3	MA MED 2 AT 40.6	PU MED 2 AT 52.4
MA MED 2 AT 40.1	MA MED 2 AT 48.75	PU MED 2 AT 54.1
MA MED 2 AT 37.3	MA MED 2 AT 48.15	PU MED 2 AT 49.8
MA MED 2 AT 41.3	MA MED 2 AT 28.3	PU MED 2 AT 50.9
MA MED 2 AT 42.3	MA MED 2 AT 40.65	PU MED 2 AT 48.15
MA MED 2 AT 46.1	MA MED 2 AT 55.4	PU MED 2 AT 41.2
MA MED 2 AT 39.1	MA MED 2 AT 44.15	PU MED 2 AT 47.1
MA MED 2 AT 33.2	MA MED 2 AT 44.55	PU MED 2 AT 47.2
MA MED 2 AT 43.75	MA MED 2 AT 43.95	PU MED 2 AT 47.2
MA MED 2 AT 40.2	MA MED 2 AT 50.15	PU MED 2 AT 47.4
MA MED 2 AT 41.75	MA MED 2 AT 42.7	PU MED 2 AT 47
MA MED 2 AT 40.5	MA MED 2 AT 42.15	PU MED 2 AT 46.5
MA MED 2 AT 46.75	MA MED 2 AT 50.75	PU MED 2 AT 47.1
MA MED 2 AT 44.5	MA MED 2 AT 46.45	PU MED 2 AT 46.75
MA MED 2 AT 45.25	MA MED 2 AT 48.95	PU MED 2 AT 49.3
MA MED 2 AT 38.3	MA MED 2 AT 47.45	PU MED 2 AT 48.5
MA MED 2 AT 42	MA MED 2 AT 45.75	PU MED 2 AT 38.1
MA MED 2 AT 38	MA MED 2 AT 47.95	PU MED 2 AT 48.6
MA MED 2 AT 42.1	MA MED 2 AT 41.8	PU MED 2 AT 41.5
MA MED 2 AT 42.3	MA MED 2 AT 52.45	PU MED 2 AT 47.9
MA MED 2 AT 47.75	MA MED 2 AT 40	PU MED 2 AT 37.5
MA MED 2 AT 39.1	MA MED 2 AT 37.2	PU MED 2 AT 37.8
MA MED 2 AT 39.1	MA MED 2 AT 40	PU MED 2 AT 48.3
MA MED 2 AT 40.15	MA MED 2 AT 44.45	PU MED 2 AT 36
MA MED 2 AT 35.22	MA MED 2 AT 49	PU MED 2 AT 29.3
MA MED 2 AT 49.9	MA MED 2 AT 48.85	PU MED 2 AT 40.5

PU	MED	2	AT	31.3
PU	MED	2	AT	29.8
PU	MED	2	AT	38.8
PU	MED	2	AT	31.8
PU	MED	2	AT	23
PU	MED	2	AT	47.35
PU	MED	2	AT	32.9
PU	MED	2	AT	37.8
PU	MED	2	AT	34.2
PU	MED	2	AT	40
PU	MED	2	AT	43.3
PU	MED	2	AT	30.5
PU	MED	2	AT	26.85
PU	MED	2	AT	46.2
PU	MED	2	AT	44.4
PU	MED	2	AT	47.45
PU	MED	2	AT	53.3
PU	MED	2	AT	50.2
PU	MED	2	AT	52.2
PU	MED	2	AT	44
PU	MED	2	AT	44.55
PU	MED	2	AT	44.7
PU	MED	2	AT	40.2
PU	MED	2	AT	37.1
PU	MED	2	AT	36.75
PU	MED	2	AT	43.4
PU	MED	2	AT	37.9
PU	MED	2	AT	50.1
PU	MED	2	AT	45.3
PU	MED	2	AT	42.25
PU	MED	2	AT	43
PU	MED	2	AT	41.2
PU	MED	2	AT	44.65
PU	MED	2	AT	44.15
PU	MED	2	AT	40.5
PU	MED	2	AT	48.9
PU	MED	2	AT	45.55
PU	MED	2	AT	32.4
PU	MED	2	AT	38.2
PU	MED	2	AT	45
PU	MED	2	AT	45.4
PU	MED	2	AT	42.6
PU	MED	2	AT	49.5
PU	MED	2	AT	42.65
PU	MED	2	AT	42.55
PU	MED	2	AT	35.6
PU	MED	2	AT	27.45
PU	MED	2	AT	38.85
PU	MED	2	AT	48.3
PU	MED	2	AT	36
PU	MED	2	AT	34
PU	MED	2	AS	46.9
PU	MED	2	AS	44.35
PU	MED	2	AS	45.25
PU	MED	2	AS	45.5
PU	MED	2	AS	46.7
PU	MED	2	AS	46.2
PU	MED	2	AS	40.5
PU	MED	2	AS	47
PU	MED	2	AS	36.35
PU	MED	2	AS	45.7
PU	MED	2	AS	46.6
PU	MED	2	AS	48.2
PU	MED	2	AS	48.2

Apéndice 2. Datos en crudo de las piaguas analizadas (n=535) de *A. similis* (AS) y *A. tuberculosa* (AT) en el Manglar Purruja, Golfito enero 2000. Canal: PU= Purruja, MA= Mayor. Lugar: MED= Medio, DES= Desembocadura. Longitud en mm. Rend= % de Rendimineto

canal	lugar	Cuad	SP	sexo	Long.	Clase	PT(g)	PF(g)	Rend	PU	DES	2	AT	H	46.50	4	34.00	2.35	6.91
PU	MED	2	AT	M	42.60	4	24.00	0.20	0.83	MA	DES	2	AS	M	41.50	4	18.00	1.25	6.94
PU	MED	1	AT	N V	17.65	1	19.85	0.28	1.43	MA	MED	2	AT	M	42.60	4	17.00	1.20	7.06
PU	DES	2	AT	M	51.50	5	62.00	1.50	2.42	MA	DES	2	AS	I	27.50	2	7.00	0.50	7.14
PU	DES	1	AT	I	27.75	2	4.00	0.10	2.50	PU	DES	1	AT	M	46.50	4	36.00	2.60	7.22
PU	DES	2	AT	I	30.00	3	6.00	0.15	2.50	MA	MED	2	AT	M	40.60	4	11.00	0.80	7.27
PU	MED	2	AT	H	45.80	4	24.80	0.80	3.23	PU	DES	1	AT	H	56.65	5	35.00	2.60	7.43
PU	DES	1	AT	H	42.25	4	30.00	1.00	3.33	PU	DES	1	AS	I	22.50	2	4.00	0.30	7.50
PU	MED	2	AT	M	52.45	5	44.90	1.50	3.34	PU	DES	1	AT	H	28.40	2	4.00	0.30	7.50
PU	MED	2	AT	M	43.90	4	38.70	1.30	3.36	MA	DES	2	AS	I	32.35	3	8.00	0.60	7.50
PU	MED	2	AT	M	34.75	3	8.80	0.30	3.41	PU	MED	2	AT	H	43.75	4	20.00	1.50	7.50
PU	DES	1	AT	H	44.10	4	22.00	0.80	3.64	PU	MED	2	AT	H	42.60	4	24.80	1.90	7.66
PU	DES	1	AT	H	44.50	4	22.00	0.80	3.64	PU	MED	2	AT	M	49.50	4	32.60	2.50	7.67
PU	DES	1	AT	M	48.70	4	30.00	1.10	3.67	MA	MED	2	AT	H	41.20	4	15.60	1.20	7.69
MA	DES	1	AT	H	41.10	4	27.00	1.00	3.70	MA	MED	1	AT	M	32.70	3	28.64	2.27	7.92
PU	MED	2	AT	I	32.40	3	13.40	0.50	3.73	PU	MED	2	AT	M	43.60	4	18.90	1.50	7.94
PU	DES	1	AT	H	45.30	4	24.00	0.90	3.75	MA	MED	2	AT	H	47.15	4	21.30	1.70	7.98
MA	DES	1	AT	H	38.90	3	10.00	0.40	4.00	PU	MED	2	AT	M	46.85	4	50.10	4.00	7.98
PU	DES	1	AT	M	42.50	4	30.00	1.20	4.00	PU	DES	1	AT	I	34.30	3	10.00	0.80	8.00
MA	DES	1	AT	M	46.65	4	30.00	1.20	4.00	MA	DES	1	AT	H	35.50	3	10.00	0.80	8.00
PU	DES	1	AT	H	48.90	4	30.00	1.20	4.00	PU	DES	1	AT	H	38.00	3	15.00	1.20	8.00
PU	MED	2	AT	M	37.70	3	22.40	0.90	4.02	MA	MED	2	AT	M	47.50	4	28.60	2.30	8.04
PU	MED	2	AT	M	47.85	4	26.90	1.10	4.09	MA	MED	2	AT	M	43.30	4	20.90	1.70	8.13
MA	MED	2	AT	H	45.55	4	25.80	1.10	4.26	MA	DES	1	AT	M	30.00	3	6.00	0.50	8.33
MA	DES	2	AT	I	29.25	2	7.00	0.30	4.29	PU	MED	1	AT	H	51.60	5	47.63	3.97	8.33
MA	DES	1	AT	H	49.50	4	32.00	1.40	4.38	PU	MED	2	AS	M	41.10	4	28.40	2.40	8.45
PU	DES	2	AS	I	38.00	3	13.00	0.60	4.62	MA	MED	2	AT	M	41.00	4	14.10	1.20	8.51
PU	MED	2	AT	H	47.45	4	51.60	2.40	4.65	MA	MED	2	AT	H	44.15	4	16.30	1.40	8.59
PU	MED	2	AT	H	40.90	4	18.90	0.90	4.76	MA	MED	2	AT	H	40.00	4	13.80	1.20	8.70
MA	MED	2	AT	H	36.15	3	10.10	0.50	4.95	PU	MED	2	AT	M	42.55	4	20.70	1.80	8.70
MA	DES	2	AS	I	28.40	2	6.00	0.30	5.00	MA	DES	2	AT	M	44.75	4	24.00	2.10	8.75
MA	DES	1	AT	M	41.50	4	20.00	1.00	5.00	PU	MED	2	AT	H	48.15	4	34.20	3.00	8.77
MA	DES	1	AS	I	43.00	4	10.00	0.50	5.00	PU	DES	2	AS	M	51.75	5	29.00	2.55	8.79
PU	MED	2	AT	H	47.95	4	27.10	1.40	5.17	PU	DES	1	AT	H	31.00	3	11.00	1.00	9.09
PU	DES	1	AT	M	45.65	4	32.00	1.70	5.31	PU	DES	2	AT	M	52.75	5	42.00	3.85	9.17
PU	DES	1	AT	H	44.50	4	26.00	1.40	5.38	PU	DES	2	AT	I	31.25	3	8.00	0.75	9.38
MA	DES	1	AS	I	39.20	3	11.00	0.60	5.45	PU	DES	2	AT	H	48.50	4	34.00	3.20	9.41
MA	MED	2	AT	H	37.40	3	12.20	0.70	5.74	PU	MED	2	AT	H	43.15	4	20.10	1.90	9.45
MA	DES	1	AT	H	49.25	4	34.00	2.00	5.88	MA	MED	2	AT	H	52.90	5	26.40	2.50	9.47
PU	MED	2	AT	M	46.15	4	30.40	1.90	6.25	PU	MED	2	AT	H	43.95	4	20.90	2.00	9.57
MA	DES	1	AS	M	36.55	3	11.00	0.70	6.36	MA	MED	2	AT	H	50.25	5	31.30	3.00	9.58
PU	DES	1	AT	M	47.85	4	38.00	2.50	6.58	MA	DES	2	AS	M	43.00	4	27.00	2.60	9.63
MA	MED	2	AT	H	28.30	2	4.40	0.30	6.82	PU	MED	2	AT	H	35.60	3	12.40	1.20	9.68
PU	DES	1	AS	H	38.65	3	19.00	1.30	6.84	MA	MED	2	AT	M	47.35	4	21.70	2.10	9.68

PU	MED	2	AT	H	46.45	4	29.90	2.90	9.70	MA	MED	2	AT	M	52.20	5	36.90	4.70	12.74
MA	MED	2	AT	M	39.50	3	13.40	1.30	9.70	MA	DES	2	AT	H	52.00	5	58.00	7.40	12.76
PU	MED	2	AT	M	49.00	4	27.60	2.70	9.78	PU	MED	2	AT	H	50.20	5	44.50	5.70	12.81
MA	MED	2	AT	H	40.75	4	15.10	1.50	9.93	MA	DES	2	AT	H	48.00	4	39.30	5.10	12.98
MA	MED	2	AT	H	45.55	4	25.10	2.50	9.96	MA	MED	1	AT	H	40.20	4	19.56	2.55	13.04
PU	DES	1	AS	M	30.80	3	8.00	0.80	10.00	MA	MED	1	AT	H	43.25	4	28.07	3.69	13.13
MA	DES	1	AT	M	36.10	3	12.00	1.20	10.00	PU	DES	2	AT	M	49.75	4	36.50	4.80	13.15
MA	DES	2	AS	M	37.30	3	13.00	1.30	10.00	MA	DES	1	AT	H	53.90	5	54.40	7.20	13.24
MA	MED	2	AT	H	38.20	3	20.00	2.00	10.00	MA	DES	2	AT	I	32.50	3	9.00	1.20	13.33
PU	DES	1	AT	H	39.25	3	16.00	1.60	10.00	MA	DES	1	AS	I	33.00	3	9.00	1.20	13.33
PU	DES	1	AS	M	44.00	4	36.00	3.60	10.00	PU	MED	2	AS	H	47.45	4	32.80	4.40	13.41
PU	MED	1	AT	H	48.45	4	36.86	3.69	10.00	MA	MED	1	AT	H	52.60	5	44.23	5.95	13.46
PU	DES	2	AT	H	42.20	4	36.50	3.70	10.15	PU	MED	1	AT	H	39.10	3	25.23	3.40	13.48
PU	DES	1	AS	M	58.00	5	36.00	3.70	10.28	PU	MED	1	AT	H	51.10	5	52.45	7.09	13.51
MA	MED	2	AT	H	39.10	3	21.30	2.20	10.33	PU	DES	2	AT	H	53.10	5	40.60	5.50	13.55
MA	MED	2	AT	H	40.65	4	17.40	1.80	10.34	PU	MED	2	AS	H	42.15	4	22.10	3.00	13.57
PU	MED	2	AT	M	47.30	4	27.80	2.90	10.43	PU	MED	1	AT	H	48.55	4	29.20	3.97	13.59
PU	MED	2	AT	H	42.90	4	17.20	1.80	10.47	MA	DES	2	AT	M	55.25	5	50.00	6.80	13.60
PU	MED	2	AT	H	48.75	4	36.10	3.80	10.53	MA	MED	1	AT	M	34.30	3	12.48	1.70	13.64
MA	DES	2	AS	H	41.60	4	15.00	1.60	10.67	PU	MED	1	AT	H	48.20	4	33.70	4.60	13.65
MA	MED	2	AT	H	44.80	4	20.60	2.20	10.68	PU	MED	2	AT	H	40.60	4	16.10	2.20	13.66
PU	MED	2	AT	H	45.75	4	21.50	2.30	10.70	MA	DES	1	AT	M	39.25	3	19.00	2.60	13.68
PU	DES	2	AT	I	27.25	2	7.00	0.75	10.71	MA	DES	2	AT	M	49.10	4	45.20	6.20	13.72
PU	MED	2	AT	H	38.80	3	12.12	1.30	10.73	PU	DES	2	AT	H	51.25	5	43.00	5.90	13.72
PU	MED	2	AT	H	50.75	5	35.40	3.80	10.73	MA	DES	1	AT	H	42.70	4	18.20	2.50	13.74
MA	MED	2	AT	M	55.40	5	46.40	5.00	10.78	PU	DES	1	AT	H	49.25	4	43.60	6.00	13.76
MA	DES	1	AT	M	55.25	5	48.00	5.20	10.83	PU	DES	1	AT	H	40.30	4	19.60	2.70	13.78
PU	MED	2	AT	H	43.35	4	22.10	2.40	10.86	PU	MED	1	AT	M	28.80	2	8.22	1.13	13.79
PU	MED	2	AT	H	36.75	3	10.10	1.10	10.89	MA	DES	2	AT	H	43.40	4	29.70	4.10	13.80
MA	MED	1	AT	N.V	45.60	4	28.35	3.12	11.00	MA	DES	2	AT	H	63.45	6	83.70	11.60	13.86
MA	DES	1	AT	M	52.65	5	48.00	5.30	11.04	PU	MED	2	AT	M	42.25	4	21.60	3.00	13.89
PU	DES	1	AS	M	38.75	3	9.00	1.00	11.11	MA	MED	2	AT	H	46.15	4	21.60	3.00	13.89
MA	MED	2	AT	M	44.80	4	35.70	4.00	11.20	PU	DES	2	AT	H	53.30	5	56.80	7.90	13.91
MA	MED	2	AT	H	50.15	5	39.20	4.40	11.22	PU	DES	1	AS	H	50.00	5	28.00	3.90	13.93
PU	DES	2	AS	M	43.25	4	23.00	2.60	11.30	PU	DES	2	AS	M	51.00	5	32.00	4.50	14.06
PU	DES	2	AT	H	49.15	4	47.50	5.40	11.37	MA	DES	1	AS	H	47.00	4	27.00	3.80	14.07
MA	DES	1	AS	M	34.50	3	7.00	0.80	11.43	MA	DES	1	AT	H	54.20	5	53.00	7.50	14.15
PU	DES	2	AT	H	44.75	4	27.00	3.10	11.48	MA	MED	2	AT	H	53.55	5	39.40	5.60	14.21
PU	DES	1	AT	H	39.50	3	16.00	1.85	11.56	MA	MED	1	AT	H	40.45	4	30.20	4.30	14.24
MA	DES	2	AT	M	50.65	5	59.60	6.90	11.58	PU	DES	2	AT	M	46.25	4	31.60	4.50	14.24
PU	DES	2	AT	M	43.30	4	43.90	5.10	11.62	PU	MED	2	AT	M	36.80	3	16.10	2.30	14.29
PU	DES	2	AT	H	52.25	5	49.00	5.70	11.63	MA	DES	2	AT	I	29.50	2	7.00	1.00	14.29
PU	DES	2	AT	I	24.50	2	3.00	0.35	11.67	MA	DES	2	AT	I	31.50	3	7.00	1.00	14.29
MA	DES	2	AT	M	49.30	4	41.90	4.90	11.69	PU	DES	2	AT	M	45.00	4	28.00	4.00	14.29
MA	MED	1	AT	N.V	47.30	4	31.47	3.69	11.71	MA	MED	1	AT	H	49.41	4	25.80	3.69	14.29
MA	MED	2	AT	H	45.30	4	19.60	2.30	11.73	PU	MED	2	AT	H	49.95	4	28.60	4.10	14.34
MA	MED	2	AT	M	47.55	4	30.60	3.60	11.76	PU	DES	1	AS	H	44.00	4	23.00	3.30	14.35
PU	MED	1	AT	H	49.20	4	33.74	3.97	11.76	PU	MED	2	AS	H	38.30	3	11.10	1.60	14.41
PU	MED	1	AT	H	51.42	5	50.47	5.95	11.80	PU	MED	2	AS	H	47.00	4	20.10	2.90	14.43
MA	DES	2	AS	H	46.50	4	22.00	2.60	11.82	PU	DES	2	AT	M	52.50	5	45.00	6.50	14.44
PU	DES	2	AT	H	47.25	4	33.00	3.90	11.82	PU	MED	1	AT	H	43.20	4	21.55	3.12	14.47
MA	MED	2	AT	I	27.45	2	4.20	0.50	11.90	PU	DES	2	AS	H	47.00	4	29.00	4.20	14.48
PU	DES	1	AS	H	45.25	4	21.00	2.50	11.90	PU	DES	2	AT	H	49.40	4	41.40	6.00	14.49
PU	MED	1	AT	H	39.10	3	19.00	2.27	11.94	MA	DES	1	AS	H	42.45	4	20.00	2.90	14.50
MA	DES	1	AT	M	26.70	2	5.00	0.60	12.00	MA	DES	1	AS	H	47.00	4	20.00	2.90	14.50
MA	DES	1	AS	M	36.55	3	10.00	1.20	12.00	PU	DES	2	AT	H	53.30	5	52.00	7.60	14.62
MA	MED	1	AT	H	52.95	5	47.07	5.67	12.05	MA	MED	1	AT	H	41.10	4	21.83	3.20	14.66
MA	MED	2	AT	M	45.75	4	22.30	2.70	12.11	MA	DES	1	AT	I	38.50	3	15.00	2.20	14.67
MA	MED	2	AT	M	41.00	4	14.80	1.80	12.16	MA	DES	2	AT	H	50.90	5	51.80	7.60	14.67
PU	MED	1	AT	H	49.60	4	37.14	4.54	12.21	PU	MED	1	AT	I	31.60	3	9.64	1.42	14.71
MA	DES	2	AS	M	49.15	4	31.00	3.80	12.26	MA	DES	1	AT	H	39.15	3	20.00	2.95	14.75
PU	MED	1	AT	H	51.50	5	48.48	5.95	12.28	PU	DES	1	AT	M	53.05	5	52.10	7.70	14.78
MA	DES	1	AT	M	54.50	5	35.00	4.30	12.29	MA	DES	2	AS	M	41.80	4	25.00	3.70	14.80
MA	MED	2	AT	H	51.00	5	31.60	3.90	12.34	MA	MED	2	AT	M	47.45	4	30.40	4.50	14.80
MA	DES	2	AT	M	52.70	5	59.00	7.30	12.37	MA	DES	2	AS	H	47.45	4	27.00	4.00	14.81
MA	DES	1	AT	H	49.75	4	42.00	5.20	12.38	MA	DES	2	AT	H	42.20	4	30.30	4.50	14.85
MA	MED	1	AT	M	48.25	4	36.57	4.54	12.40	MA	MED	2	AT	H	44.75	4	22.20	3.30	14.86
MA	DES	2	AT	M	53.75	5	54.60	6.80	12.45	MA	DES	2	AT	H	49.35	4	41.00	6.10	14.88
MA	MED	1	AT	N.V	32.10	3	11.34	1.42	12.50	MA	DES	2	AT	M	44.60	4	45.00	6.70	14.89
PU	DES	2	AS	M	38.55	3	20.00	2.50	12.50	MA	DES	2	AT	M	51.50	5	65.00	9.70	14.92
MA	DES	2	AT	M	57.70	5	68.00	8.50	12.50	PU	MED	2	AT	H	48.30	4	20.10	3.00	14.93
MA	DES	1	AT	H	54.65	5	55.00	6.90	12.55	PU	MED	2	AT	M	44.75	4	22.10	3.30	14.93
MA	MED	2	AT	M	40.50	4	15.10	1.90	12.58	PU	DES	2	AT	M	53.90	5	48.20	7.20	14.94
MA	MED	2	AT	M	41.20	4	21.40	2.70	12.62	PU	MED	1	AT	H	41.10	4	24.67	3.69	14.94
MA	MED	1	AT	H	52.62	5	49.33	6.24	12.64	PU	DES	1	AS	H	41.30	4	20.00	3.00	15.00
MA	DES	2	AT	H	51.50	5	47.40	6.00	12.66	MA	DES	1	AS	H	42.00	4	20.00	3.00	15.00
MA	MED	2	AT	M	48.85	4	25.20	3.20	12.70	MA	DES	2	AT	M	53.95	5	55.80	8.40	15.05
MA	DES	1	AT	H	40.10	4	37.00	4.70	12.70	PU	DES	2	AT	M	43.10	4	23.90	3.60	15.06
MA	MED	2	AT	M	37.10	3	11.80	1.50	12.71	MA	MED	2	AT	H	44.40	4	21.20	3.20	15.09
MA	MED	2	AT	H	42.70	4	21.20	2.70	12.74	MA	MED	1	AT	H	48.10	4	34.31	5.20	15.16

PU	MED	1	AT	M	54.10	5	54.15	8.22	15.18				
PU	DES	2	AT	M	52.50	5	57.90	8.80	15.20				
PU	MED	2	AS	H	36.00	3	10.50	1.60	15.24				
MA	DES	1	AS	H	45.00	4	19.00	2.90	15.26				
PU	MED	2	AT	H	37.90	3	12.40	1.90	15.32				
PU	DES	1	AT	H	51.85	5	44.10	6.80	15.42				
PU	DES	2	AT	H	41.65	4	29.10	4.50	15.46				
MA	DES	2	AT	H	45.75	4	28.00	4.35	15.54				
MA	DES	1	AT	H	45.55	4	27.60	4.30	15.58				
PU	MED	1	AT	H	27.60	2	9.07	1.42	15.63				
MA	DES	1	AT	H	44.50	4	32.00	5.00	15.63				
MA	DES	1	AT	H	48.00	4	32.00	5.00	15.63				
PU	MED	1	AT	H	45.10	4	34.31	5.39	15.70				
PU	MED	2	AT	H	41.20	4	29.20	4.60	15.75				
PU	DES	1	AT	H	42.00	4	16.50	2.60	15.76				
MA	DES	2	AT	M	43.25	4	26.00	4.10	15.77				
PU	MED	1	AT	H	51.80	5	41.20	6.50	15.78				
MA	DES	1	AT	M	51.50	5	43.10	6.80	15.78				
PU	MED	1	AS	H	30.90	3	5.39	0.85	15.79				
MA	MED	2	AT	H	44.55	4	24.70	3.90	15.79				
MA	DES	2	AT	H	49.05	4	30.40	4.80	15.79				
PU	DES	1	AS	M	52.00	5	31.00	4.90	15.81				
MA	MED	1	AT	H	40.70	4	23.40	3.70	15.81				
MA	MED	1	AT	M	41.70	4	23.25	3.69	15.85				
MA	MED	2	AT	M	44.70	4	14.50	2.30	15.86				
MA	MED	1	AT	M	52.60	5	35.72	5.67	15.87				
MA	MED	1	AT	H	44.20	4	24.95	3.97	15.91				
PU	MED	2	AT	H	50.10	5	35.80	5.70	15.92				
PU	MED	2	AT	M	44.55	4	22.60	3.60	15.93				
PU	DES	1	AT	M	25.30	2	5.00	0.80	16.00				
PU	DES	1	AT	M	37.50	3	5.00	0.80	16.00				
PU	MED	1	AS	M	47.00	4	7.09	1.13	16.00				
PU	DES	1	AT	I	32.95	3	8.10	1.30	16.05				
MA	DES	2	AT	H	53.45	5	47.30	7.60	16.07				
PU	MED	1	AT	M	47.50	4	33.46	5.39	16.10				
PU	DES	1	AS	M	39.50	3	13.00	2.10	16.15				
PU	MED	1	AT	H	44.35	4	26.00	4.20	16.15				
MA	MED	1	AT	H	51.30	5	38.56	6.24	16.18				
MA	MED	2	AS	H	36.45	3	10.50	1.70	16.19				
PU	DES	2	AT	M	52.70	5	44.90	7.30	16.26				
MA	DES	1	AT	M	31.65	3	13.50	2.20	16.30				
MA	DES	1	AS	H	53.00	5	27.00	4.40	16.30				
PU	MED	2	AT	H	36.00	3	10.40	1.70	16.35				
MA	DES	2	AT	M	49.25	4	44.00	7.20	16.36				
PU	DES	1	AS	H	49.15	4	31.00	5.10	16.45				
PU	MED	1	AT	M	55.75	5	56.71	9.36	16.50				
PU	DES	1	AS	H	44.20	4	23.00	3.80	16.52				
PU	MED	1	AT	H	39.30	3	18.71	3.12	16.67				
MA	MED	1	AS	H	43.55	4	20.41	3.40	16.67				
MA	MED	1	AT	H	48.30	4	30.62	5.10	16.67				
MA	DES	2	AT	H	55.25	5	45.00	7.50	16.67				
PU	MED	2	AT	H	53.30	5	41.40	6.90	16.67				
MA	MED	1	AT	H	51.20	5	43.70	7.30	16.70				
MA	DES	2	AT	H	48.35	4	34.70	5.80	16.71				
MA	MED	2	AS	H	48.20	4	29.30	4.90	16.72				
PU	DES	1	AT	H	48.00	4	32.20	5.40	16.77				
MA	DES	1	AS	H	42.00	4	22.00	3.70	16.82				
MA	MED	1	AT	H	49.15	4	50.20	8.50	16.93				
PU	DES	1	AT	I	31.00	3	5.90	1.00	16.95				
PU	MED	2	AT	H	43.00	4	17.10	2.90	16.96				
PU	DES	1	AT	M	47.75	4	35.90	6.10	16.99				
MA	DES	2	AT	H	53.20	5	45.30	7.70	17.00				
MA	DES	1	AS	H	43.00	4	20.00	3.40	17.00				
MA	DES	2	AS	H	43.50	4	19.40	3.30	17.01				
MA	DES	1	AT	H	38.00	3	15.80	2.70	17.09				
PU	MED	2	AS	H	45.90	4	15.80	2.70	17.09				
PU	DES	2	AT	H	44.60	4	28.00	4.80	17.14				
PU	DES	1	AT	M	52.00	5	42.00	7.20	17.14				
PU	MED	1	AT	M	41.90	4	18.15	3.12	17.19				
PU	MED	1	AT	H	44.20	4	23.25	4.00	17.20				
PU	DES	1	AS	H	44.50	4	22.00	3.80	17.27				
PU	DES	2	AT	M	48.00	4	33.00	5.70	17.27				
MA	DES	2	AT	H	49.55	4	40.50	7.00	17.28				
PU	DES	1	AT	M	49.45	4	34.70	6.00	17.29				
MA	DES	1	AT	H	57.00	5	57.80	10.00	17.30				
MA	DES	1	AT	H	46.85	4	24.80	4.30	17.34				
MA	DES	1	AS	H	43.50	4	19.00	3.30	17.37				
PU	DES	1	AT	H	51.05	5	39.70	6.90	17.38				
PU	MED	1	AT	M	39.75	3	19.56	3.40	17.39				
MA	DES	1	AS	M	41.85	4	23.00	4.00	17.39				
PU	DES	2	AT	H	48.00	4	48.00	4.00	17.40				
PU	MED	1	AT	M	42.80	4	42.80	4.00	17.44				
PU	MED	2	AT	M	45.40	4	45.40	4.00	17.48				
PU	MED	1	AT	H	32.40	3	32.40	3.00	17.50				
PU	DES	1	AS	H	40.00	4	40.00	4.00	17.50				
PU	DES	2	AS	H	43.35	4	43.35	4.00	17.50				
MA	MED	2	AT	H	45.00	4	45.00	4.00	17.59				
MA	DES	2	AT	M	41.75	4	41.75	4.00	17.60				
MA	MED	1	AT	H	42.60	4	42.60	4.00	17.65				
MA	MED	1	AT	H	38.90	3	38.90	3.00	17.74				
MA	MED	1	AT	H	35.10	3	35.10	3.00	17.78				
PU	DES	1	AS	H	44.00	4	44.00	4.00	17.78				
MA	DES	2	AS	M	46.20	4	46.20	4.00	17.78				
PU	DES	2	AT	H	42.50	4	42.50	4.00	17.83				
MA	DES	1	AS	M	48.05	4	48.05	4.00	17.83				
PU	MED	1	AT	M	47.10	4	47.10	4.00	17.85				
PU	MED	1	AS	H	47.75	4	47.75	4.00	17.89				
PU	DES	1	AT	H	42.25	4	42.25	4.00	17.90				
PU	MED	1	AT	H	45.10	4	45.10	4.00	17.92				
MA	DES	1	AS	H	45.00	4	45.00	4.00	17.92				
MA	MED	1	AT	M	42.50	4	42.50	4.00	17.95				
MA	DES	1	AS	H	41.70	4	41.70	4.00	18.00				
MA	DES	1	AT	H	49.00	4	49.00	4.00	18.00				
MA	MED	1	AT	M	37.15	3	37.15	3.00	18.03				
PU	MED	1	AS	H	44.85	4	44.85	4.00	18.03				
PU	MED	2	AT	H	42.55	4	42.55	4.00	18.05				
MA	DES	2	AT	H	51.85	5	51.85	5.00	18.11				
MA	DES	1	AT	H	48.50	4	48.50	4.00	18.15				
MA	MED	2	AT	M	30.00	3	30.00	3.00	18.18				
PU	DES	2	AT	M	40.00	4	40.00	4.00	18.18				
PU	MED	1	AT	M	43.90	4	43.90	4.00	18.18				
MA	MED	1	AT	H	46.30	4	46.30	4.00	18.21				
MA	DES	1	AT	H	54.65	5	54.65	5.00	18.22				
MA	DES	1	AS	M	43.00	4	43.00	4.00	18.24				
PU	DES	2	AT	M	42.65	4	42.65	4.00	18.26				
MA	MED	2	AS	H	45.70	4	45.70	4.00	18.29				
PU	MED	1	AS	M	46.65	4	46.65	4.00	18.29				
PU	DES	2	AT	M	36.50	3	36.50	3.00	18.33				
PU	MED	2	AT	M	44.45	4	44.45	4.00	18.39				
MA	MED	1	AT	H	50.20	5	50.20	5.00	18.41				
PU	DES	2	AS	H	42.20	4	42.20	4.00	18.42				
PU	MED	1	AS	H	44.25	4	44.25	4.00	18.46				
PU	MED	2	AT	H	34.00	3	34.00	3.00	18.52				
MA	MED	2	AT	M	37.20	3	37.20	3.00	18.52				
MA	MED	2	AT	M	46.20	4	46.20	4.00	18.56				
MA	DES	1	AS	H	40.50	4	40.50	4.00	18.57				
MA	DES	2	AT	M	53.90	5	53.90	5.00	18.60				
PU	DES	1	AS	H	43.00	4	43.00	4.00	18.64				
PU	DES	1	AS	H	43.75	4	43.75	4.00	18.64				
PU	DES	1	AT	M	41.85	4	41.85	4.00</					

PU	MED	1	AS	M	45.95	4	21.55	4.25	19.74				
MA	MED	2	AT	H	40.65	4	17.20	3.40	19.77				
MA	MED	2	AT	H	44.00	4	19.70	3.90	19.80				
MA	MED	2	AT	H	48.50	4	19.10	3.80	19.90				
MA	MED	2	AT	M	48.90	4	22.60	4.50	19.91				
PU	MED	1	AS	M	37.30	3	21.26	4.25	20.00				
PU	DES	1	AT	H	41.15	4	18.50	3.70	20.00				
PU	DES	1	AT	M	42.35	4	20.00	4.00	20.00				
PU	DES	2	AS	H	43.30	4	25.00	5.00	20.00				
PU	MED	1	AT	H	43.80	4	26.94	5.39	20.00				
MA	DES	2	AS	H	45.35	4	24.00	4.80	20.00				
PU	DES	1	AS	H	56.10	5	34.00	6.80	20.00				
PU	MED	1	AS	H	42.70	4	16.73	3.40	20.33				
PU	DES	1	AT	I	29.35	2	5.90	1.20	20.34				
MA	DES	1	AS	H	45.75	4	23.00	4.70	20.43				
MA	MED	1	AS	M	43.90	4	24.95	5.10	20.45				
MA	MED	1	AS	H	44.50	4	22.97	4.70	20.47				
PU	DES	2	AT	H	45.50	4	26.00	5.35	20.58				
PU	MED	1	AS	M	38.10	3	9.64	1.98	20.59				
MA	DES	1	AT	H	37.00	3	13.10	2.70	20.61				
MA	DES	1	AT	M	31.50	3	15.00	3.10	20.67				
MA	MED	1	AT	M	51.10	5	44.00	9.10	20.68				
PU	DES	1	AT	H	40.00	4	23.20	4.80	20.69				
PU	DES	1	AT	H	40.00	4	16.40	3.40	20.73				
MA	MED	1	AT	H	36.60	3	15.03	3.12	20.75				
PU	DES	1	AT	H	30.75	3	5.30	1.10	20.75				
PU	DES	1	AT	H	41.80	4	21.20	4.40	20.75				
MA	MED	1	AS	H	45.75	4	21.83	4.54	20.78				
MA	MED	2	AT	H	46.15	4	14.90	3.10	20.81				
MA	DES	2	AS	M	38.30	3	12.00	2.50	20.83				
MA	MED	2	AS	H	46.60	4	24.00	5.00	20.83				
PU	DES	2	AT	M	43.00	4	20.60	4.30	20.87				
PU	MED	1	AS	M	44.85	4	19.00	3.97	20.90				
PU	DES	1	AT	I	31.15	3	6.20	1.30	20.97				
MA	MED	1	AT	H	40.40	4	23.25	4.90	21.08				
MA	DES	2	AS	M	41.30	4	18.00	3.80	21.11				
PU	DES	1	AT	M	36.00	3	9.90	2.10	21.21				
PU	MED	1	AT	H	31.55	3	9.36	1.98	21.21				
PU	DES	1	AT	H	37.05	3	11.30	2.40	21.24				
MA	DES	2	AT	H	40.80	4	16.00	3.40	21.25				
MA	DES	1	AT	H	49.00	4	25.80	5.50	21.32				
MA	DES	1	AT	I	30.25	3	5.60	1.20	21.43				
MA	DES	2	AS	H	48.50	4	26.50	5.70	21.51				
PU	MED	1	AS	H	41.55	4	21.83	4.70	21.53				
MA	DES	2	AS	H	49.00	4	19.00	4.10	21.58				
PU	DES	1	AT	H	36.00	3	10.60	2.30	21.70				
PU	MED	1	AT	M	45.30	4	26.70	5.80	21.72				
MA	DES	1	AS	M	38.00	3	11.00	2.40	21.82				
PU	MED	1	AT	H	42.50	4	22.90	5.00	21.83				
PU	DES	2	AT	H	38.30	3	14.60	3.20	21.92				
MA	DES	2	AS	M	41.50	4	19.10	4.20	21.99				
MA	DES	1	AT	M	34.50	3	10.00	2.20	22.00				
PU	MED	2	AT	H	45.55	4	18.60	4.10	22.04				
PU	DES	1	AT	H	32.55	3	7.70	1.70	22.08				
MA	MED	2	AT	H	40.00	4	13.10	2.90	22.14				
MA	MED	1	AT	H	34.90	3	12.76	2.84	22.22				
PU	DES	1	AS	M	48.50	4	22.00	4.90	22.27				
MA	MED	2	AS	M	44.65	4	15.20	3.40	22.37				
MA	MED	2	AS	H	48.20	4	17.40	3.90	22.41				
MA	DES	1	AT	M	37.20	3	12.00	2.70	22.50				
MA	DES	1	AT	H	38.10	3	14.20	3.20	22.54				
MA	MED	1	AS	H	43.85	4	20.13	4.54	22.54				
PU	DES	1	AT	H	39.75	3	26.60	6.00	22.56				
MA	MED	1	AS	M	44.05	4	17.58	3.97	22.58				
MA	DES	1	AS	H	51.50	5	25.00	5.70	22.80				
MA	DES	1	AT	H	37.50	3	12.70	2.90	22.83				
MA	MED	1	AS	M	36.90	3	11.06	2.55	23.08				
MA	MED	1	AS	H	41.65	4	18.15	4.20	23.15				
PU	DES	2	AS	H	40.50	4	15.10	3.50	23.18				
MA	MED	2	AT	M	38.85	3	11.50	2.70	23.48				
PU	MED	1	AS	H	36.60	3	9.64	2.27	23.53				
PU	DES	2	AS	H	42.75	4	13.60	3.20	23.53				
PU	MED	2	AT	M	43.40	4	10.60	2.50	23.58				
PU	DES	2	AT	H	42.50	4	23.00	5.45	23.70				
PU	DES	1	AS	M	39.50	3	12.20	2.90	23.77				
PU	MED	1	AS	M	43.25	4	17.86	4.25	23.81				
MA	MED	1	AS	M	46.60	4	28.07	6.70	23.87				
MA	MED	1	AS	M	47.05	4	19.00	4.54	23.88				
PU	DES	2	AS	H	46.45	4	23.00	5.50	23.91				
PU	DES	1	AT	H	34.40	3	10.80	2.60	24.07				
PU	DES	2	AT	H	33.25	3	8.70	2.10	24.14				
MA	DES	1	AT	H	46.25	4	26.00	6.30	24.23				
MA	MED	1	AS	H	46.15	4	18.71	4.54	24.24				
MA	MED	1	AS	M	39.20	3	18.43	4.50	24.42				
PU	DES	1	AS	M	38.75	3	9.40	2.30	24.47				
PU	DES	1	AS	M	44.25	4	15.50	3.80	24.52				
PU	DES	2	AS	M	37.85	3	13.00	3.20	24.62				
PU	DES	1	AS	M	41.13	4	17.00	4.20	24.71				
PU	DES	1	AT	M	24.50	2	2.00	0.50	25.00				
MA	DES	2	AT	M	39.75	3	18.00	4.50	25.00				
PU	MED	2	AS	H	48.20	4	17.50	4.40	25.14				
MA	DES	1	AS	H	37.70	3	9.50	2.40	25.26				
PU	MED	1	AS	H	43.90	4	24.10	6.10	25.31				
PU	DES	1	AS	H	42.75	4	18.50	4.70	25.41				
PU	DES	2	AS	M	44.95	4	24.00	6.10	25.42				
PU	DES	2	AS	M	42.20	4	18.00	4.60	25.56				
MA	MED	1	AT	H	46.90	4	18.71	4.82	25.76				
MA	DES	1	AS	M	42.44	4	19.00	4.90	25.79				
PU	DES	2	AS	H	40.75	4	13.50	3.50	25.93				
MA	MED	2	AS	H	36.35	3	14.60	3.80	26.03				
PU	DES	2	AT	M	47.25	4	28.00	7.30	26.07				
PU	DES	2	AS	M	41.35	4	19.00	5.00	26.32				
MA	DES	2	AS	M	41.65	4	19.00	5.00	26.32				
MA	DES	1	AS	H	44.50	4	16.30	4.30	26.38				
MA	DES	1	AS	M	42.00	4	14.40	3.90	27.08				
PU	DES	2	AT	M	31.00	3	6.60	1.80	27.27				
MA	MED	2	AT	H	42.15	4	17.90	4.90	27.37				
PU	MED	1	AT	H	44.30	4	17.58	4.82	27.42				
MA	DES	2	AT	H	45.50	4	28.00	7.85	28.04				
MA	MED	1	AS	H	39.85	3	15.88	4.50	28.34				
MA	DES	1	AS	H	45.00	4	18.30	5.20	28.42				
PU	DES	2	AT	I	31.75	3	7.00	2.00	28.57				
MA	MED	2	AT	H	41.80	4	15.50	4.50	29.03				
MA	DES	1	AS	H	45.00	4	14.00	4.10	29.29				
MA	DES	1	AS	H	39.05	3	10.10	3.00	29.70				
MA	DES	2	AT	M	39.75	3	21.00	6.30	30.00				
MA	DES	2	AS	M	39.25	3	8.60	2.60	30.23				
MA	DES	1	AS	H	48.75	4	20.50	6.20	30.24				
PU	MED	2	AT	H	42.65	4	19.70	6.00	30.46				
PU	MED	2	AT	H	48.95	4	24.40	7.50	30.74				
MA	DES	1	AS	M	40.25	4	11.50	3.60	31.30				
PU	DES	1	AS	H	43.25	4	16.50	5.30	32.12				
PU	MED	1	AT	M	54.40	5	24.10	7.94	32.94				
PU	DES	1	AS	H	45.50	4	16.40	5.50	33.54				
MA	MED	2	AT	H	35.60	3	9.60	3.90	40.63				
MA	DES	1	AS	H	41.25	4	12.70	5.70	44.88				
PU	DES	1	AT	M	26.50	2	4.00	1.80	45.00				
PU	DES	2	AT	I	14.00	1	1.00	0.50	50.00				
MA	MED	1	AS	M	46.95	4	23.82	3.30	13.86				
MA	MED	1	AS	M	47.15	4	20.98	3.32	15.81				

Preferencia de hábitat y estimación del tamaño poblacional de *Hetaerina* sp (Zygoptera: Calopterygidae)

Ricardo González

Coordinador: William Eberhard

Los representantes del orden Odonata se caracterizan por ser diurnos, excelentes voladores y por estar asociados a cuerpos de agua ya que las hembras colocan sus huevos en agua dulce, sobre la superficie o dentro de tejido vegetal y a la vez el desarrollo larval es totalmente acuático (Paulson 1982).

La mayoría de los odonatos adultos muestran una preferencia por sitios abiertos y soleados (dos Santos 1981), sin embargo existen otros individuos como los representantes de las familias Gomphidae y Polythoridae adaptados a vivir en ríos y charcas sombreados dentro del bosque (Esquivel 1985), sin embargo en ambos casos la actividad se reduce con la disminución de la luz solar.

En la mayoría de las especies los machos tienden a quedarse cerca del agua posados o volando y defendiendo su territorio, mientras que las hembras llegan al agua en muy pocas ocasiones y lo hacen con intención de copular u ovipositar (Paulson 1982). Este comportamiento de territorialismo aparentemente exclusivo de los machos también se ha observado en las hembras de algunas especies del género *Hetaerina* (Bick y Sulzbach 1966).

Uno de los primeros trabajos en Costa Rica sobre el estudio de los odonatos corresponde a Calvert y Phillip en 1917 (Janzen 1991), actualmente y según Ramírez (1996-1997) en el país existen 280 especies repartidas en 14 familias de las cuales 9 corresponden al género *Hetaerina* único representante de la familia Calopterygidae en el país.

El objetivo de este trabajo consiste en determinar la preferencia de hábitat para *Hetaerina* sp en cuanto a cobertura vegetal, corriente del agua, altura y ubicación de la vegetación con relación al cuerpo de agua. Además se busca establecer si los individuos tienden a permanecer en una misma área y estimar el tamaño poblacional de esta especie para la zona de estudio.

Métodos

El trabajo se realizó el día 9 de enero del 2000 en la Quebrada La Cañaza ubicada en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, Puntarenas Costa Rica. Esta zona se caracteriza por presentar una precipitación media anual de 4500 mm y esta clasificada como Bosque Muy Húmedo Tropical según Holdridge (Hartshorn 1991).

Se trabajó a lo largo de un transecto de 225m sobre el cauce de la quebrada, con divisiones cada 5m. Para establecer la preferencia de hábitat por parte de *Hetaerina* sp se evaluaron diferentes categorías de clasificación para las variables físicas de cobertura vegetal, corriente del agua, altura y ubicación de la vegetación; y se determinó la proporción total del transecto para cada una de estas categorías. Las categorías de clasificación para cada una de las variables se presentan en el cuadro 1.

Las libélulas se capturaron a lo largo del transecto y se marcaron con tinta indeleble en la parte distal del ala, esta marca consistía en su correspondiente número de captura, para cada individuo se identificó la percha en donde fue capturado y se caracterizó la zona de captura con base en las categorías de clasificación para las variables antes citadas.

Tanto para la estimación de la proporción de las diferentes variables así como para la ubicación de la percha de captura se utilizaron las divisiones de 5 m como punto de referencia.

En el caso de las recapturas, se leía la marca y se marcaba la percha con el fin de establecer la distancia a la percha de captura y determinar si los individuos tienden a permanecer en una misma área, para esto se establecieron diferentes categorías de acuerdo a la distancia entre cada una de las perchas; los individuos sin marca se identificaron con un asterisco en el ala para evitar una sobrestimación en el conteo de los individuos recapturados. Tanto las capturas como las recapturas se realizaron durante un periodo total de dos horas y media respectivamente sin ningún lapso de tiempo entre ellas, separando los individuos por sexo.

Para estimar el tamaño poblacional de *Hetaerina* sp en el área de estudio se utilizó la corrección de Seber para el Índice de Lincoln y Petersen, y como medida de variación se utilizaron los intervalos de confianza para este índice según la distribución de Poisson para un 95% de confianza (Southwood 1987, Krebs 1999).

El análisis para la preferencia de hábitat y la permanencia dentro de una misma área se realizó con base en pruebas G y X^2 de bondad de ajuste y homogeneidad.

Resultados

Se capturaron un total de 111 individuos de *Hetaerina* sp de los cuales el 74.8% correspondió a machos.

Los valores de capturas y recapturas para la estimación de los tamaños poblacionales tanto total como por sexo se presentan en el cuadro 2.

De este total 81 individuos fueron utilizados para la estimación del tamaño poblacional para *Hetaerina* sp en el área de estudio que fue de 80 individuos con un valor mínimo de 53 y un máximo de 133 individuos. Al analizar esta estimación para el tamaño poblacional según el sexo se obtuvo que para los machos este tamaño fue de 71 individuos con una variación entre 42 y 135, mientras que para las hembras esta población se estimó en 15 individuos con un mínimo de 9 y un máximo de 33 individuos. Además se observó que las hembras muestran una mayor tendencia a ser recapturadas en comparación con los machos ($G^2=36.74$, $gl=2$, $p<0.05$).

En cuanto al análisis de la preferencia de hábitat, las proporciones totales para cada una de las categorías de las variables evaluadas a lo largo del transecto se presentan de la figura 1 a la 4 respectivamente. Tanto para el caso de la cobertura vegetal como para la corriente del agua se utilizó el total de 225 m, para el caso de esta última la categoría de corriente rápida tuvo una velocidad promedio de 0.8 m/seg, mientras que para la corriente media y lenta fue de 0.5 m/seg y 0.3 m/seg respectivamente.

Para la altura de la vegetación este total fue de 450 m ya que cada margen se caracterizó por separado, mientras que para su ubicación el total utilizado fue de 799m debido que además de caracterizar cada margen por separado era muy común que en una misma área se presentaran todas las categorías por lo que a cada una se le asignó la misma cantidad de metros.

De acuerdo a las proporciones para cada variable que se presentan en el cuadro 1, se observa que los machos tienden a evitar las áreas con poca cobertura y prefieren otras con mucha cobertura ($G^2=8.12$, $gl=2$, $p<0.05$), al igual que en el caso de las hembras ($G^2=15.83$, $gl=2$, $p<0.05$), del mismo modo tanto los machos ($G^2=10.71$, $gl=2$, $p<0.05$) como las hembras ($G^2=5.92$, $gl=2$, $p=0.05$) prefieren sitios donde la corriente es lenta o media (Fig. 1 y 2).

En cuanto a la vegetación los machos muestran una preferencia por alturas de 21 a 2m ($X^2=10.33$, $gl=2$, $p<0.05$) mientras que las hembras evitan totalmente alturas de 0 a 20 cm y tienden a preferir las superiores a 2m ($X^2=20.13$, $gl=2$, $p<0.05$) (Fig. 3). Para el caso de la ubicación de la vegetación tanto machos ($X^2=67.31$, $gl=3$, $p<0.05$) como hembras ($X^2=20.98$, $gl=3$, $p<0.05$) prefirieron la vegetación ubicada sobre el agua (Figura 4).

Por ultimo en la figura 5 se puede observar el desplazamiento entre la percha de captura y recaptura para machos y hembras, la cual varó significativamente entre ellos ($G^2=11.71$, $gl=4$, $p<0.05$).

Discusión

La preferencia tanto de machos como hembras de *Hetaerina* sp por sitios con mucha cobertura vegetal parece oponerse a la característica de los odonatos de buscar áreas abiertas y bien soleadas (Paulson 1982), sin embargo existen quebradas y ríos ubicados dentro de áreas boscosas en donde los calopterigidos son muy comunes (Esquivel 1985), además es probable que esta diferencia en la cobertura vegetal no produzca un efecto considerable sobre la radiación solar del área de estudio por lo que la actividad para todas las categorías sea similar y que la selección entre sitios pierda validez desde el punto de vista de preferencia.

En el caso de la corriente del agua la relación entre machos y hembras se mantuvo de una categoría a otra debido a la preferencia tanto para machos como hembras por sitios en donde la corriente es lenta o media, evitando totalmente las rápidas. Esta preferencia se relaciona a que las hembras buscan este tipo de corrientes para la oviposición (Westfall 1979), principalmente por las características de las larvas las cuales a pesar de mostrar algunas adaptaciones para estos ambientes estas modificaciones no son tan especializadas como las que presentan otros grupos tales como los efemerópteros (Paulson 1982). Además existen reportes para otras especies como *H. vulnerata* y *H. americana* en donde hay sumersión total de la hembra para la oviposición (Eberhard 1986).

La preferencia de los machos de *Hetaerina* sp por la vegetación ubicada entre los 20cm y 2m se ha registrado para otras especies como *H. macropus Selys* y *H. americana* (Johnson en Eberhard 1986) en donde los machos se ubican a alturas entre los 92 y 1.22m, del mismo modo la preferencia de las hembras de la especie en estudio por vegetación a alturas superiores a los 2m se ha observado en *H. macropus Selys*, aunque lo más interesante es el rechazo total a la vegetación de alturas menores a 20 cm en ambas especies (Eberhard 1986).

Estas diferencias en la preferencia de la altura de la vegetación entre sexos se relacionan con los mecanismos de apareamiento de estas especies. Según Johnson y Alcock (En Eberhard 1986) en el caso de los machos de *H. americana* y *H. vulnerata* que se encuentran en estas alturas muestran una mayor defensa del territorio lo que podría sugerir una mayor probabilidad de acceso a hembras para la cópula.

En cuanto a la ubicación de la vegetación se mantiene la preferencia tanto para hembras como machos que se ha observado en otros estudios para esta especie en la misma zona de estudio, por la vegetación ubicada sobre la quebrada (Flores y Chavarría 1998).

La tendencia de las hembras por permanecer en una misma área se relaciona al hecho de que la mayoría mostró una distancia entre la percha de captura y recaptura de 0 a 1m

(Fig. 5), lo que coincide con la mayor tendencia a ser recapturadas que los machos (Cuadro 2). Este caso se ha registrado en *H. americana* donde esta permanencia está asociada a comportamiento de defensa del territorio (Bick y Sulzabach 1966).

Para los machos las distancias de 3 a 5 m y de 6 a 10 m entre las perchas de captura y recaptura se puede relacionar al comportamiento de defensa del territorio en donde para otras especies como *H. americana* los territorios llegan a ser de 2 a 3 metros (Alcock 1982).

Queda claro que la preferencia para *Hetaerina* sp está determinada por una serie de factores y que esta varía de acuerdo al sexo principalmente por razones de las características del comportamiento sexual de esta especie, además se reconoce la necesidad de incluir estudios sobre el comportamiento sexual y de defensa del territorio tanto para machos como hembras para poder establecer de mejor manera las razones de estas preferencias.

Bibliografía

- Alcock, J. 1982. Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata selys* (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behavior*. 30, 99-107p.
- Bick, G y D, Sulzabach. 1966. Reproductive behaviour of the damselfly, *Hetaerina americana* (Fabricius) (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behavior*. 14, 156-158p.
- dos Santos, N. 1981. Odonata. En: Hulbert, S; G, Rodriguez y N, dos Santos. Ed. Aquatic Biota of Tropical South America. EEUU. pp 64-85.
- Eberhard, W. 1986. Behavioral ecology of the damselfly *Hetaerina macropus selys* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odontologica*. 15 (1): 51-60p.
- Esquivel, C. 1985. Las libélulas de Costa Rica. Ed. Editorial Universidad Nacional. Costa Rica. 34p.
- Flores, C y G, Chavarría. 1998. Ecología y comportamiento de *Hetaerina* sp (Zygoptera: Calopterygidae) en la Quebrada Cañaza, Golfito Puntarenas. En: Stoner, K, D, Briceño y J, Lobo. Ed. Curso: Biología de Campo, Golfito Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica. pp 54 - 57.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. En: Janzen, D. Historia Natural de Costa Rica. 1era ed. Editorial de la Universidad de Costa Rica. pp 119 -159.
- Janzen, D. 1991. Historia Natural de Costa Rica. 1era ed. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 822p.
- Krebs, C. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Addison Wesley Longman Inc. EEUU. 620p.
- Paulson, P. 1982. Odonata. En: Hulbert, S y A, Figueroa. Ed. Aquatic Biota of Mexico, Central America and West Indies. EEUU. pp 249-277.
- Ramírez, A. 1996-1997. Lista de especies costarricenses del Orden Odonata de las que se conoce la náyade. *Biología Tropical*. 44 (3)/ 45 (1): 225-232p.
- Westfall, M. 1979. Odonata. En: Merritt, R y K, Cummins. 3rd ed. An Introduction to the Aquatic Insects of North America, Kendall/ Hunt publishing Co. EEUU. pp 81-98.

Cuadro 1. Categorías de clasificación para cada una de las variables analizadas para preferencia de hábitat de *Hetaerina* sp. Quebrada La Cañaza, Golfito. 2000.

Categoría	Cobertura vegetal	Corriente del agua	Altura de vegetación	Ubicación de vegetación
A	Mucha	Lenta	0 - 20 cm	Sobre el agua
B	Media	Media	21 - 2 m	Margen
C	Poca	Rápida	> 2 m	0 - 2 m*
D				> 2 m*

* Categorías definidas a partir del margen de la quebrada.

Cuadro 2. Número de capturas y recapturas para la estimación del tamaño poblacional de *Hetaerina* sp. Quebrada La Cañaza, Golfito. 2000.

	Individuos capturados	Individuos recapturados	Individuos recapturados con marca
Macho	23	35	11
Hembra	8	15	8*
Población total	31	50	19

* Total de hembras marcadas fueron recapturadas

Cuadro 3. Número de individuos para cada una de las categorías según sexo y variables analizadas para preferencia de hábitat de *Hetaerina* sp. Quebrada La Cañaza, Golfito.2000.

Categoría	Cobertura vegetal		Corriente del agua		Altura de vegetación		Ubicación de vegetación	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
A	4	8	2	5	0	14	23	64
B	2	24	15	56	8	44	1	8
C	22	52	11	48	20	25	4	9
D							0	2

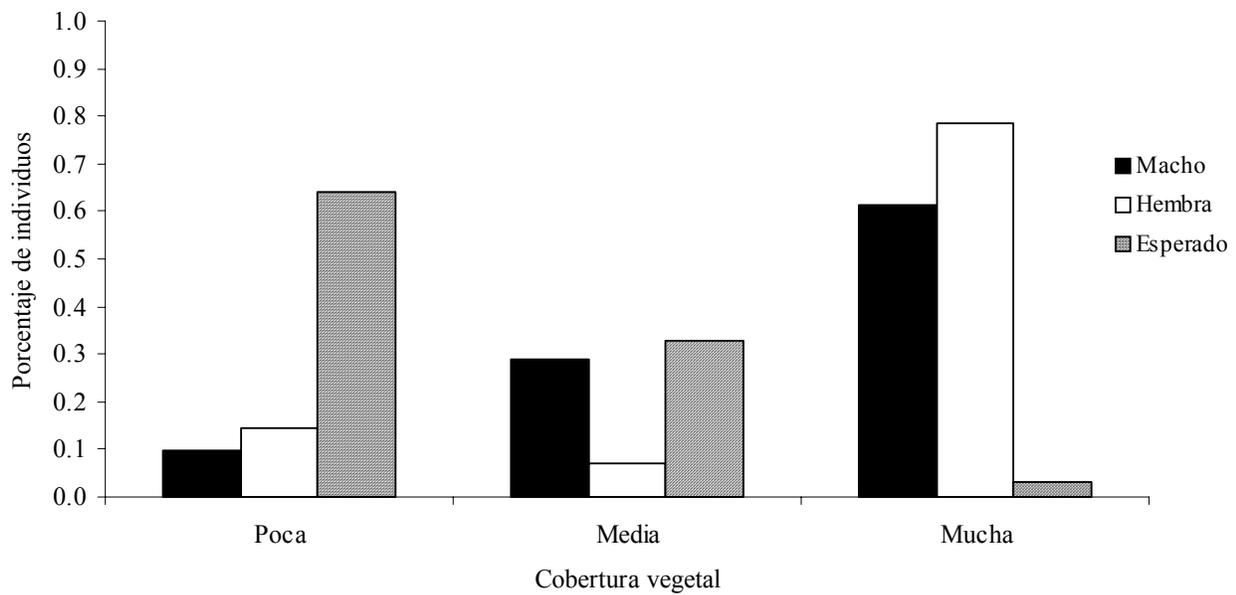


Figura 1. Relación entre el porcentaje de machos y hembras de *Hetaerina* sp según categoría de cobertura vegetal. Quebrada La Cañaza, Golfito 2000.

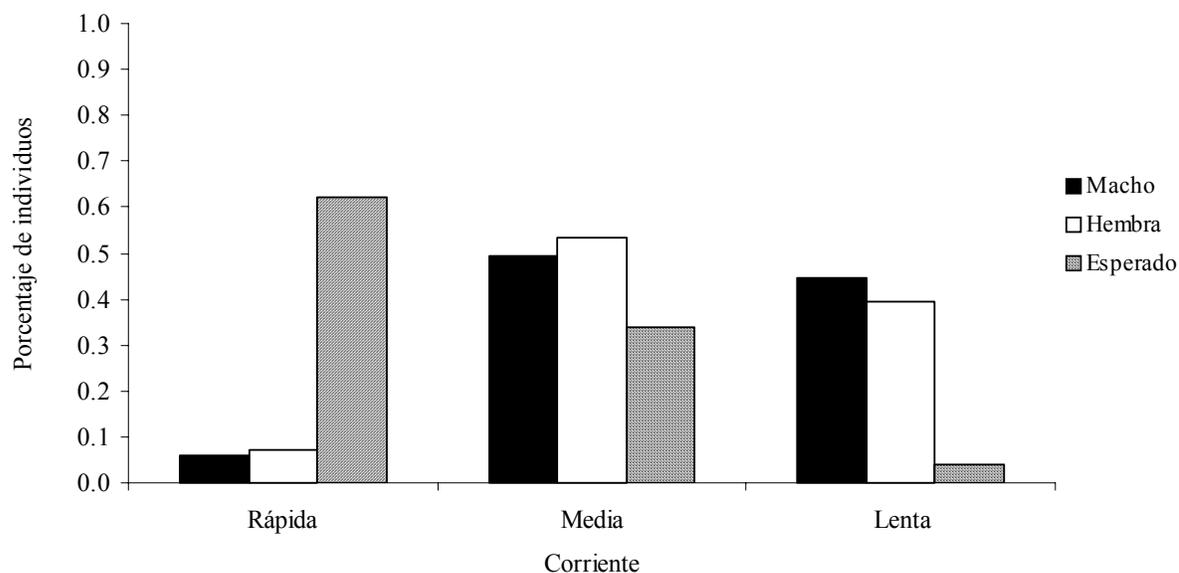


Figura 2. Relación entre el porcentaje de machos y hembras de *Hetaerina* sp según categoría de corriente. Quebrada La Cañaza, Golfito 2000.

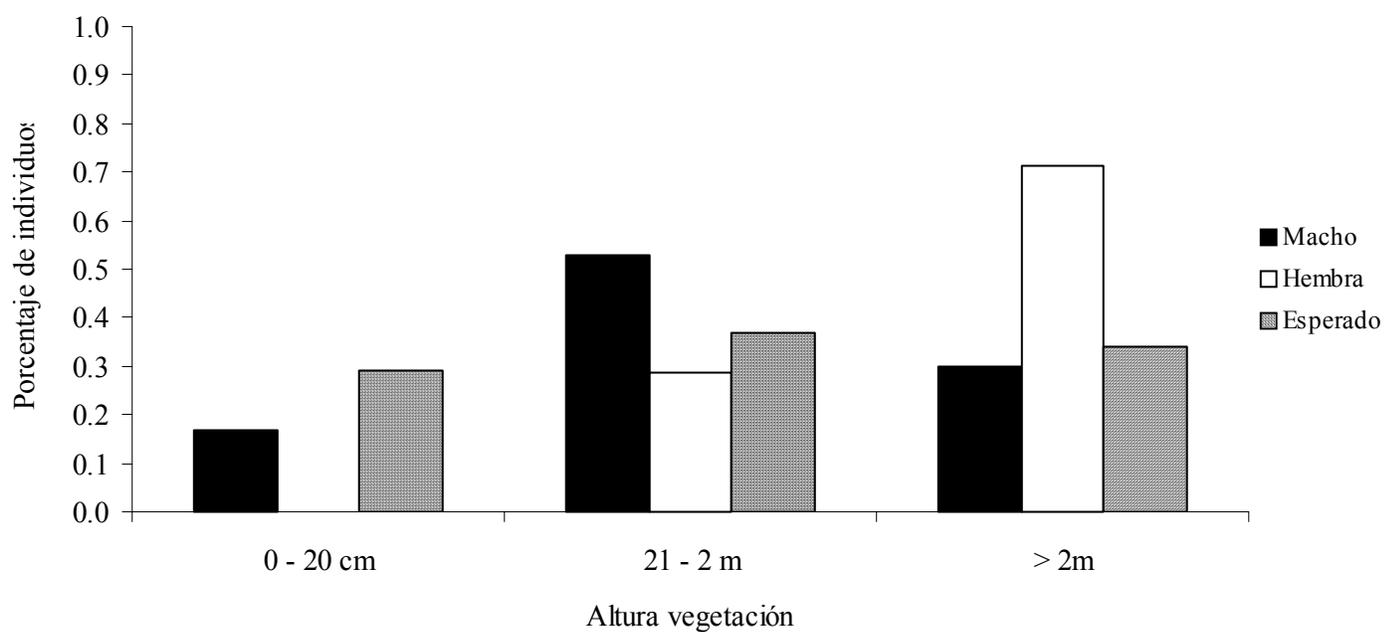


Figura 3. Relación entre el porcentaje de machos y hembras de *Hetaerina* sp según categoría de altura de vegetación. Quebrada La Cañaza, Golfito 2000.

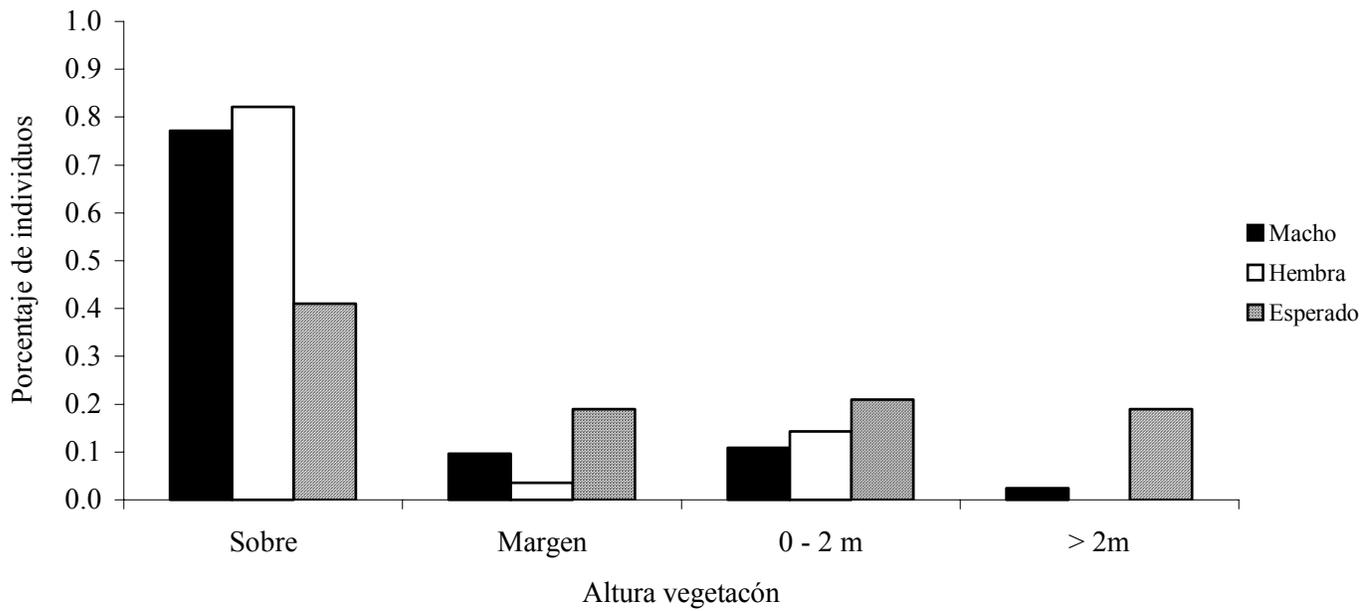


Figura 4. Relación entre el porcentaje de machos y hembras de *Hetaerina* sp según categoría de altura de vegetación. Quebrada La Cañaza, Golfito 2000.

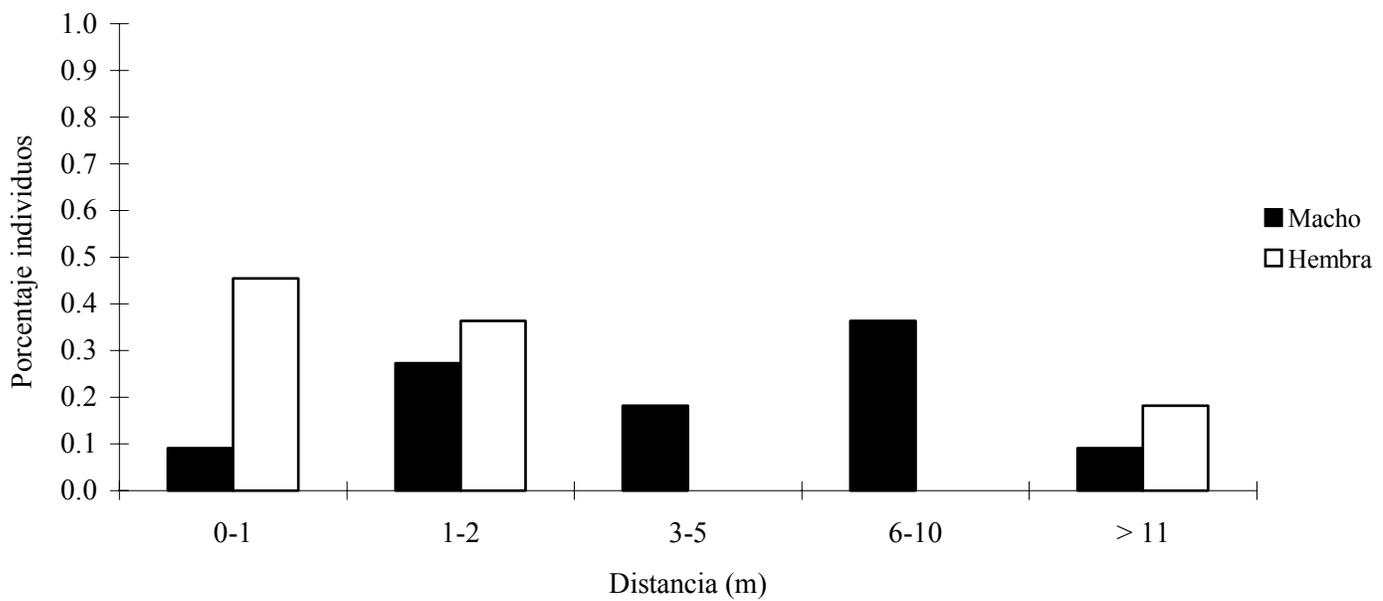


Figura 5. Porcentaje de individuos de *Hetaerina* sp según sexo para las categorías de distancia entre percha de captura y recaptura. Quebrada La Cañaza, Golfito 2000.

Anexo. Datos para la clasificación de las diferentes categoría para cada una de las variables analizadas. Quebrada La Cañaza, Golfito 2000. Cobertura vegetal: A=Mucha, B=Media C=Poca; Corriente: A=Lenta, B=Media, C=Rápida; Ubicación de vegetación: A=Sobre agua, B=Margen, C=0-2m, D>2m; Altura vegetación: A=0-20cm, B=21-2m, C=>2m.

Metro	Cobertura		Corriente		Vegetación			
	M.Der	M. Izq	M.Der	M. Izq	Ubicación		Altura	
					M.Der	M. Izq	M.Der	M. Izq
0	C	C	C	C	A	C	B	A
1	C	C	C	C	A	C	AA	A
2	C	C	C	C	A	C	C	B
3	C	C	C	C	B	C	B	A
4	C	C	C	C	B	C	B	B
5	C	C	C	C	B	C	B	A
6	C	C	C	C	C	A	B	A
7	C	C	C	C	C	A	B	A
8	C	C	C	C	C	B	C	B
9	C	C	C	C	C	A	B	A
10	C	C	C	C	C	B	C	B
11	C	C	B	B	C	A	ABC	ABC
12	C	C	B	B	C	A	ABC	ABC
13	C	C	B	B	D	B	ABC	ABC
14	C	C	B	B	D	C	ABC	ABC
15	C	C	B	B	D	C	ABC	ABC
16	C	C	B	B	D	A	B	ABC
17	C	C	B	B	D	A	C	ABC
18	C	C	B	B	D	B	C	ABC
19	C	C	B	B	D	A	C	ABC
20	C	C	B	B	D	A	C	ABC
21	C	C	C	C	A	A	A	A
22	C	C	C	C	A	A	A	A
23	C	C	C	C	C	C	C	B
24	C	C	C	C	C	A	C	C
25	C	C	C	C	C	A	C	C
26	C	C	C	C	A	A	A	A
27	C	C	C	C	A	A	A	A
28	C	C	C	C	B	B	B	B
29	C	C	C	C	B	B	C	C
30	C	C	C	C	A	B	C	C
31	C	C	C	C	A	A	ABC	ABC
32	C	C	C	C	A	A	ABC	ABC
33	C	C	C	C	B	B	ABC	ABC
34	C	C	C	C	D	B	ABC	ABC
35	C	C	C	C	B	A	ABC	ABC
36	C	C	C	C	A	A	B	A
37	C	C	C	C	B	A	B	A
38	C	C	C	C	B	A	B	B
39	C	C	C	C	A	B	B	A
40	C	C	C	C	A	A	B	A
41	C	C	C	B	D	A	C	A
42	C	C	C	B	D	A	C	A
43	C	C	C	B	D	A	C	A
44	C	C	C	B	D	B	C	B
45	C	C	C	B	D	A	C	A
46	C	C	C	B	D	A	C	A
47	C	C	C	B	D	A	C	A
48	C	C	C	B	D	B	C	B
49	C	C	C	B	D	A	C	A
50	C	C	C	C	D	A	C	B
51	B	B	C	C	D	A	B	A
52	B	B	C	C	C	A	B	A
53	B	B	C	C	D	A	B	B
54	B	B	C	C	D	A	B	B
55	B	B	C	C	D	A	B	A
56	B	B	C	C	D	A	C	A
57	B	B	C	C	D	A	C	A
58	B	B	C	C	D	B	C	C
59	B	B	C	C	D	B	C	C

60	B	B	C	C	D	A	C	A
61	B	B	C	C	D	A	C	A
62	B	B	C	C	D	A	C	A
63	B	B	C	C	D	B	C	A
64	B	B	C	C	D	B	C	A
65	B	B	C	C	D	B	C	B
66	B	B	C	C	A	A	A	A
67	B	B	C	C	A	A	A	A
68	B	B	C	C	D	A	C	A
69	B	B	C	C	D	B	C	A
70	B	B	C	C	D	A	C	A
71	B	B	C	C	D	A	B	A
72	B	B	C	C	D	B	B	A
73	B	B	C	C	D	B	B	A
74	B	B	C	C	D	A	B	A
75	B	B	C	C	D	A	B	A
76	B	B	B	C	C	A	ABC	A
77	B	B	B	C	C	A	ABC	A
78	B	B	B	C	C	A	ABC	A
79	B	B	B	C	C	A	ABC	A
80	B	B	B	C	C	A	ABC	A
81	B	B	B	C	A	D	B	ABC
82	B	B	B	C	A	D	B	ABC
83	B	B	B	C	B	D	B	ABC
84	B	B	B	C	B	D	B	ABC
85	B	B	B	C	A	D	B	ABC
86	B	B	B	C	C	D	C	ABC
87	B	B	B	C	C	D	C	ABC
88	B	B	B	C	C	D	C	ABC
89	B	B	B	C	C	D	C	ABC
90	B	B	B	C	C	D	C	ABC
91	B	B	B	B	B	D	C	ABC
92	B	B	B	B	B	D	C	ABC
93	C	B	B	B	B	D	C	ABC
94	C	B	C	B	B	D	C	ABC
95	C	B	C	B	B	D	C	ABC
96	B	B	B	B	B	D	B	ABC
97	C	B	C	B	B	D	B	ABC
98	C	B	C	B	B	D	C	ABC
99	C	B	C	B	B	D	C	ABC
100	C	B	C	B	B	D	C	ABC
101	B	B	C	C	A	A	B	ABC
102	B	B	C	C	A	A	B	ABC
103	B	C	C	C	A	A	C	ABC
104	C	C	C	C	B	A	C	ABC
105	C	C	C	C	B	A	C	ABC
106	C	C	C	C	A	D	ABC	ABC
107	B	C	C	C	A	D	ABC	ABC
108	C	C	C	C	A	D	ABC	ABC
109	C	C	C	C	B	D	ABC	ABC
110	C	C	C	C	B	D	ABC	ABC
111	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
112	B	C	C	B	A	C	ABC	ABC
113	C	C	C	C	B	B	ABC	ABC
114	C	C	C	C	B	B	ABC	ABC
115	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
116	A	A	B	C	A	A	ABC	ABC
117	A	B	B	A	B	A	ABC	ABC
118	A	C	C	B	B	C	ABC	ABC
119	A	C	C	B	B	C	ABC	ABC
120	A	C	A	B	B	A	ABC	ABC
121	A	A	A	B	A	A	ABC	ABC
122	A	B	A	B	A	A	ABC	ABC
123	B	B	B	B	A	C	ABC	ABC
124	B	B	B	B	B	C	ABC	ABC
125	B	B	B	B	B	C	ABC	ABC
126	C	A	B	B	C	A	ABC	ABC
127	C	B	B	B	C	A	ABC	ABC
128	C	B	B	B	C	B	ABC	ABC
129	C	B	B	B	C	B	ABC	ABC

130	C	B	B	B	C	A	ABC	ABC
131	B	B	A	A	A	A	A	B
132	C	B	B	B	A	A	A	B
133	C	C	B	B	A	A	B	B
134	C	C	B	B	A	A	B	C
135	C	C	B	B	A	A	B	C
136	C	C	B	B	C	A	C	C
137	C	C	B	B	C	A	C	C
138	C	C	B	B	C	A	C	C
139	C	C	B	B	C	B	C	C
140	C	C	B	B	C	A	C	C
141	C	C	B	B	A	B	A	A
142	C	C	B	B	A	B	A	C
143	C	C	B	B	A	B	A	C
144	C	C	B	B	A	A	A	C
145	C	C	B	B	A	C	A	C
146	C	C	B	B	A	C	ABC	ABC
147	C	C	B	B	A	C	ABC	ABC
148	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
149	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
150	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
151	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
152	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
153	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
154	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
155	C	C	C	C	A	C	ABC	ABC
156	C	B	C	C	A	D	B	ABC
157	C	B	C	C	A	D	B	ABC
158	C	B	C	C	A	D	ABC	ABC
159	C	B	C	C	A	D	ABC	ABC
160	B	B	B	C	A	D	ABC	ABC
161	B	D	B	C	A	D	B	ABC
162	B	D	B	C	A	D	B	ABC
163	B	D	B	C	A	D	C	ABC
164	B	D	B	C	A	D	C	ABC
165	C	D	B	B	A	D	C	ABC
166	C	C	B	B	A	B	B	ABC
167	C	C	B	B	A	B	B	ABC
168	C	C	B	B	A	B	B	ABC
169	C	C	B	B	A	B	B	ABC
170	B	C	C	C	A	B	B	A
171	B	B	C	C	A	A	ABC	A
172	B	B	C	C	A	A	ABC	A
173	B	B	C	C	A	A	ABC	B
174	B	B	C	C	A	A	ABC	B
175	B	B	B	B	A	A	ABC	B
176	B	B	B	B	A	A	C	A
177	B	B	B	B	A	A	C	A
178	B	B	B	B	A	A	B	B
179	B	B	B	B	A	A	B	A
180	C	C	C	C	C	A	A	ABC
181	C	C	C	C	C	A	A	ABC
182	C	C	C	C	C	A	B	ABC
183	C	C	C	C	C	A	B	ABC
184	C	C	C	C	C	A	A	ABC
185	C	C	A	C	C	A	A	A
186	C	C	A	C	C	A	A	B
187	C	C	A	A	C	B	B	B
188	C	C	A	A	C	B	B	A
189	C	C	A	A	C	B	B	C
190	C	C	C	A	D	A	B	C
191	C	C	C	C	D	A	B	C
192	C	C	C	C	D	A	B	A
193	C	C	C	C	D	B	A	ABC
194	C	C	C	B	D	B	A	ABC
195	C	C	B	B	C	B	B	B
196	C	C	B	B	C	B	B	B
197	C	C	B	C	C	B	B	B
198	C	C	B	C	C	B	B	B
199	C	C	B	C	C	B	B	B

Relación entre la estructura del fruto de *Stemmadenia donnell – smithii* (Apocynaceae) y los posibles dispersores de sus semillas

Lucía López

Coordinadores: Johel Chaves y Ana Pereira

Más del 80% de árboles y arbustos en los bosques húmedos tropicales producen frutos que son consumidos y dispersados por animales (Janzen 1978 citado en Araujo *et al* 1998). La dispersión de semillas provee una variedad de beneficios para las plantas. Estas plantas brindan a los agentes dispersores un pago por tal servicio como lugar de refugio, construcción de nidos y en muchos caso el alimento. Así, proveen suficientes frutos para mantener poblaciones de diferentes animales frugívoros, tal es el caso de algunos grupos de aves. Estableciéndose por tanto, relaciones entre animales consumidores y plantas (Levey *et al* 1994).

Dentro de la amplia variedad de hábitos alimentarios existentes en las aves en Costa Rica, algunas aves se especializan en un determinado tipo de alimento, en vez de aprovecharlos únicamente de forma oportunista (Stiles y Skutch 1995). Por lo tanto, hay especies de aves frugívoras que se alimentan de frutos grandes y nutritivos por un lado, o frutos verdes; o aquellas que se especializan en alcanzar los frutos desde perchas o al vuelo; algunas incluso comen bayas enteras, mientras otros se alimentan de un tejido especial de alimento, poco conocido, pero común y abundante, el arilo. Por otra parte, existen aves que tienen picos fuertes y ganchudos capaces de moler semillas pequeñas y que usan como alimento (Stiles y Skutch 1995). De los casos anteriores, solo en el último las aves tienden a ser destructoras de las semillas, por lo que cuando hay depredación de las semillas no existe dispersión de estas (Levey *et al* 1994).

Por tanto, algunos frutos que son accesibles a algún tipo de aves, puede que no lo sean para otro tipo de aves (Levey *et al* 1994). *Stemmadenia donnell – smithii* es un árbol de hojas grandes que presenta un tipo de fruto terminal, que se abre por la parte de abajo, dejando expuesta una masa fuertemente apiñada de arilos carnosos que envuelven las semillas. La rajadura del fruto alcanza 10 cm, pero cuando esta mide únicamente 1 a 2 cm, las semillas y los arilos ya han sido completamente removidos (Foster y McDiarmid 1983). De modo que se cree que su uso tiende a estar limitado a ciertas especies de aves con ciertas características (McDiarmid *et al* 1977 citado en Foster y McDiarmid 1983). Entre estas características, Foster y McDiarmid (1983), mencionan que estos frutos están diseñados para aves que presenten picos relativamente largos y angostos, o bien aquellas aves que se alimentan al vuelo o aves que tengan cabezas pequeñas que puedan introducir dentro del fruto.

De esta manera el objetivo de este trabajo es determinar si el tipo de estructura del fruto de *Stemmadenia donnell – smithii* excluye a aquellas aves que son malas dispersoras de sus semillas, así como a las aves depredadoras de éstas. Lo anterior, ya que por medio de un estudio realizado por McDiarmid *et al* (1977), se sabe que a *Stemmadenia donnell – smithii* llegan una variedad de aves. Se cita que se han observado 22 especies de aves usando estos frutos en Guanacaste.

Métodos

El estudio se realizó los días 20, 21 y 22 de Enero del 2000, en el sector El Naranjal del Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Costa Rica. Para poder determinar los potenciales visitantes de *Stemmadenia donnell – smithii* se hizo un conteo de frutos en un área de 2000 m², a aproximadamente 1 Km del árbol de interés. Lo anterior, se realizó con el fin de seleccionar un árbol control que tuviera la suficiente cantidad de frutos, donde llegarán las especies de aves frugívoras presentes en el área, que también podrían llegar a *Stemmadenia donnell – smithii*. En el caso de *Stemmadenia donnell – smithii*, no se contó el número de frutos, sino el número de semillas ariladas por fruto.

Durante los dos primeros días se hizo observaciones tanto en el árbol control como en *Stemmadenia donnell – smithii*. Se realizaron conteos por períodos de 15 minutos, desde las 6:20 a las 8:20 de la mañana, anotando para cada árbol la especie visitante y el número de individuos por especie.

Por otra parte, para determinar si las aves visitantes eran potencialmente buenas dispersoras, durante el segundo día se vio el éxito o fracaso de las especies de aves al tratar de alimentarse de los frutos, tanto del árbol control como de *Stemmadenia donnell – smithii*. Para esto se cuantificó cuantas veces llegaban las aves al árbol y cuantas de estas veces conseguían alimentarse. Además, se vio cuanto tiempo permanecían en los árboles, con el fin de determinar la tasa de visitas, esto por períodos de 15 minutos.

Por último, se quiso observar si las especies que llegaban al árbol control eran capaces de sacar semillas ariladas de las cápsulas de *Stemmadenia donnell – smithii*. Para verificar esto, se movieron algunos de los frutos de esta especie al árbol control. Los frutos se colocaron en un lugar visible donde las especies de aves visitantes del árbol control pudieran

tener acceso a estos. Así, se hicieron observaciones desde las 6:30 a las 8:30 de la mañana, con el fin de determinar cuales aves se veían atraídas a los frutos.

Para determinar si las aves son potencialmente buenas dispersoras se determinó si existía diferencia en el éxito de la captura de los frutos para *Stemmadenia donnell – smithii* y el árbol control por parte de éstas, para esto se utilizó una U de Mann-Whitney. Para la prueba anterior, se utilizaron los datos del número de intentos en los que las aves pudieron conseguir el fruto contra el número de intentos en donde no se logró, esto en los intervalos de 15 minutos. Con estos datos, también se realizó una prueba Chi-cuadrado para determinar diferencias en la tasa de remoción de frutos o semillas ariladas. Por otra parte, se realizó una prueba G^2 con el fin de establecer si las visitas de las aves a *Stemmadenia donnell – smithii* se mantienen constantes, utilizando el número de visitas cada 15 minutos.

Resultados

Mediante el conteo de frutos en la parcela para la cuantificación de recursos se seleccionó como árbol control a *Ficus sp*, con aproximadamente 4000 frutos. Para el árbol de *Stemmadenia sp* el número de semillas ariladas por fruto estuvo entre 145 y 170. Encontramos que 21 especies de aves frugívoras visitaron el árbol control (Cuadro 1). Mientras, que al de *Stemmadenia donnell – smithii* llegó solo una especie, *Mionectes oleagineus*.

Las diferentes especies de aves frugívoras que llegaron al *Ficus sp* tuvieron un 83% de éxito ($X = 0.833$, $ES = 0.250$), con un promedio de estadía de 1.6 ± 1.2 minutos. Por el contrario, *Mionectes oleagineus*, tiene un éxito de captura de las semillas ariladas relativamente bajo, 27% ($X = 0.269$, $ES = 0.340$), y con un promedio de estadía de 2.7 ± 1.2 minutos. El éxito de forrajeo, podría decirse que tiende a ser más bajo para *Stemmadenia donnell – smithii* que para el *Ficus sp* ($U = 16.5$, $p = 0.001$) aunque, todas las semillas de *Stemmadenia donnell – smithii* fueron removidas del fruto por *Mionectes oleagineus*. La tasa de remoción de frutos para el *Ficus sp* es más alta que la tasa de remoción de las semillas ariladas de *Stemmadenia donnell – smithii* ($X^2 = 8.83$, $gl = 1$, $p = 0.003$, Cuadro 2). La tasa de visitas de *Mionectes oleagineus* a *Stemmadenia donnell – smithii* se mantiene constante (Fig.1). Esto tanto para el primer día ($G = 6.46$, $gl = 7$, $p = 0.487$), donde *Mionectes oleagineus* no encontró frutos abiertos, como para el segundo día ($G = 9.80$, $gl = 10$, $p = 0.458$), donde si había frutos abiertos.

Por otra parte, al mover los frutos de *Stemmadenia donnell – smithii* hacia el *Ficus sp* ninguna de las aves que llegaron al árbol control se sintieron atraídos hacia a los frutos de del primero.

Discusión

De acuerdo a los resultados que se obtuvieron, se nota en este caso, que la estructura del fruto de *Stemmadenia donnell – smithii* si excluye a cierto tipo de aves. Por tanto, se podría mencionar que efectivamente estos frutos están diseñados para aves con características especiales como las citadas inicialmente, picos relativamente largos y angostos, o bien aquellas aves que se alimentan al vuelo o aves que tengan cabezas pequeñas que puedan introducir dentro del fruto (Foster y McDiarmid 1983). *Mionectes oleagineus* es una especie que se alimenta de insectos, bayas y semillas ariladas mediante salidas cortas y vuelos estacionarios (Stiles y Skutch 1995). Estas características, además de ser un pájaro relativamente pequeño, hacen más fácil su llegada hasta las semillas ariladas, no siendo así para otras aves de mayor tamaño.

Por otra parte, McDiarmid *et al* (1977 en Foster y McDiarmid 1983), aseguran que debido al alto contenido nutritivo del arilo, que envuelve las semillas, se espera que llegue gran cantidad de aves frugívoras a *Stemmadenia donnell – smithii*. Sin embargo, en los resultados obtenidos se observa que a este árbol solo llega una especie de ave, a pesar de que al *Ficus sp* llegaron 21 especies. Esto puede estar relacionado con la selección de frutos, la cual esta influenciada por varios aspectos. Entre los principales aspectos tenemos el tamaño del fruto y semillas, la concentración de azúcar, el contenido calórico, la distancia a otros árboles con alta disponibilidad de frutos y los costos y beneficios asociados con cada tipo de fruto (Levey *et al* 1994). Así, a pesar de que se espera que por el contenido nutricional del arilo, los frutos de *Stemmadenia donnell – smithii* sean seleccionados por las aves esto no ocurre. Esto puede estar influenciado por el número de semillas disponibles, ya que árbol de *Stemmadenia* durante el periodo de estudio, solo presentó una cápsula abierta por día. Lo anterior indica que para algunas aves él buscarlo implica un mayor costo, ya que en las cercanías hay árboles de *Ficus sp* con una gran abundancia de frutos y de fácil acceso. Lo anterior, concuerda con lo mencionado por Levey *et al* (1994), que cita que aquellos frutos que son abundantes, fáciles de detectar y de fácil acceso son mayormente visitados.

Un costo adicional al de búsqueda, es el costo producido por los intentos fallidos ocurridos durante la extracción de la parte alimenticia del fruto. En el *Ficus sp* la colecta de frutos es muy alta debido a que se encuentran más expuestos. Al contrario, *Mionectes oleagineus* tiene que realizar más intentos para poder conseguir las semillas ariladas. A pesar de esto, esta ave mantiene una especie de fidelidad al árbol, lo cual se refleja en el hecho de que el primer día aunque no encontraron una cápsula abierta, siempre mantuvieron la tasa de visitas constante (Fig.1). Lo anterior, también sugiere que efectivamente el tipo de estructura de *Stemmadenia donnell – smithii* excluye a los malos dispersores. Una de las

posibilidades de que *Mionectes oleagineus*, mantenga su tasa de visitas constante es que este se encuentra en período de anidación (Stiles y Skutch 1995), y al ser el arilo altamente nutritivo les ayuda a su preparación.

Tanto la tasa de visitas constante, como el tiempo relativamente corto de estadía en el árbol reflejan que *Mionectes oleagineus* es un buen posible dispersor. Esto porque se mantiene yendo y viniendo al árbol, lo cual indica que come y va ha regurgitar a otro sitio, donde deposita las semillas.

Por último, el que las aves no se hallan sentido atraídas a los frutos de *Stemmadenia donnell – smithii* cuando se colocaron en el *Ficus sp.*, pudo deberse a la posición. Es decir, la altura a la que se pusieron pudo no ser la adecuada para que fueran observados por las otras aves. Esta parte del trabajo hubiera permitido comprobar cuales aves eran potencialmente buenas dispersoras, al determinar si otras especies de aves al tratar de sacar las semillas no lo logran o tienen poco éxito.

Con respecto al estudio realizado en Guanacaste y la diferencia en el actual, puede mencionarse que la abundancia tanto de árboles como de frutos de *Stemmadenia donnell – smithii* puede haber sido mayor en Guanacaste durante el período de estudio. Además, el tipo de bosque de estas áreas es diferente, en Golfito el bosque húmedo mantiene una constancia en la producción de variados frutos. Mientras, en Guanacaste la época seca limita más la producción de frutos. Es decir, que en el momento de producción de frutos de *Stemmadenia donnell – smithii* y si no hay mucha producción de otros, se esperaría que este árbol sea altamente visitado por aves oportunistas. Esto es lo que mencionan McDiarmid *et al* (1977 citado en Foster y McDiarmid 1983), es decir, que las 22 especies de aves que llegaron a *Stemmadenia donnell – smithii* son oportunistas que se ven atraídas por sus frutos.

Bibliografía

- Araujo, Y., D. Bonilla, E. Dalmau, E. García, M. Moreta, Y. Nava, R. Rodríguez y S. Swales. 1998. Análisis de la Dinámica de la Fauna de Aves y Murciélagos para la Evaluación de las Interrelaciones entre Dos Tipos de Ecosistemas. En: M. E. Swishe y J.M. Mora (Eds.) Memorias del Curso de Agroecología. OET. San José, C. R. Pp. 35-42.
- Foster, M.S. y R.W. McDiarmid. 1983. *Stemmadenia donnell – smithii*. En: D.H. Janzen (Ed.). Costa Rica Natural History. The University of Chicago Press. EEUU. Pp. 328-329.
- Levey, D.J., T.C. Moermond y J.S. Denslow. 1994. Frugivory: An Overview. En: L.A. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (Eds.). La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press. EEUU. Pp. 282-294.
- McDiarmid, R.W., R.E. Ricklefs y M.S. Foster. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica*. 9: 9-25.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 1995. Guía de Aves de Costa Rica. L. Roselli (Trad.). INBio. Heredia, C. R. 580 p.

CUADRO 1: Especie de aves y número de individuos que visitaron *Ficus sp* en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, 2000

Especie	Número de individuos
<i>Elaenia flavogaster</i>	2
<i>Euphonia laniirostris</i>	5
<i>Legatus leucophaeus</i>	8
<i>Leptotila cassini</i>	1
<i>Megarhynchus pitangua</i>	1
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	2
<i>Myiozetetes granadensis</i>	6
<i>Myiozetetes similis</i>	3
<i>Pitangus sulphuratus</i>	1
<i>Ramphastos swainsonii</i>	14
<i>Ramphocelus passerinii</i>	15
<i>Saltator maximus</i>	2
<i>Tangara larvata</i>	4
<i>Thraupis episcopus</i>	4
<i>Thraupis palmarum</i>	2
<i>Tityra inquisitor</i>	1
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	1
<i>Turdus assimilis</i>	37
<i>Turdus grayi</i>	16
<i>Tyrannus melancholicus</i>	4
<i>Vireo flavoviridis</i>	1

CUADRO 2: Tasa de visitación y tasa de remoción de frutos para *Ficus sp* y semillas ariladas para *Stemmadenia donnell – smithii*, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, 2000

Visitas	<i>Ficus</i>	<i>Stemmadenia</i>
Número de visitas con remoción	17	17
Número de visitas totales	23	77
Total	40	94

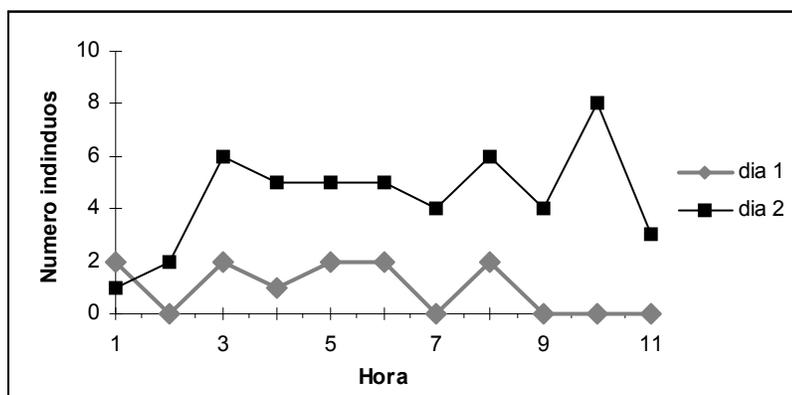


FIG. 1: Número de individuos de *Mionectes oleagineus*, por períodos de quince minutos que visitaron *Stemmadenia donnell – smithii* según el día, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, 2000

ANEXO 1: Plantas encontradas con fruto en un área total de 2000 m² en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, 2000

Especie	Número de frutos	Diámetro del fruto (cm)
<i>Iriartea deltoidea</i>	300	2
<i>Melastomataceae</i>	250	0.4
Palma 1	12	0.5
Palma 2	8	0.5
Palma 3	500	0.5
<i>Compsoeura sprucei</i>	10	1
<i>Heisteria sp</i>	1	0.5
<i>Ficus sp</i>	4000	0.5

ANEXO 2: Número de individuos y especies según día y hora, visitantes de *Stemmadenia donnell-smithii* y *Ficus sp*, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, 2000

Hora	Código hora	Número de individuos		Número de especies		Día
		<i>Ficus</i>	<i>Stemmadenia</i>	<i>Ficus</i>	<i>Stemmadenia</i>	
6:20-6:35	1	6	2	3	1	1
6:35-6:50	2	11	0	4	0	1
6:50-7:05	3	9	2	4	1	1
7:05-7:20	4	3	1	3	1	1
7:20-7:35	5	5	2	2	1	1
7:35-7:50	6	14	2	5	1	1
7:50-8:05	7	9	0	3	0	1
8:05-8:20	8	9	2	3	1	1
6:15-6:30	1	0	1	0	1	2
6:30-6:45	2	14	2	8	1	2
6:45-7:00	3	12	6	5	1	2
7:00-7:15	4	6	5	4	1	2
7:15-7:30	5	9	5	8	1	2
7:30-7:45	6	7	5	6	1	2
7:45-8:00	7	4	4	3	1	2
8:00-8:15	8	3	6	1	1	2
8:15-8:30	9	0	4	0	1	2
8:30-8:45	10	0	8	0	1	2
8:45-9:00	11	0	3	0	1	2

ANEXO 3: Intentos en la captura de los frutos de *Stemmadenia donnell – smithii* y *Ficus sp*, según especie de ave visitante y duración de la visita, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, 2000

Especie	Arbol	Minutos	Fracasos	Exitos	Regurgitan
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	3	0	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	4	0	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	5	9	2	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	4	7	2	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	3	0	3	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	1	3	1
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	1	1	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	1	0	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	1	0	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	3	5	1	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	4	11	1	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	3	0	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	5	3	1	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	5	1	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	1	0	1	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	3	3	0	0
<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Stemmadenia</i>	2	3	1	0
<i>Turdus assimilis</i>	<i>Ficus</i>	3	4	4	0
<i>Turdus grayi</i>	<i>Ficus</i>	0.6	0	2	0
<i>Myiozetetes similis</i>	<i>Ficus</i>	3	0	3	0
<i>Tyrannus melancholicus</i>	<i>Ficus</i>	1	0	1	0
<i>Turdus grayi</i>	<i>Ficus</i>	3	0	0	0
<i>Turdus assimilis</i>	<i>Ficus</i>	1.5	1	1	0
<i>Ramphocelus passerinii</i>	<i>Ficus</i>	3	0	3	0
<i>Myiozetetes similis</i>	<i>Ficus</i>	1	0	1	0
<i>Ramphocelus passerinii</i>	<i>Ficus</i>	0.18	0	0	0
<i>Turdus assimilis</i>	<i>Ficus</i>	0.35	0	1	0
<i>Tyrannus melancholicus</i>	<i>Ficus</i>	1	1	1	0

Preferencia de percha por *Archisepsis* y *Microsepsis* (Diptera: Sepsidae)

Luis Andrés Loría

Coordinador: William Eberhard

Cadáveres y desechos de animales son recursos ricos en nutrimentos que prácticamente llueven en todos los hábitats del mundo, pero los patrones de entrada y consumo, y cuales animales son los agentes varían enormemente según el hábitat y la latitud. El número y la diversidad de la fauna que llega al estiércol tienden a ser mayor en el trópico, por ejemplo en Costa Rica en una boñiga se pueden encontrar más de una docena de especies de moscas (Janzen 1991).

Algunas de estas se encuentran dentro de la familia Sepsidae, que incluye moscas de tamaño pequeño bien representadas en todas las regiones zoogeográficas del mundo (Silva 1997; Steyskal 1987), y aparentemente juegan un papel biológicamente importante como descomponedores de excremento animal (Zuska 1996).

Poco se conoce de la biología de los miembros neotropicales de esta familia. Las larvas de Sepsidae son coprófagas o más raramente saprófagas y los adultos se alimentan de néctar, pero algunos visitan excrementos para satisfacer sus requerimientos de proteína, agua y minerales, y además para aparearse (Silva 1997; Borror et al. 1992).

Los objetivos del trabajo son, determinar si hay preferencia de percha por *Archisepsis* y *Microsepsis* (Diptera: Sepsidae) según el tamaño de la hoja y si la preferencia del tamaño se debe a un aumento proporcional en el área de la hoja; determinar si hay preferencia de percha por algún ángulo o alguna distancia de la hoja respecto a la plasta. Además se trató de precisar si la posición de una hoja a favor de viento favorecía la percha de las moscas en ella.

Métodos

El estudio se realizó el 9 de enero del 2000, en el sitio conocido como El Naranjal en Golfito, provincia de Puntarenas.

Para el trabajo se colectó estiércol fresca el día anterior. Esta fue depositada en una bolsa en la que se trasladó hasta el lugar de estudio, ahí se distribuyó en cantidades similares para cada tratamiento, donde se mantuvo fresca moviendo la capa superficial.

Se trataba de demostrar la preferencia de percha utilizando hojas fabricadas con cartulina (el "haz" era blanco y el "envés" de color), que se colocaron a una altura de 15 cm aproximadamente, con una varilla de alambre y sostenidas por una prensa.

Cada estudiante se hizo cargo de tres plastas, colocadas en un círculo de 2 metros de diámetro aproximadamente y a unos 15 metros de distancia uno del otro (fig.1). En uno se colocó hojas de diferente tamaño (25cm², 100cm² y 400cm²), rotándolas cada vez que se hacía la observación, para que todas ocuparan el mismo sitio, evitando que algún otro factor influyera en cual de ellas se posaba la mosca. En otro círculo se colocaron hojas a diferentes ángulos respecto a un plano horizontal sobre la plasta (315°, 80°, 45° y 0°), las que también se rotaban; y en el otro círculo se colocaron tres hojas del mismo tamaño y en la misma dirección, una a 0 centímetros, otra a 20centímetros y la otra a 40 centímetros de la plasta, estas se movieron alrededor de la plasta, manteniendo las distancias.

Resultados

Hay preferencia de percha por las hojas más grandes, tanto en *Archisepsis* ($\chi^2 = 8.98$, gl = 2, $p < 0.05$) como en *Microsepsis* ($G = 8.93$, gl = 2, $p < 0.05$), sin encontrarse diferencias entre ambos géneros ($G = 3.498$, gl = 2, $p > 0.174$). Además se observa que esta preferencia se mantiene conforme se aumenta proporcionalmente el tamaño de la hoja: en *Archisepsis* ($\chi^2 = 28.35$, gl = 2, $p < 0.05$) y en *Microsepsis* ($\chi^2 = 315$, gl = 2, $p < 0.05$).

Para *Microsepsis* se observó que prefieren la posición de la hoja en un ángulo de 315° ($\chi^2 = 33.16$, gl = 3, $p < 0.001$). Las moscas del género *Archisepsis* también prefieren las hojas a 315°, aunque más significativamente ($\chi^2 = 319.55$, gl = 3, $p < 0.001$). Entre los dos géneros no hay diferencias en cuanto a escogencia de las hojas de acuerdo al ángulo de inclinación ($\chi^2 = 0.00$, gl = 3, $p = 1.00$).

Al comparar las preferencias de percha según la distancia de la hoja respecto a la plasta se obtuvo que en *Archisepsis* prefiere las hojas ubicadas a 0 centímetros ($\chi^2 = 7.95$, gl = 2, $p < 0.05$), mientras *Microsepsis* las que están a 20 centímetros ($G = 14.72$, gl = 2, $p < 0.05$); además se observó que dichas preferencias muestran diferencias significativas entre ambos géneros ($G = 14.068$, gl = 2, $p = 0.001$).

En los sitios donde se analizó el efecto que pudiera tener el viento sobre el comportamiento de las moscas, se obtuvo lo siguiente:

Tratamiento	Hoja	χ^2	gl	p
Area	400cm ²	0.533	1	>0.05
Area	100cm ²	6.650	1	<0.05
Area	25cm ²	G= 2.220	1	>0.05
Angulo	315°	2.650	1	<0.05
Angulo	80°	14.100	1	<0.05
Angulo	0°	G= 2.833	1	<0.05
Angulo	-45°	G= 5.421	1	<0.05

Discusión

Ambos géneros escogieron las hojas más grandes probablemente porque estas presentaban una mayor superficie, lo que minimiza la sorpresa del ataque de un depredador que pudiera estar en la hoja, además por haber más individuos en la misma hoja se disminuye la posibilidad de ser presa y da mayor oportunidad para la reproducción.

El escoger hojas con un ángulo de 315° puede darse porque es en esta posición en la que las moscas quedan directamente frente a la plasta, lo que da una mayor visibilidad de lo que pasa sobre ella y así estar atento, tanto por un depredador como por una oportunidad de reproducción. En relación con la preferencia de percha, respecto a la distancia de la plasta, es probable que *Archiseopsis* prefiera la posición a 0 centímetros, porque estar cerca de la plasta le puede asegurar un mayor éxito reproductivo, la situación que se presentó para *Microseopsis* pudo ser resultado de que fueron observadas muy pocos individuos durante el estudio y que talvés no sea ese el comportamiento normal de dichas moscas.

En la mayoría de los casos se obtuvo que el viento tenía un efecto sobre la cantidad de moscas que estaban sobre las hojas, y en los que fue así los datos muestran preferencia por aquellas hojas que están en contra de la corriente de viento, que no era lo esperado, esto se puede explicar porque como en todos los casos analizados la hoja estaba directamente sobre la plasta, el efecto del viento sobre la escogencia de percha era mínimo y era más bien la posición o el tamaño los que determinaban la cantidad de moscas.

Bibliografía

- Borror, D.J., Triplehorn, C.A. y Jonson, N.J. 1992. An introduction to the study of insects. 6ed. Harcourt Brace College Publisher. U.S.A.
- Janzen, D.H. 1991. Insectos. Historia Natural de Costa Rica. EUCR 1ed.
- Silva, V.C. 1997. Sepsidae. In: Solis, A. (ed.) Las familias de insectos de Costa Rica. INBio. <http://www.inbio.ac.cr / papers /insectoscr/Texto639.html>
- Steyskal, G.C. 1987. Sepsidae. In: McAlpine, J.F. (ed.) Manual of Nearctic Diptera. Vol 2. Agriculture Canadá. Canadá.
- Zusca, J. 1996. Family Sepsidae. Australian/Oceanian Diptera Catalog – Web Version.

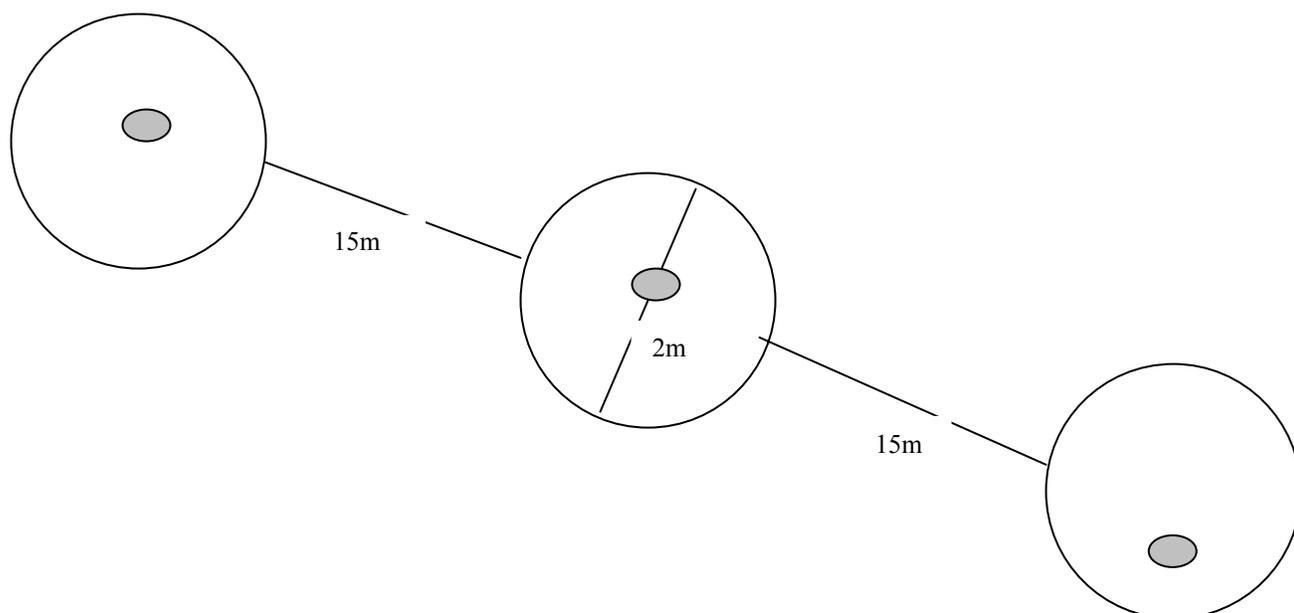


Figura 1. Ubicación de las plastas que controlaba cada estudiante en El Naranjal en Golfito, provincia de Puntarenas.

Apéndice 1: Datos Crudos. ESTUD = Estudiante, TRAT = Tratamiento, DIST = Distancia, ANGUL = Angulo VARI = Variación.

ESTUD	TRAT	VARI	GENERO	HORA	VIENTO	N
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:40	FAVOR	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:00	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:20	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:35	FAVOR	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:45	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:54	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:01	FAVOR	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:09	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:20	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:28	FAVOR	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:33	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:40	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:48	FAVOR	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:54	CONTRA	1
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:00	CONTRA	0
ANDRES	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:06	FAVOR	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:40	FAVOR	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:52	CONTRA	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:08	CONTRA	1
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:16	FAVOR	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:30	CANTRA	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:58	CONTRA	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:10	FAVOR	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:35	CANTRA	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:53	CONTRA	0
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:07	FAVOR	1
EDUARDO	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:17	CANTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:10	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:25	FAVOR	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:35	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:50	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:05	FAVOR	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:20	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:35	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:50	FAVOR	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:00	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:10	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:25	FAVOR	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:40	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:50	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:05	FAVOR	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:15	CONTRA	0
LUCIA	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:25	CONTRA	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:30	CONTRA	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:48	CONTRA	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:05	FAVOR	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:25	CONTRA	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:35	CONTRA	1
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:02	FAVOR	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:25	CONTRA	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:56	CONTRA	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:12	FAVOR	0
JULISSA	AREA	25 cm2	Archiseptis	12:20	CONTRA	0
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	09:30	CONTRA	0
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:00	FAVOR	0
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:17	CONTRA	1
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:25	CONTRA	0
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	10:36	NO	0
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:00	NO	0
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:18	NO	0
LAURA	AREA	25 cm2	Archiseptis	11:35	NO	0

EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	09:40 CONTRA	0	EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	12:07 CONTRA	2
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	09:52 FAVOR	0	EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	12:17 CONTRA	3
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	10:08 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	09:10 CONTRA	1
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	10:16 CONTRA	1	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	09:25 CONTRA	1
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	10:30 FAVOR	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	09:35 FAVOR	1
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	10:58 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	09:50 CONTRA	1
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	11:10 CONTRA	1	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:05 CONTRA	3
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	11:35 FAVOR	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:20 FAVOR	3
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	11:53 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:35 CONTRA	8
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	12:07 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:50 CONTRA	9
EDUARDO AREA	100 cm2 Microsepsis	12:17 FAVOR	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:00 FAVOR	2
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	09:10 FAVOR	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:10 CONTRA	11
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	09:25 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:25 CONTRA	5
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	09:35 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:40 FAVOR	1
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	09:50 FAVOR	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:50 CONTRA	16
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:05 CONTRA	1	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	12:05 CONTRA	6
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:20 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	12:15 FAVOR	9
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:35 FAVOR	2	LUCIA AREA	400 cm2 Archisepsis	12:25 CONTRA	12
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:50 CONTRA	3	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	09:30 FAVOR	8
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:00 CONTRA	1	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	09:48 CONTRA	11
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:10 FAVOR	1	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:05 CONTRA	7
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:25 CONTRA	0	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:25 FAVOR	15
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:40 CONTRA	1	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:35 CONTRA	5
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:50 FAVOR	1	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:02 CONTRA	1
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	12:05 CONTRA	3	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:25 FAVOR	3
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	12:15 CONTRA	0	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:56 CONTRA	7
LUCIA AREA	100 cm2 Microsepsis	12:25 FAVOR	1	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	12:12 CONTRA	7
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	09:30 CONTRA	0	JULISSA AREA	400 cm2 Archisepsis	12:20 FAVOR	1
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	09:48 FAVOR	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	09:30 FAVOR	7
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:05 CONTRA	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:00 CONTRA	1
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:25 CONTRA	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:17 CONTRA	3
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:35 FAVOR	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:25 NO	3
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:02 CONTRA	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	10:36 NO	6
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:25 CONTRA	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:00 NO	8
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:56 FAVOR	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:18 NO	9
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	12:12 CONTRA	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:35 NO	17
JULISSA AREA	100 cm2 Microsepsis	12:20 CONTRA	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	11:50 NO	8
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	09:30 CONTRA	0	LAURA AREA	400 cm2 Archisepsis	12:00 NO	15
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:00 CONTRA	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	09:40 CONTRA	0
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:17 FAVOR	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	10:00 FAVOR	0
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:25 CONTRA	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	10:20 CONTRA	0
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	10:36 NO	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	10:35 CONTRA	0
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:00 NO	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	10:45 FAVOR	1
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:18 NO	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	10:54 CONTRA	0
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:35 NO	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:01 CONTRA	0
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	11:50 NO	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:09 FAVOR	0
LAURA AREA	100 cm2 Microsepsis	12:00 NO	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:20 CONTRA	1
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	09:40 CONTRA	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:28 CONTRA	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	10:00 FAVOR	3	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:33 FAVOR	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	10:20 CONTRA	2	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:40 CONTRA	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	10:35 CONTRA	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:48 CONTRA	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	10:45 FAVOR	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	11:54 FAVOR	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	10:54 CONTRA	4	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	12:00 CONTRA	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:01 CONTRA	0	ANDRES AREA	400 cm2 Microsepsis	12:06 CONTRA	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:09 FAVOR	3	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	09:40 CONTRA	2
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:20 CONTRA	3	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	09:52 CONTRA	1
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:28 CONTRA	3	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	10:08 FAVOR	1
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:33 FAVOR	1	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	10:16 CONTRA	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:40 CONTRA	4	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	10:30 CONTRA	3
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:48 CONTRA	2	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	10:58 FAVOR	3
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	11:54 FAVOR	1	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	11:10 CONTRA	0
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	12:00 CONTRA	0	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	11:35 CONTRA	1
ANDRES AREA	400 cm2 Archisepsis	12:06 CONTRA	1	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	11:53 FAVOR	0
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	09:40 CONTRA	5	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	12:07 CONTRA	0
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	09:52 CONTRA	5	EDUARDO AREA	400 cm2 Microsepsis	12:17 CONTRA	0
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	10:08 FAVOR	5	LUCIA AREA	400 cm2 Microsepsis	09:10 CONTRA	5
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	10:16 CONTRA	5	LUCIA AREA	400 cm2 Microsepsis	09:25 CONTRA	1
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	10:30 CONTRA	7	LUCIA AREA	400 cm2 Microsepsis	09:35 FAVOR	0
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	10:58 FAVOR	8	LUCIA AREA	400 cm2 Microsepsis	09:50 CONTRA	0
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	11:10 CONTRA	0	LUCIA AREA	400 cm2 Microsepsis	10:05 CONTRA	5
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	11:35 CONTRA	7	LUCIA AREA	400 cm2 Microsepsis	10:20 FAVOR	11
EDUARDO AREA	400 cm2 Archisepsis	11:53 FAVOR	4	LUCIA AREA	400 cm2 Microsepsis	10:35 CONTRA	5

EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	10:02 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	10:12 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	10:52 FAVOR	1
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	11:05 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	11:25 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	11:48 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	12:04 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 0°	Microsepsis	12:15 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	09:45 FAVOR	2
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	10:02 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	10:12 FAVOR	2
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	10:20 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	10:52 CONTRA	2
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	11:05 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	11:25 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	11:48 CONTRA	7
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	12:04 CONTRA	4
EDUARDO ANGUL 45°	Archisepsis	12:15 CONTRA	2
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	09:45 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	10:02 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	10:12 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	10:52 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	11:05 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	11:25 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	11:48 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	12:04 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 45°	Microsepsis	12:15 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	09:45 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	10:02 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	10:12 CONTRA	3
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	10:20 CONTRA	4
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	10:52 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	11:05 FAVOR	5
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	11:25 CONTRA	4
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	11:48 CONTRA	6
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	12:04 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 80°	Archisepsis	12:15 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	09:45 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	10:02 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	10:12 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	10:52 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	11:05 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	11:25 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	11:48 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	12:04 FAVOR	0
EDUARDO ANGUL 80°	Microsepsis	12:15 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	09:45 CONTRA	7
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	10:02 CONTRA	2
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	10:12 CONTRA	6
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	10:20 FAVOR	12
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	10:52 CONTRA	2
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	11:05 CONTRA	5
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	11:25 CONTRA	4
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	11:48 FAVOR	12
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	12:04 CONTRA	5
EDUARDO ANGUL 315°	Archisepsis	12:15 NO	6
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	09:45 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	10:02 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	10:12 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	10:20 FAVOR	3
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	10:52 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	11:05 CONTRA	2
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	11:25 CONTRA	0
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	11:48 FAVOR	1
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	12:04 CONTRA	1
EDUARDO ANGUL 315°	Microsepsis	12:15 NO	1
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	09:30 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	09:55 CONTRA	1
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	10:10 FAVOR	0

JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	10:20 CONTRA	1
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	10:28 CONTRA	5
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	10:37 CONTRA	17
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	10:50 NO	9
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	11:00 NO	6
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	11:07 NO	2
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	11:15 NO	1
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	11:30 NO	4
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	11:55 NO	2
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	12:10 NO	2
JULISSA ANGUL 0°	Archisepsis	12:18 NO	3
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	09:30 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	09:55 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	10:10 FAVOR	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	10:28 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	10:37 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	10:50 NO	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	11:00 NO	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	11:07 NO	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	11:15 NO	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	11:30 NO	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	11:55 NO	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	12:10 NO	0
JULISSA ANGUL 0°	Microsepsis	12:18 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	09:30 FAVOR	3
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	09:55 CONTRA	4
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	10:10 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	10:20 CONTRA	12
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	10:28 FAVOR	1
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	10:37 CONTRA	5
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	10:50 NO	12
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	11:00 NO	1
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	11:07 NO	9
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	11:15 NO	4
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	11:30 NO	11
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	11:55 NO	1
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	12:10 NO	11
JULISSA ANGUL 45°	Archisepsis	12:18 NO	6
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	09:30 FAVOR	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	09:55 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	10:10 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	10:28 FAVOR	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	10:37 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	10:50 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	11:00 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	11:07 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	11:15 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	11:30 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	11:55 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	12:10 NO	0
JULISSA ANGUL 45°	Microsepsis	12:18 NO	0
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	09:30 CONTRA	2
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	09:55 CONTRA	2
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	10:10 CONTRA	2
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	10:20 FAVOR	0
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	10:28 CONTRA	2
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	10:37 CONTRA	4
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	10:50 NO	9
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	11:00 NO	2
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	11:07 NO	0
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	11:15 NO	3
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	11:30 NO	3
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	11:55 NO	2
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	12:10 NO	3
JULISSA ANGUL 80°	Archisepsis	12:18 NO	2
JULISSA ANGUL 80°	Microsepsis	09:30 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 80°	Microsepsis	09:55 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 80°	Microsepsis	10:10 CONTRA	0
JULISSA ANGUL 80°	Microsepsis	10:20 FAVOR	0
JULISSA ANGUL 80°	Microsepsis	10:28 CONTRA	0

JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:37 CONTRA	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:50 NO	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:00 NO	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:07 NO	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:15 NO	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:30 NO	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:55 NO	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	12:10 NO	0
JULISSA	ANGUL 80°	Microsepsis	12:18 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	09:30 CONTRA	2
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	09:55 FAVOR	2
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:10 CONTRA	0
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:20 CONTRA	20
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:28 CONTRA	17
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:37 FAVOR	1
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:50 NO	2
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:00 NO	9
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:07 NO	7
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:15 NO	11
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:30 NO	12
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:55 NO	7
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	12:10 NO	40
JULISSA	ANGUL 315°	Archisepsis	12:18 NO	3
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	09:30 CONTRA	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	09:55 FAVOR	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:10 CONTRA	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:28 CONTRA	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:37 FAVOR	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:50 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:00 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:07 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:15 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:30 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:55 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	12:10 NO	0
JULISSA	ANGUL 315°	Microsepsis	12:18 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	09:40 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:03 NO	2
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:20 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:28 NO	1
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:45 NO	3
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:55 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:05 NO	3
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:26 NO	3
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:42 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:55 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	12:06 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Archisepsis	12:10 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	09:40 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:03 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:20 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:28 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:45 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:55 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:05 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:26 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:42 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:55 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	12:06 NO	0
LAURA	ANGUL 0°	Microsepsis	12:10 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	09:40 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:03 NO	3
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:20 NO	4
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:28 NO	5
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:45 NO	3
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:55 NO	1
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:05 NO	2
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:26 NO	1
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:42 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:55 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	12:06 NO	0

LAURA	ANGUL 45°	Archisepsis	12:10 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	09:40 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:03 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:20 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:28 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:45 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:55 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:05 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:26 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:42 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:55 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	12:06 NO	0
LAURA	ANGUL 45°	Microsepsis	12:10 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	09:40 NO	2
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:03 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:20 NO	1
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:28 NO	2
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:45 NO	3
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:55 NO	1
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:05 NO	1
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:26 NO	5
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:42 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:55 NO	1
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	12:06 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Archisepsis	12:10 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	09:40 NO	1
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:03 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:20 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:28 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:45 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:55 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:05 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:26 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:42 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:55 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	12:06 NO	0
LAURA	ANGUL 80°	Microsepsis	12:10 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	09:40 NO	13
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:03 NO	5
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:20 NO	4
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:28 NO	5
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:45 NO	8
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:55 NO	11
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:05 NO	9
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:26 NO	6
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:42 NO	6
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:55 NO	9
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	12:06 NO	6
LAURA	ANGUL 315°	Archisepsis	12:10 NO	2
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	09:40 NO	1
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:03 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:20 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:28 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:45 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:55 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:05 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:26 NO	0
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:42 NO	2
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:55 NO	1
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	12:06 NO	1
LAURA	ANGUL 315°	Microsepsis	12:10 NO	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	09:10 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	09:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	09:35 FAVOR	1
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	09:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:05 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:20 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:35 CONTRA	4
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	10:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:00 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:10 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:25 CONTRA	1

LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:40 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	11:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	12:05 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	12:15 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 0°	Archisepsis	12:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	09:10 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	09:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	09:35 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	09:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:05 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:20 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:35 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	10:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:00 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:10 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:40 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	11:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	12:05 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	12:15 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 0°	Microsepsis	12:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	09:10 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	09:25 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	09:35 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	09:50 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:05 FAVOR	1
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:20 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:35 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	10:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:00 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:10 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:25 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:40 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	11:50 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	12:05 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	12:15 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Archisepsis	12:25 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	09:10 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	09:25 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	09:35 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	09:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:05 FAVOR	1
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:35 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	10:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:00 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:10 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:40 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	11:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 45°	Microsepsis	12:05 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	09:10 FAVOR	1
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	09:25 CONTRA	3
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	09:35 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	09:50 FAVOR	1
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:05 CONTRA	5
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:20 CONTRA	5

LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:35 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	10:50 FAVOR	2
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:00 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:10 CONTRA	6
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:25 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:40 FAVOR	2
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	11:50 FAVOR	2
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	12:05 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	12:15 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 80°	Archisepsis	12:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	09:10 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	09:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	09:35 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	09:50 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:05 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:35 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	10:50 FAVOR	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:00 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:10 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:40 FAVOR	1
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	11:50 FAVOR	3
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	12:05 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	12:15 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 80°	Microsepsis	12:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	09:10 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	09:25 CONTRA	5
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	09:36 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	09:50 CONTRA	3
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:05 CONTRA	7
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:20 CONTRA	6
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:35 FAVOR	4
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	10:50 CONTRA	4
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:00 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:10 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:25 FAVOR	2
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:40 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	11:50 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	12:05 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	12:15 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Archisepsis	12:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	09:10 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	09:25 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	09:36 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	09:50 CONTRA	2
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:05 CONTRA	3
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:20 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:35 FAVOR	1
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	10:50 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:00 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:10 CONTRA	1
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:25 FAVOR	2
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:40 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	11:50 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	12:05 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	12:15 CONTRA	0
LUCIA	ANGUL 315°	Microsepsis	12:25 CONTRA	0

Factores abióticos que influyen en el comportamiento de dos chinches semiacuáticas, Guerridae y Veliidae

Robert Puschendorf

Coordinador: William Eberhard

Los Guerridos y los Veliidos son hemípteros semiacuáticos que presentan algunas adaptaciones las cuales les permiten deslizarse sobre el agua. Los Guerridos presentan una alteración en la posición de su garra tarsal con lo que evitan quebrar la superficie del agua (Bowden, 1978a). Además de esta adaptación los Veliidos tienen un tamaño muy pequeño, por lo que no cabe la posibilidad de romper la tensión superficial del agua. Esta capacidad les permite obtener, tanto presas como carroña que venga flotando con la corriente (Sih y Krupta, 1992).

De especies cercanas de América del Norte se sabe que estos insectos localizan a sus presas por medio de la vista y de los cambios en las ondas superficiales del agua provocadas por algún objeto flotando en ella (Jackson y Walls, 1997). La hembra casi siempre trata de evitar la cópula con el macho, levantándose sobre sus extremidades o saltando hacia atrás, lanzando en algunas ocasiones al macho bajo el agua. Este comportamiento se da, ya que a la hembra le sale muy costoso, desde un punto de vista energético cargar a un macho, además de que la probabilidad de ser depredados aumenta considerablemente (Sih et al, 1990). Estos insectos hemimetábolos ponen sus huevos bajo el agua; los cinco estados ninfales coexisten con los adultos en la superficie. (Fairbairn y Brassard, 1988). Una modificación presente en este grupo es la capacidad de caminar en tierra firme ha sido sacrificada por una coordinación neuromuscular eficiente para remar en la corriente (Bowden, 1978b).

En el presente trabajo se estudió, el efecto que tiene la velocidad de la corriente, tanto en los Guerridos como en los Veliidos, además del efecto que tienen los cambios en la intensidad de la luz en su comportamiento. Por último se relacionó la velocidad de la corriente con la probabilidad de obtener una partícula alimenticia en la quebrada.

Métodos

El estudio se llevó a cabo en la Quebrada la Cañaza el día 10 de enero del 2000. Se buscó una sección pequeña de la quebrada en la cual fueran fácil de observar dos especies, pertenecientes a dos familias diferentes de chinches acuáticas, Guerridae y Veliidae.

Se construyó una cuadrícula utilizando hilo de coser amarrado a estacas que se enterraban en el fondo de la quebrada. El tamaño de cada cuadrícula fue de 50 x 50 cm, numerándolas del 1 al 8 en dirección paralela a la corriente y de A a F en dirección perpendicular a la misma.

Para caracterizar la velocidad de la corriente de cada cuadrícula se utilizó un pedazo de estereofón amarrado a una caña de madera por medio de un hilo de aproximadamente 50 cm de largo. Se tomaron tres puntos en cada cuadrante, mitad, derecha e izquierda. En cada uno de esos puntos se realizaron tres mediciones. El estereofón amarrado a la caña se colocaba en cada uno de estos puntos y se soltaba, tomándose el tiempo que duraba en ir de un lado de la cuadrícula al otro. Mientras que una persona hacía esto, la otra tenía un dibujo a escala de la cuadrícula (5x5 cm) en el que registraba el recorrido del trozo de estereofón. Ya en el laboratorio, se tomaba un pedazo de hilo y se colocaba sobre el recorrido de cada uno de los cuadrantes, obteniendo así la distancia a escala y por consiguiente la real; con el tiempo registrado se obtenía la velocidad. En el caso de que el pedazo de estereofón fuera en contra de la corriente general del río se registraba como una velocidad negativa. Al final se promediaron todas las velocidades por cuadrícula y se obtuvo una sola, la cual fue utilizada como caracterización general de la misma. Estos datos fueron analizados utilizando la U de Mann-Whitney, dividiendo a los datos en dos grupos, aquellos encontrados en velocidades rápidas (superiores a los 10 cm/seg.) y aquellas que se encontraran a velocidades lentas (inferiores a los 10 cm/seg.).

Cada una de las 5 personas hicieron 3 conteos por cuadrícula, en el que se registraban el número de Veliidos y de Guerridos presente en el momento. Para el análisis los 15 conteos de cada cuadrícula fueron promediados por representar pseudoréplicas.

Posteriormente, y gracias a un cambio drástico en la nubosidad del lugar se realizó una rotación rápida en donde se tomaron los datos con los que se analizaron los cambios en la luminosidad. Cada uno de los integrantes pasó por el mayor número de cuadrículas posibles, registrando en una sola ocasión la cantidad de Guerridos y de Veliidos encontrados en cada cuadrícula, anotando en que estado se encontraba el clima en el momento, nublado o despejado. Al procesar los datos se tomaron solo en cuenta las cuadrículas en las que se pudo registrar al menos una vez el cambio de claro y oscuro,

posteriormente se promediaron los datos de las 5 personas. Los cambios en el número de individuos presentes a diferentes intensidades de luz fueron analizados mediante una prueba de Wilcoxon.

Para cuantificar la probabilidad de obtener alimento, se liberaron pedazos pequeños de estereofón río arriba y se registró por que cuadrante pasaba cada una de estas partículas, obteniendo finalmente así un número total de partículas por unidad de área. Para analizar estos datos se realizó una correlación de Pearson.

Resultados

El promedio de la velocidad en los cuadrantes fue de 9.94 cm/seg. (desv. est.= 10.956, N= 36) en donde se tuvieron velocidades tan bajas como 0.1 cm/seg. y otras tan altas como 32 cm/seg.

El efecto de la corriente fue muy marcado en los Veliidos, en donde se encontraron individuos a velocidades bajas y ningún individuo a velocidades altas (cuadro 1). En el caso de los Guerridos no se encontró una relación significativa entre la velocidad de la corriente y el número de individuos presentes.

Los cambio en la luminosidad afectan el comportamiento de los Veliidos, presentándose una disminución sustancial de individuos cuando la luz es directa. En los Guerridos este cambio en su comportamiento no es muy claro (cuadro 2).

Por otro lado la probabilidad de conseguir partículas alimenticias se relaciona de forma directa a la velocidad de la corriente, entre más velocidad, mayor es la probabilidad de encontrar alimento (figura 1).

Discusión

Los Veliidos son afectados por la velocidad de la corriente, debido a su pequeño tamaño. Es evidente que la no presencia de los mismos a velocidades superiores de los 10 cm/seg refleja esta limitante física ya que podrían ser arrastrados por la corriente si se adentraran en secciones más rápidas de la quebrada.

El tamaño mayor de los Guérridos (5-16 mm) es el factor que les permite localizarse en zonas de las quebradas en las que la corriente es mucho más rápida con velocidades de hasta 32 cm/seg. , aunque sea solo por algunos momentos. Fairbairn y Brassard (1988), mencionan que *Gerris remigis* evita corrientes superiores a los 10 cm/seg., lo cual no quita el hecho de que ocasionalmente pueda penetrar en aguas más rápidas.

La velocidad tiene un efecto claro en la distribución de las partículas alimenticias (figura 1). En el caso de los Guerridos esto no es ningún problema, ya que pueden manejar las velocidades altas en la corriente con mayor facilidad, pudiéndose adentrar en la parte con mayor velocidad de la poza sin mayor dificultad.

Los Veliidos, por su limitación de tamaño, se deberán mantener en la zona más lenta de la poza, en las que aún existe una probabilidad alta de que lleguen partículas después de que las corrientes se tranquilizan momentáneamente. Es muy probable de que por sus diferencias de tamaño, tanto los Guerridos como los Veliidos forrajeen utilizando partículas alimenticias de tamaños muy diferentes, por lo que no debería de existir mucha competencia entre las dos especies.

El hecho de que en el caso de los Guerridos la luz directa no afecte en forma significativa y a los Veliidos si, es difícil de explicar, debido a que se carecen de más observaciones que pudieran aclarar este fenómeno (Cuadro 2). Quizás la depredación podría estar influyendo en este comportamiento. Cuando la luminosidad fue directa se observó un incremento drástico en la actividad de los peces que capturaban cualquier partícula que pasara en la superficie y por la reflexión de la luz pudiera ser detectada. Es probable que durante este incremento en la luminosidad se podría estar presentando aumentando claro en la depredación de estos insectos.

Cooper (1984), describe como la depredación a los Guerridos en zonas templadas por peces tiende a ser baja, dado que pueden escapar al ataque, pero si llega a afectar su comportamiento, sobre todo con una tasa menor de cópula e intentos de las mismas. En el caso de los Veliidos esto si puede tener un efecto, estos poseen un tamaño mucho menor, y una velocidad más lenta, por lo que la probabilidad de ser presa fácil aumenta considerablemente y podría encontrarse ahí la razón de porqué se esconden, probablemente en tierra firme. El posible efecto de la luminosidad en la depredación de los Veliidos podría ser una posible continuación a este trabajo.

Bibliografía

- Bowden, E. 1978a. Walking and rowing in the water strider *Gerris remigis*. I. A cinematographic analysis of walking. *Journal of comparative Physiology*. 123: 43-49.
- Bowden, E. 1978b. Walking and rowing in the water strider *Gerris remigis*. II. Muscle activity associated with slow and rapid mesothoracic leg movement. *Journal of comparative Physiology*. 123:51-57.
- Cooper, S.D. 1984. The effect of trout on water striders in stream pools. *Oecologia* 63:376-379.
- Fairbairn, D.J.; Brassard, J. 1988. Dispersion and spatial orientation of *Gerris remigis* in response to water current: comparison of pre- and post-diapause adults. *Physiological Entomology* 12: 153-164.

- Jackson, R; Walls, E. 1997. Predatory and scavenging behaviour of *Microvelia macgregori* (Hemiptera: Veliidae), a water-surface bug from New Zeland.
- Sih, A; Kruppta J.J.; Travers, S.E. 1990. An experimental study on the effects of predation risk, and feeding regime on the mating behavior of th water strider, *Gerris remigis*. Am Nat 135:284-290.
- Sih, A; Kruppta, J.J. 1992. Predation risk, food deprivation and non-random mating by size in the stream strider, *Aquarius remigis*. Behav Ecol Sociobiol 21: 51-56.

Cuadro 1. Mínimo, máximo, mediana, promedio, y desviación estándar en el cambio de individuos a diferentes velocidades de corriente (rápido > 10cm/seg, lenta < 10 cm/seg), analizado con la U de Mann-Whitney.

	Veliidos lento	Veliidos rápido	Guerridos lento	Guerridos rápido
N	22	14	22	14
Mínimo	0.000	0.000	0.000	0.000
Máximo	4.733	0.000	1.800	1.200
Mediana	0.800	0.000	0.258	0.000
Promedio	1.179	0.000	0.505	0.229
Desv. est.	1.338	0.000	0.560	0.380
	U= 4.5, P= 0.000		U= 156.5, P= 0.728	

Cuadro 2. Mínimo, máximo, mediana, promedio, y desviación estándar en el cambio de individuos a diferentes luminosidades, utilizando la prueba de Wilcoxon.

	Veliido oscuro	Veliido claro	Guerridos oscuro	Guerridos claro
N	16	16	16	16
Mínimo	0.000	0.000	0.000	0.000
Máximo	4.300	3.000	1.600	2.000
Mediana	2.000	1.250	0.300	0.400
Promedio	2.056	1.141	0.341	0.606
Desv. est.	1.420	0.893	0.417	0.708
n1= Oscuro>Claro	12	0	8	0
n2= Oscuro<Claro	0	3	0	3
	Z= -2.789, p= 0.005		Z= -1.694, p= 0.090	

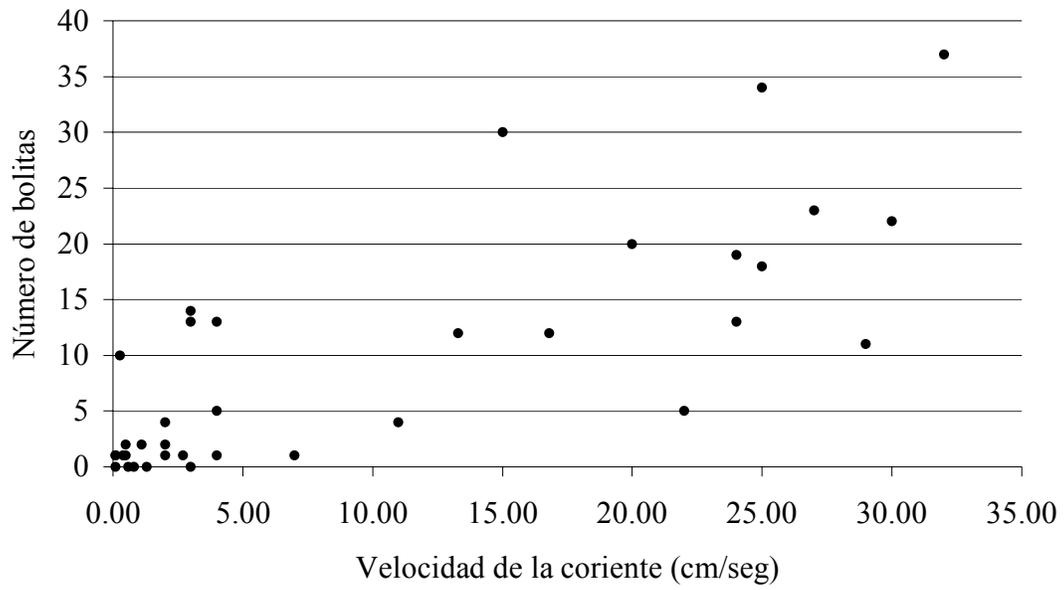


Figura 1. Relación entre el número de bolitas de estereofón y la velocidad de la corriente (Pearson= 0.782, gl=1, p=0.000).

Anexo 1. Número de Guerridos y de Veliidos presentes en diferentes cuadrantes con sus velocidades y el número de bolitas que pasaron por los mismos.

Cuadrante	Velocidad	Gerridos	Vélidos	# de bolitas
A7	0,10	0,000	1,867	1
A8	2,70	0,200	2,667	1
B1	1,10	0,000	1,400	2
B2	0,50	0,733	1,400	2
B3	1,30	0,267	4,733	0
B4	0,40	0,533	3,733	1
B5	7,00	0,200	1,067	1
B6	0,10	0,200	0,067	1
B7	0,10	0,133	0,000	0
B8	4,00	0,200	0,000	1
C1	2,00	0,067	0,867	1
C2	2,00	0,867	2,467	2
C3	2,00	1,400	1,867	4
C4	0,50	1,200	2,267	1
C5	0,60	1,733	0,000	0
C6	0,80	0,667	0,067	0
C7	3,00	0,000	0,267	0
C8	4,00	0,000	0,000	5
D1	4,00	0,333	0,267	13
D2	3,00	0,333	0,733	14
D3	3,00	1,800	0,133	13
D4	24,00	1,200	0,000	19
D5	27,00	0,533	0,000	23
D6	15,00	0,067	0,000	30
D7	25,00	0,133	0,000	34
D8	32,00	0,000	0,000	37
E1	29,00	0,800	0,000	11
E2	13,30	0,467	0,000	12
E3	20,00	0,000	0,000	20
E4	30,00	0,000	0,000	22
E5	25,00	0,000	0,000	18
E6	24,00	0,000	0,000	13
E7	22,00	0,000	0,000	5
E8	11,00	0,000	0,000	4
F1	16,80	0,000	0,000	12
F2	0,26	0,250	0,063	10

Anexo 2. Número de Guérridos y de Vélidos presentes a diferentes intensidades de luz.

Vélidos oscuro	Vélidos claro	Guerridos oscuro	Guerridos claro
2,50	1,50	0,50	0,00
1,50	0,25	0,00	0,00
3,00	1,60	0,00	0,00
2,00	1,60	0,00	0,00
0,30	0,60	0,00	1,10
1,70	2,00	0,30	0,30
3,00	2,00	0,30	0,50
3,70	2,00	0,30	0,50
2,00	1,50	0,00	0,00
0,60	0,50	0,30	0,00
4,30	0,00	0,70	1,50
3,30	1,00	1,60	2,00
4,00	3,00	0,00	0,50
0,00	0,70	0,50	0,30
0,00	0,00	0,70	1,00
1,00	0,00	0,25	2,00

Efecto de la fragmentación del bosque sobre comunidades de abejas Euglossinidae y Meliponidae (Hymenoptera, Apidae)

Andrea Quesada

Coordinador Jorge Lobo

Costa Rica posee una de mayores índices de deforestación a nivel mundial (Whitmore. 1997). Los bosque remanentes quedan como islas rodeadas de pastizales o terrenos agrícolas (Primack.1993). El efecto de la fragmentación ha empezado a tomar importancia en los estudios debido a su rápido avance y el efecto directo sobre las comunidades que componen el bosque y la dinámica de este (Whitmore.1997; Laurence et al 1998). En la península de Osa, entre 1980 a 1995 se han deforestado alrededor de 17 650 ha de bosque (un promedio de 1.176 ha/año), como consecuencia el bosque en muchas áreas a sido reducido a fragmentos (Mapa 1 en Barrantes et al 1999).

Este efecto no es igual para todas las especies de insectos de una comunidad, algunas pueden ser más susceptibles que otras y ciertas especies incluso pueden adaptarse a la fragmentación (Whitmore. 1997). Son un buen grupo para ejemplificar esta tendencia, ya que al variar la composición vegetal se cambia por completo la comunidad de insectos del sitio (Didham.1997). Las relaciones entre plantas e insectos son bastantes estrechas, por ello, quizá los grupos mas afectados son los insectos que muestran estas relaciones específicas con las plantas, por ejemplo los polinizadores.

Los himenopteros, especialmente las abejas, son considerados como el grupo de polinizadores más importantes de las plantas con flor (Endress.1998; Raven et al 1996). Las abejas en general se alimentan de néctar y polen (Roubik.1989) y explotar otros recursos que ofrecen las flores (Endress.1998; Raven et al.1996; Real.1983). En algunos casos la relaciones entre la planta y la abeja son muy específica, por ejemplo entre las orquídeas y machos euglossinidos (Dressler. 1968), y una alteración en cualquiera de los dos grupos influye directamente sobre el otro (Real.1983)

Los meliponidos (Meliponidae, Apidae) son abejas sociales que colectan de néctar y polen de un gran número de plantas (Roubik 1989; Endress 1998). Debido que son sociales cuando un abeja encuentra un recurso abundante recluta a más miembros de la colmena (Roubik 1989). Por el contrario, los euglossinidos son abejas en su mayoría solitarias y los machos de este grupo se caracterizan por visitar orquídeas para extraer fragancias (Roubik 1989, Barth 1991; Endress 1998); lo que ha creado una relación muy específica entre estos dos grupos (Dressler 1968 y 1982).

Se cree que la fragmentación afecta a ambos grupos por igual; pero el efecto de este fenómeno sobre las comunidades de abejas no ha sido estudiado a fondo y los estudios encontrados no presentan conclusiones contundentes (Powell y Powell 1987; Becker et al 1991).El objetivo de este estudio fue comparar la diversidad, abundancia y similitud de especies de Euglossinidos en tres sitios con diferentes grados de fragmentación. Se estudio y cuantificó el efecto de la exposición a los atrayentes, por sitio y tiempo de llegada de las abejas grandes y pequeños a los tres atrayentes. Además, se determinó el número de abejas por especie de Meliponidae en los tres sitios.

Métodos

Los muestreos se realizaron en tres sitios con una grado de fragmentación y aislamiento diferente (Fig.1). El primer sitio de muestreo fue en la Fila La Gamba, dentro del Refugio de Vida Silvestre Golfito. El segundo sitio muestreado fue un fragmento cerca de la Quebrada Catarata el cual no se encuentra completamente aislado del bosque. El tercer sitio consistía de una fragmento de aproximadamente 20 ha completamente separado del bosque continuo por potreros . Los muestreos se realizaron el 9, 10 y 11 de enero del 2000. En cada uno de los fragmentos se muestreo un total de tres horas; en La Gamba se trabajó de 0900 hr hasta 1200 hr y los fragmentos de Quebrada Catarata y Río Claro de 1030 hr a 1330 hr..

Dentro de cada uno de los fragmentos se escogieron dos sitios diferentes donde se colocaron atrayentes de euglosinidos y meliponidos (dos submuestreos). Para la atracción de euglosinidos se utilizaron tres fragancias como atrayentes: 1,8-cineol, eugenol y Saliciato de Metilo (en forma de unguento de COFAL). Estos atrayentes se esparcieron sobre bolas de gasa de unos. 7 cm. de diámetro, las cuales se colgaban entre 1,5 y 2 metros sobre el suelo. En cada sitio de muestreo se colocaron dos bolas con cineol, dos con eugenol y una con Saliciato de Metilo. Los meliponidos fueron atraídos rociando una solución de miel al 40% sobre la vegetación y al aire.

Las abejas que llegaban a las bolas con fragancias se atraparon y se llevaron al laboratorio para identificarlas. Por el contrario, las abejas que llegaron a la miel se identificaron en el campo y se contaba aproximadamente cuantas abejas habían por especie.

Para el análisis de los datos de abundancia de Euglossinidos se dividió el número de abejas atrapadas entre el número de embolsadas por hora, luego se comparó esta proporción entre los sitios utilizando el análisis de varianza no-paramétrico de dos vías de Friedman (Zar. 1996). Este análisis se realizó por separado para especies pequeñas y especies grandes, debido que estos poseen capacidades de vuelo diferentes y la fragmentación las puede afectar de manera diferente.

Se obtuvo el índice de diversidad de Shannon por sitio, los cuales fueron comparados mediante una t-de Shannon (Zar. 1996) donde se controló el alfa: además, se comparó el número de individuos por especie de Euglossinidos para cada sitio mediante un prueba de G. Finalmente, se calculó el índice de similitud de Morisita entre los tres sitios.

Los datos obtenidos para los Meliponidos se analizaron descriptivamente, debido que se tomaron estimados del número de abejas presentes. Para ello, se agruparon los datos de las tres horas y se determinó por especie que se había encontrado, si presentaba un comportamiento solitario (se contaban menos de 5 individuos) o si había un forrajeo grupal (se habían visto más de 5 abejas).

Resultados

Existe una tendencia a capturar un mayor número de individuos de euglossinos grandes en el fragmento Río Claro y un menor número en la Fila La Gamba ($\chi^2_r = 4.67$, g.l = 2, $p = 0.097$. Fig 2). En el caso de las euglossas pequeñas no existe una diferencia marcada entre los tres sitios ($\chi^2_r = 0.667$, g.l = 2, $p = 0.765$); a pesar de ello se observa que se capturaron más abejas en Río Claro y menos en La Gamba (Fig.3). No hubo una diferencia entre el número de abejas capturas por hora tanto para los euglossinidos grandes ($\chi^2_r = 4.67$, g.l = 2, $p = 0.097$. Fig 2) como para los pequeños ($\chi^2_r = 0$, g.l = 2, $p = 0.999$, Fig 3).

La diversidad de los fragmentos de Quebrada Catarata y Río Claro resultó ser casi las misma (Cuadro 1, $t = 0.0061$, g.l. = 153, $p > 0.02$). La fila la Gamba muestra el menor índice de diversidad (Cuadro 1), lo que hace que sea muy diferente del fragmento Río Claro ($t = -13.03$, g.l. = 175, $p < .001$) y Quebrada Catarata ($t = -16.56$, g.l. = 153, $p < .001$).

La distribución del número de individuos por especie es diferente entre los tres sitios ($G = 38.78$, g.l.= 22, $p = 0.015$, Fig. 4). En algunas especies como *Euglossa asarophora*, *Euglossa championi* y morfo dodsoni disminuye el número de abejas atrapadas al fragmentarse el bosque (Fig.4). Por el contrario, el número de abejas de *Euglossa flammea*, *Exaerete frontalis*, *Eulaema meriana*, *Euglossa sapphirina*, *Euglossa crassipuntata* y del morfo tridentata tiende a aumentar conforme aumenta el grado de fragmentación (Fig. 4). En el caso de *Euglossa imperialis*, esta muestra una proporción similar en la Fila la Gamba y en Quebrada Catarata, pero el número de abejas capturas en Río Claro fue relativamente bajo (Fig.4).

La mayor similitud entre especies ocurre entre la Fila la Gamba y el fragmento Quebrada Catarata (Cuadro 2, Fig.4.), y la menor entre la Fila la Gamba y el fragmento de Río Claro (Cuadro 2, Fig 4). De las siete especie de abejas capturadas en el bosque continuo unicamente *E.asarophora* (Fig.4) no se atrapó en los fragmentos. Por el contrario, *Exaerete smaragdina*, *E.frontalis*, *E.meriana* y *E.sapphirina* se capturan en los dos fragmentos pero no en la Fila la Gamba. Entre los fragmentos, se observa que la similitud y abundancia de especies no es tan alta (Cuadro 2, fig.4). Por ejemplo *E.championi* se capturó en Quebrada Catarata y no en Río Claro, así como *E.cybelia* y *E.crassipuntata* que sólo se atraparon en Río Claro.

Dentro de las especie de meliponidos atraídas, se puede observar (Cuadro 3) que en ciertas especies como *P.frontalis*, *T.fulviventris*, *O.mellicolor*, *M.fasciata*, *Trigonisca sp* y *P.flavoscutellata* el número de individuos observados disminuyó conforme aumenta el grado de fragmentación. Unicamente en *S.laticarsis* y *T.lurida* el número de abejas atraídas en el bosque más fragmentado (Río Claro) era mayor que en los otros dos sitios (Cuadro 3). Por último, *S.mexicana*, *T.silvestriana*, *T.corvina*, *T.corvina* y *P.cupira* no muestran una tendencia definida donde se puede determinar si son afectadas por el grado de fragmentación (Cuadro 3).

Discusión

Los dos trabajos realizados sobre comunidades de euglossinidos en fragmentos experimentales en Manaus, Amazonas mostraron resultados contradictorios (Powell y Powell 1987, Becker et 1991) Al igual que el estudio realizado por Becker et al (1991), en nuestro estudios no se observó que el número de euglossinidos atrapados disminuyera conforme aumentaba el grado de fragmentación. Esto pudiera deberse a un efecto de sitio, pero estudios realizados por Powell y Powell (1987) en los mismos sitios donde Becker et al (1991) realizaron su estudio determinaron que si existe un efecto de la fragmentación sobre las comunidades de Euglossinos. En el caso del presente estudio pudo haber existido un error de muestreo donde las habilidades de los colectores juegan un papel preponderante, para evitar este efecto se sugiere que sería bueno cuantificar el número de abejas antes de realizar la captura.

Otro factor que pudo influir en los datos fueron las horas que se muestrearon los sitios. A pesar que la mayor actividad de las abejas es en la mañana (Evoy y Jones.1971;Roubik. 1989) estas poseen diferentes picos de actividad; al comenzar las colectas a diferentes horas no se puede determinar si un muestreo se realizó justo en el pico de actividad

(sobretudo en el caso de Río Claro). El número de abejas en el Fragmento la Gamba en la tercera hora de muestreo es mayor que el resto de las horas (Fig 2 y 3); esta proporción corresponde a los muestreos realizados de 11:00 a 12:00 p.m.. En el caso de los fragmentos estas horas formaría a parte de la primera y la segunda hora de muestreo donde en ambos sitios se observa la mayor proporción.

En cuanto a la tiempo de reacción de las abejas a los atrayentes, se puede observar como la respuesta a las fragancias fue casi inmediata en los tres sitios (Fig 2 y 3). Esto hace pensar que se atraen a las abejas que se encuentran cerca, y que no les toma mucho tiempo en encontrar los atrayentes.

La diversidad de especies y abundancia de especie encontradas para el Parque Nacional Corcovado (Janzen et al. 1982), es muy diferente a la encontrada en este estudio para el bosque continuo de la Fila La Gamba. En estos muestreos realizados se capturan una total de 27 especies de abejas (Tabla 1 en Janzen et al. 1982), mientras que para la Gamba sólo se capturaron 7 especies. Incluso especies como *E.saphirina*, *E.meriana*, *E.frontalis* y *E.smaragdina*, que aparecen en los fragmentos fueron capturadas en Corcovado.

Se observó que la mayor afinidad se encontró entre el bosque continuo y el fragmento con una unión al bosque y la menor entre el bosque continuo y el parche aislado. Aunque, puede existir un error en la captura e identificación esto puede indicar que el grado de fragmentación parece influir en el tipo de especies que se encontraron en los sitios. Por otro lado, la cercanía de los sitios puede que sea un factor que hay que considerar (Fig.1). El fragmento Río Claro era el más alejado y podía que se encontrara más cerca de otro bosque continuo que no fuera el de la Reserva de Golfito.

En la mayoría de especies de melipónidos es posible indetificar un efecto de la fragmentación (Cuadro 4). Como se esperaba, este efecto no es el mismo para todas las especies de insectos dentro de una comunidad (Didham. 1997). Por ejemplo se puede ver como aparentemente las especies más afectadas son aquellas que construyen sus nidos en arboles caídos (Roubik. 1989). Otras logran mantener las poblaciones, como es el caso de *A.mellifera* y en otras se aumenta el número de individuos atraídos.

A pesar de los errores de muestreo, es posible que estos fragmentos no estén completamente separados del bosque o que las distancia al bosque más cercano no sea un obstáculo para las abejas. Esto se aplica especialmente en el caso de las euglossinas, las cuales han sido caracterizadas como abejas con una gran capacidad de vuelo (Roubik. 1989) y que puede volar largas distancias (Janzen. 1971; Williams y Dodson. 1972; Dressler. 1982). Por ello, se recomienda cuantificar hasta donde sea posible este factor en otros estudios sobre el efecto de la fragmentación sobre estas comunidades.

Bibliografía

- Barth, F. 1991. Insects and Flowers: The Biology of Partnership. Princeton University Press. EEUU. 408 p .
- Barrantes, G; Q, Jiménez; J, Lobo; T Maldonado; M, Quesada Y R. Quesada. 1999. Evaluación de los Planes de Manejo Forestal Autorizados en el Período 1997-1999 en la Península de Osa. Cumplimiento de Normas Técnicas, Ambientales e Impacto sobre el Bosque Natural. Informe para Fundación Cecropia.
- Becker, P. ; J. Moure y F. Peralta. 1991. More about Euglossine Bees in Amazonian Forest Fragments. Biotropica 23 , Pp 586-91.
- Didham, R. 1997. The influence of Edge Effects and Forest Fragmentation on Leaf Litter Invertebrates in Central America. En: W. Laurence y R. Bierregaard (eds.). Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press. EEUU. Pp 55-70.
- Dressler, R. 1968. Observations on Orchids and Euglossine Bees in Panama and Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 15 (1) Pp 143-183.
- Dressler, R. 1982. Biology of the Orchid Bees (Euglossini). Ann. Rev. Ecol. Syst. 13 Pp 373-94.
- Endress, P. 1998. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press. Inglaterra. 511 p .
- Evoy, W y B. Jones. 1971. Motor Patterns of Male Euglossine Bees Evoked by Floral Fragrances. Anim. Behav. 19 Pp 583-588.
- Janzen, D. 1971. Euglossine Bees as Long-Distance Pollinators of Tropical Plants. Science 171: 203-205.
- Janzen, D. ; P.J DeVries; M. Higgins y L.S. Kimsey. 1982. Seasonal and Site Variation in Costa Rican Euglossine Bees at Chemical Baits in Lowland Deciduous and Evergreen Forests. Ecology 63(1), Pp 66-74.
- Laurence, W. ; L. Ferreira; J. Rankin-De Merona y S. Laurence. 1998. Rain Forest Fragmentation and the Dynamics of Amazonian Tree Communities. Ecology 79 (6), Pp 2032-2040.
- Powell, H. y G. Powell. 1987. Population Dynamics of Male Euglossine Bees in Amazonian Forest Fragments. Biotropica 19 (2), Pp 176-179.
- Primack, R. 1993. Essentials of Conservation Biology. Sinauer Associates Inc.. EEUU. 564 p .
- Raven, P.; R. Evert y S. Eichhorn. 1992. Biology of Plants. Worth Publishers Inc.. EEUU. 791 p .
- Real, L. 1983. Pollination Biology. Academic Press Inc.. EEUU. 338 p .
- Roubik, D. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. Reino Unido. 514 p .

Whitmore, T.C. 1997. Tropical Forest Disturbance, Dissapearance, and Species Loss. En: W.Laurence y R. Bierregaard (eds.). Tropical Forest Remmanants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press. EEUU. Pp 312.

Williams, N y C. Dodson. 1972. Selective Attraction of Male Euglossine Bees to Orchid Floral Fragrances and its importantance in Long-Distance Pollen Flow. Evolution 26, Pp 84-95.

Zar, J. 1996. Bioestatistical Analysis. Prentice Hall. EEUU. 662 p.

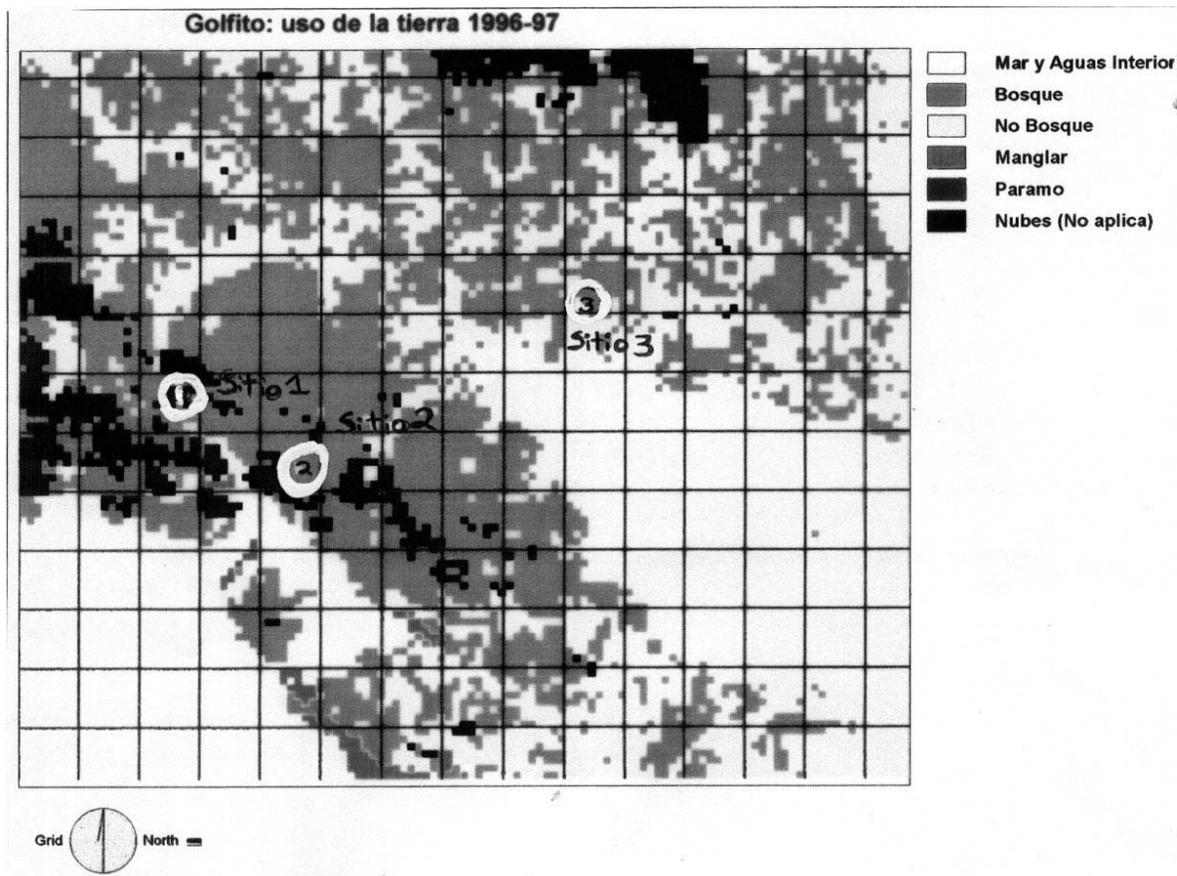


Fig. 1: Ubicación de los sitios de muestreo. Sitio1: La Gamba, Sitio2: Fragmento Quebrada Catarata, Sitio 3: Fragmento Río Claro. Golfito 2000.

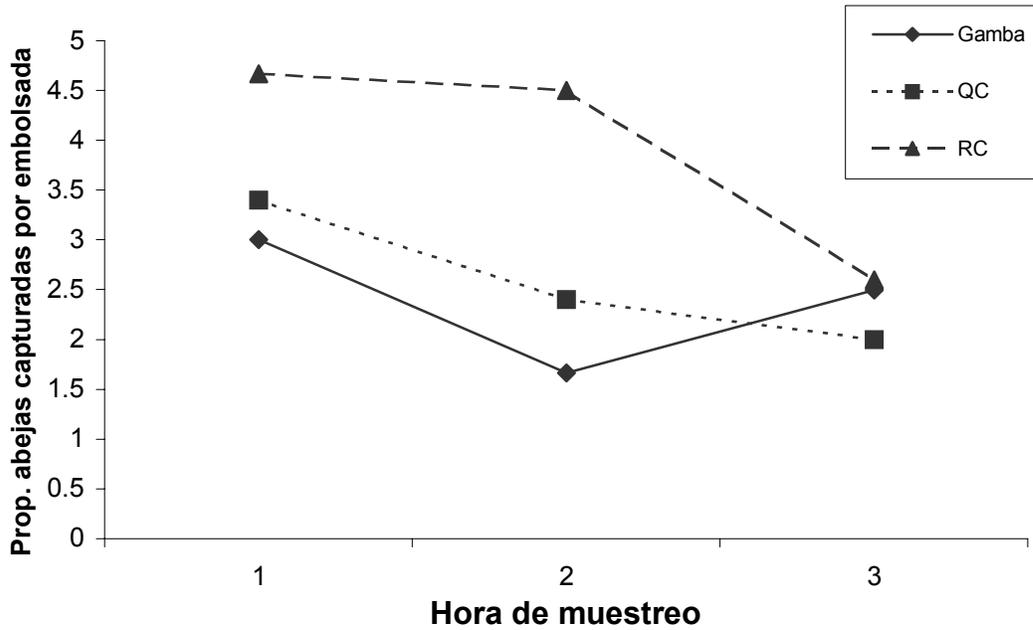


Fig. 2. Proporción de abejas euglossinas grandes capturadas por embolsada por hora, en tres sitios con grado de Fragmentación del bosque diferente. Golfito 2000.

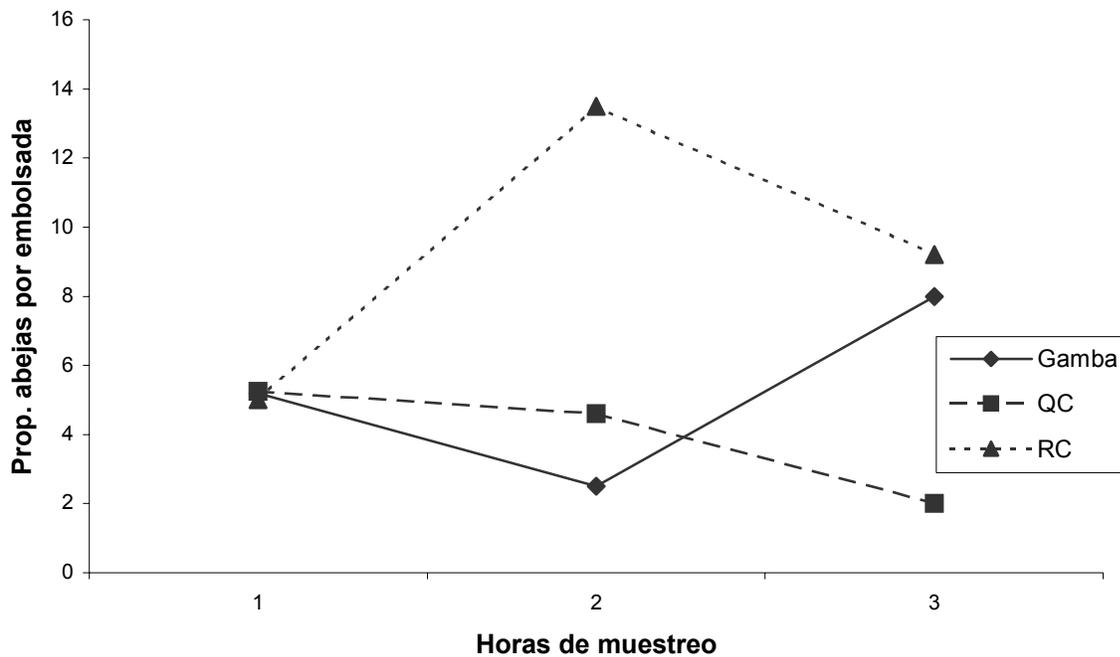


Fig 3. Proporción de abejas euglossinas pequeñas capturadas por embolsada por hora, en tres sitios con grado de Fragmentación del bosque diferente. Golfito 2000.

Cuadro 1. Indices de diversidad, Hmax y variabilidad para tres sitios con grado de fragmentación diferente.

Sitio	H	Hmax	Var
La Gamba	1.7598	2.8074	0.000666
Q. Catarata	2.2629	3.1699	0.000825
Río Claro	2.2627	3.3219	0.000256

Cuadro 2. Indices de similitud y número de especies compartidas para tres sitios con grado de fragmentación diferente.

Sitio	LG	QC	RC
La Gamba	7	0.8842	0.3887
Q. Catarata	5	9	0.5954
Río Claro	5	8	10

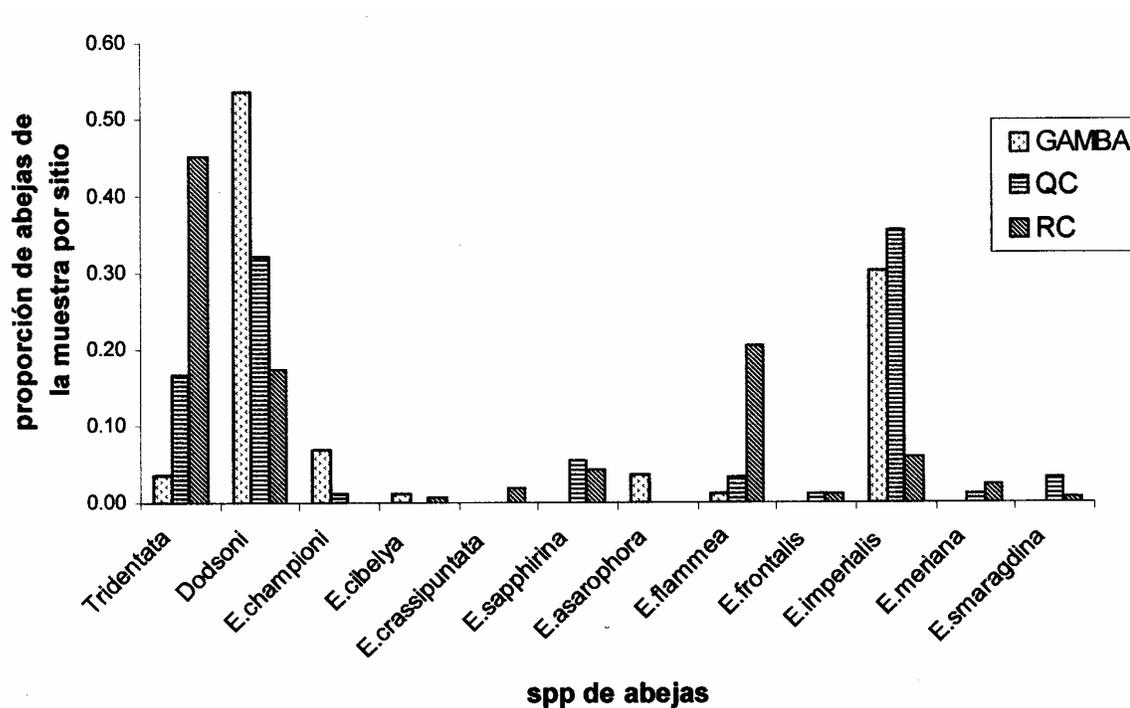


Fig. 4 Número de especies de euglossinos por sitio; La Gamba, Quebrada Catarata y Río Claro 2000.

Cuadro 3. Especies de Meliponidos Atraídos a la Miel y tipo de forrajeo en tres sitios son diferentes grados de Fragmentación. Golfito 2000.

Especie	Gamba	Q. Catarata	Rio Claro
<i>A. mellifera</i>	Grupo	Grupo	Grupo
<i>M. fasciata</i>	Grupo	Ausente	Ausente
<i>T. silvestriana</i>	Grupo	Ausente	Grupo
<i>T. lurida</i>	Ausente	Ausente	Solitario
<i>T. corvina</i>	Grupo	Ausente	Grupo
<i>P. cupira</i>	Grupo	Ausente	Grupo
<i>S. mexicana</i>	Ausente	Grupo	Solitario
<i>O. mellicolor</i>	Grupo	Solitario	Ausente
<i>P. fulviventris</i>	Grupo	Ausente	Solitario
<i>S. latitarsis</i>	Ausente	Solitario	Grupo
<i>P. frontalis</i>	Grupo	Solitario	Solitario
<i>P. flavoscutellata</i>	Grupo	Solitario	Ausente
<i>Trigonisca sp.</i>	Grupo	Grupo	Solitario

Apéndice 1: Datos Crudos

Hora	Sitio-1	Condición	Especie	Polinio	Fragancia	individuos
11:30	Gamba 1	B. primario	tridentata	0	Cineole	2
09:30	Gamba 1	B. primario	dodsoni	0	Cineole	5
09:30	Gamba 1	B. primario	dodsoni	0	Cineole	7
10:30	Gamba 1	B. primario	dodsoni	0	Cineole	3
11:30	Gamba 1	B. primario	dodsoni	0	Cineole	12
11:30	Gamba 1	B. primario	dodsoni	0	Cineole	1
09:30	Gamba 1	B. primario	E. cybelia	0	Cineole	1
10:00	Gamba 1	B. primario	E. championi	0	Cineole	2
10:30	Gamba 1	B. primario	E. championi	0	Cineole	1
09:30	Gamba 1	B. primario	E. flammea	0	Cineole	1
09:30	Gamba 1	B. primario	E. imperialis	0	Cineole	12
10:00	Gamba 1	B. primario	E. imperialis	0	Cineole	6
10:30	Gamba 1	B. primario	E. imperialis	0	Cineole	1
11:30	Gamba 1	B. primario	E. imperialis	0	Cineole	3
11:20	Gamba 2	B. primario	tridentata	0	Cineole	1
11:00	Gamba 2	B. primario	A. mellifera	0	M	60 Grupo
08:35	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	1
08:50	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	2
08:50	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	3
09:00	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	2
09:00	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	4
09:00	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	2
09:18	Gamba 2	B. primario	dodsoni	1	Cineole	1
09:30	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	2
10:00	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	1
10:00	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	4
10:30	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Cineole	1
09:20	Gamba 2	B. primario	dodsoni	0	Eugenol	1
09:30	Gamba 2	B. primario	E. asarophora	0	Cineole	1
10:00	Gamba 2	B. primario	E. asarophora	0	Cineole	2
09:00	Gamba 2	B. primario	E. championi	0	Cineole	1
10:12	Gamba 2	B. primario	E. championi	1	Cineole	1
10:40	Gamba 2	B. primario	E. championi	0	Eugenol	1
08:50	Gamba 2	B. primario	E. imperialis	0	Cineole	1
09:00	Gamba 2	B. primario	E. imperialis	1	Cineole	1
10:30	Gamba 2	B. primario	E. imperialis	0	Cineole	1
11:20	Gamba 2	B. primario	E. imperialis	1	Cineole	1
11:20	Gamba 2	B. primario	E. imperialis	0	Cineole	1
11:00	Gamba 2	B. primario	M. fasciata	1	M	1 Solitario
12:00	Gamba 2	B. primario	M. fasciata	0	M	200 Grupo
11:00	Gamba 2	B. primario	O. mellicolor	0	M	100 Grupo
12:00	Gamba 2	B. primario	P. cupira	0	M	100 Grupo
12:00	Gamba 2	B. primario	P. flavoscutellata	0	M	100 Grupo
12:00	Gamba 2	B. primario	P. flavoscutellata	0	M	100 Grupo
10:00	Gamba 2	B. primario	P. frontalis	0	M	14 Grupo
11:00	Gamba 2	B. primario	P. frontalis	0	M	24 Grupo
11:00	Gamba 2	B. primario	P. frontalis	0	M	1 Solitario
11:00	Gamba 2	B. primario	T. corvina	0	M	8 Solitario
11:00	Gamba 2	B. primario	T. fulviventris	0	M	2 Solitario
10:00	Gamba 2	B. primario	T. fulviventris	0	M	18 Grupo
9:00-12:00	Gamba 2	B. primario	T. fulviventris	0	P	14 Grupo
9:00-12:00	Gamba 2	B. primario	T. fulviventris	0	P	42 Grupo
09:00	Gamba 2	B. primario	T. silvestriana	0	M	12 Grupo
10:00	Gamba 2	B. primario	T. silvestriana	0	M	31 Grupo
11:00	Gamba 2	B. primario	T. silvestriana	0	M	26 Grupo
11:00	Gamba 2	B. primario	Trigonisca sp	0	M	1 Solitario
12:00	Gamba 2	B. primario	Trigonisca sp	0	M	100 Grupo
12:00	Gamba 2	B. primario	Trigonisca sp	0	M	100 Grupo
11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	A. mellifera	M		1 solitario Solitario
09:40	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni	0	Cineole	1
10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni	0	Cineole	4
10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni	0	Cineole	1
10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni	0	Cineole	1
11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni	0	Cineole	3
11:30	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni	0	Cineole	1
12:00	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni	0	Cineole	4

	09:40	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni		0 Cofal	1	
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	dodsoni		0 Cofal	1	
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	E. flammea		0 Cineole	1	
	11:40	Q.Catarata 1	B. alterado	E. flammea		0 Cineole	1	
	12:00	Q.Catarata 1	B. alterado	E. flammea		0 Cineole	1	
	09:40	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	3	
	10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	7	
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	3	
	11:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	1	
	12:00	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		1 Cineole	1	
	12:00	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	2	
	12:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		1 Cineole	2	
	12:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	3	
	09:40	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cofal	1	
	11:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. imperialis		0 Cofal	1	
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	E. meriana		1 Cineole	1	
	11:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. sapphirina		1 Cineole	1	
	11:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. sapphirina		0 Cofal	1	
	12:30	Q.Catarata 1	B. alterado	E. sapphirina		0 Cofal	1	
	09:40	Q.Catarata 1	B. alterado	E. smaragdina		0 Cofal	1	
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	E. smaragdina		0 Cofal	1	
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	O. mellicolor	M	9 solitario		Solitario
	10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	P. frontalis	M	6 solitario		Solitario
9:40-12:30	Q.Catarata 1	B. alterado	P. frontalis	P				Piel
	10:00	Q.Catarata 1	B. alterado	S. mexicana	M	1 solitario		Solitario
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	S. mexicana	M	9 solitario		Solitario
	10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	S. mexicana	M	14 grupo		Grupo
9:40-12:30	Q.Catarata 1	B. alterado	T. atomaria	P				Piel
	10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	tridentata		0 Cineole	1	
	12:30	Q.Catarata 1	B. alterado	tridentata		0 Cineole	1	
	10:30	Q.Catarata 1	B. alterado	tridentata		0 Eugenol	1	
	11:00	Q.Catarata 1	B. alterado	Trigonisca sp	M	15 grupo		Grupo
9:40-12:30	Q.Catarata 1	B. alterado	Trigonisca sp	P				Piel
	12:45	Q.Catarata 2	B. alterado	A. mellifera	M	2 solitario		Solitario
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	A. mellifera	M	3 solitario		Solitario
	11:15	Q.Catarata 2	B. alterado	A. mellifera	M	9 solitario		Solitario
	11:45	Q.Catarata 2	B. alterado	A. mellifera	M	11 grupo		Grupo
	12:15	Q.Catarata 2	B. alterado	A. mellifera	M	11 grupo		Grupo
	01:15	Q.Catarata 2	B. alterado	A. mellifera	M	14 grupo		Grupo
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		0 Cineole	2	
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		0 Cineole	1	
	11:30	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		0 Cineole	1	
	12:00	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		0 Cineole	3	
	13:00	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		Cineole	1	
	13:30	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		Cineole	1	
	11:30	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		cofal	1	
	10:30	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		0 eugenol	2	
	11:30	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		0 eugenol	1	
	13:30	Q.Catarata 2	B. alterado	dodsoni		eugenol	1	
	11:30	Q.Catarata 2	B. alterado	E. championi		0 Cineole	1	
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	E. frontalis		0 Cineole	1	
	10:30	Q.Catarata 2	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	2	
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	1	
	11:30	Q.Catarata 2	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	1	
	12:00	Q.Catarata 2	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	4	
	13:00	Q.Catarata 2	B. alterado	E. imperialis		0 Cineole	3	
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	E. imperialis		0 eugenol	1	
	12:00	Q.Catarata 2	B. alterado	E. sapphirina		0 Cineole	1	
	12:30	Q.Catarata 2	B. alterado	E. sapphirina		cofal	1	
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	E. smaragdina		0 Cineole	1	
	10:30	Q.Catarata 2	B. alterado	E. smaragdina		0 cofal	1	
	12:45	Q.Catarata 2	B. alterado	O. mellicolor	M	2 solitario		Solitario
	01:15	Q.Catarata 2	B. alterado	O. mellicolor	M	6 solitario		Solitario
	11:45	Q.Catarata 2	B. alterado	O. mellicolor	M	8 solitario		Solitario
	11:15	Q.Catarata 2	B. alterado	O. mellicolor	M	7 solitario		Solitario
	11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	P. flavoscutellata	M	7 solitario		Solitario
11:00 - 1:00	Q.Catarata 2	B. alterado	P. flavoscutellata	P				Piel
11:00 - 1:00	Q.Catarata 2	B. alterado	P. frontalis	P				Piel
11:00 - 1:00	Q.Catarata 2	B. alterado	T. atomaria	P				Piel
	10:30	Q.Catarata 2	B. alterado	tridentata		0 Cineole	1	

11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	tridentata	0	Cineole	2	
11:00	Q.Catarata 2	B. alterado	tridentata	0	Cineole	1	
11:30	Q.Catarata 2	B. alterado	tridentata	0	Cineole	2	
12:00	Q.Catarata 2	B. alterado	tridentata	0	Cineole	2	
12:00	Q.Catarata 2	B. alterado	tridentata	0	eugenol	4	
12:45	Q.Catarata 2	B. alterado	Trigonisca sp	M		3	solitario
11:00 - 1:00	Q.Catarata 2	B. alterado	Trigonisca sp	P			Piel
10:30	rioclara 3	fragmentado	A. mellifera	0	miel	2	Solitario
11:00	rioclara 3	fragmentado	A. mellifera	0	miel	2	Solitario
11:30	rioclara 3	fragmentado	A. mellifera	0	miel	>10	Grupo
12:00	rioclara 3	fragmentado	A. mellifera	0	miel	>10	Grupo
12:30	rioclara 3	fragmentado	A. mellifera	0	miel	>20	Grupo
11:00	rioclara 3	fragmentado	dodsoni	0	Cineole	2	
11:30	rioclara 3	fragmentado	dodsoni	0	Cineole	5	
12:00	rioclara 3	fragmentado	dodsoni	0	Cineole	5	
12:30	rioclara 3	fragmentado	dodsoni	0	Cineole	1	
13:00	rioclara 3	fragmentado	dodsoni	0	Cineole	2	
11:30	rioclara 3	fragmentado	E. crassipunctata	0	cofal	1	
12:00	rioclara 3	fragmentado	E. crassipunctata	0	cofal	1	
10:30	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	Cineole	3	
11:00	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	Cineole	1	
11:00	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	Cineole	3	
11:30	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	1	Cineole	3	
12:00	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	Cineole	2	
12:00	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	Cineole	3	
13:00	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	Cineole	2	
13:00	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	Cineole	2	
11:30	rioclara 3	fragmentado	E. flammea	0	eugenol	1	
11:30	rioclara 3	fragmentado	E. frontalis	0	eugenol	1	
10:30	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
11:00	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
11:00	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
11:30	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
12:00	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
12:00	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
12:30	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
13:00	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
13:00	rioclara 3	fragmentado	E. imperialis	0	Cineole	1	
11:00	rioclara 3	fragmentado	E. meriana	0	Cineole	1	
11:30	rioclara 3	fragmentado	E. sapphirina	0	cofal	1	
12:00	rioclara 3	fragmentado	E. sapphirina	0	cofal	1	
11:30	rioclara 3	fragmentado	E. sapphirina	0	eugenol	2	
11:00	rioclara 3	fragmentado	P. cupira	0	miel	30	Grupo
11:30	rioclara 3	fragmentado	P. cupira	0	miel	100	Grupo
12:00	rioclara 3	fragmentado	P. cupira	0	miel	>100	Grupo
12:30	rioclara 3	fragmentado	P. cupira	0	miel	>100	Grupo
11:00	rioclara 3	fragmentado	P. frontalis	0	miel	2	Solitario
11:30	rioclara 3	fragmentado	P. frontalis	0	miel	5	Solitario
12:00	rioclara 3	fragmentado	P. frontalis	0	miel	5	Solitario
12:30	rioclara 3	fragmentado	P. fulviventris	0	miel	5	Solitario
11:30	rioclara 3	fragmentado	S. latitarsis	0	miel	5	Solitario
12:00	rioclara 3	fragmentado	S. latitarsis	0	miel	>10	Grupo
12:30	rioclara 3	fragmentado	S. latitarsis	0	miel	>20	Grupo
11:00	rioclara 3	fragmentado	T. fulviventris	0	miel	1	Solitario
11:00	rioclara 3	fragmentado	T. fulviventris	0	miel	5	Solitario
11:30	rioclara 3	fragmentado	T. fulviventris	0	miel	5	Solitario
10:30	rioclara 3	fragmentado	T. silvestriana	0	miel	2	Solitario
11:00	rioclara 3	fragmentado	T. silvestriana	0	miel	1	Solitario
11:00	rioclara 3	fragmentado	T. silvestriana	0	miel	4	Solitario
11:30	rioclara 3	fragmentado	T. silvestriana	0	miel	20	Grupo
12:00	rioclara 3	fragmentado	T. silvestriana	0	miel	>50	Grupo
12:30	rioclara 3	fragmentado	T. silvestriana	0	miel	>50	Grupo
11:00	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	Cineole	3	
11:30	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	Cineole	4	
12:00	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	Cineole	7	
12:00	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	Cineole	3	
12:30	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	Cineole	15	
13:00	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	Cineole	9	
13:00	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	Cineole	4	
10:30	rioclara 3	fragmentado	tridentata	0	eugenol	2	

11:30	rioclaro 4	fragmentado A. mellifera	0 miel	5 Solitario
12:00	rioclaro 4	fragmentado A. mellifera	0 miel	23 Grupo
12:30	rioclaro 4	fragmentado A. mellifera	0 miel	1 Solitario
11:00	rioclaro 4	fragmentado A. mellifera	0 miel	4 Solitario
11:00	rioclaro 4	fragmentado dodsoni	0 Cineole	2
12:00	rioclaro 4	fragmentado dodsoni	0 Cineole	7
13:30	rioclaro 4	fragmentado dodsoni	0 Cineole	3
13:30	rioclaro 4	fragmentado dodsoni	0 eugenol	1
11:30	rioclaro 4	fragmentado dodsoni	0 eugenol	1
11:00	rioclaro 4	fragmentado E. crassipunctata	0 cofal	1
11:00	rioclaro 4	fragmentado E. cybelia	0 Cineole	1
11:00	rioclaro 4	fragmentado E. flammea	0 Cineole	1
13:30	rioclaro 4	fragmentado E. flammea	0 Cineole	1
11:00	rioclaro 4	fragmentado E. flammea	0 eugenol	3
11:30	rioclaro 4	fragmentado E. flammea	0 eugenol	3
12:00	rioclaro 4	fragmentado E. flammea	0 eugenol	2
12:30	rioclaro 4	fragmentado E. flammea	1 eugenol	4
11:00	rioclaro 4	fragmentado E. frontalis	0 Cineole	1
13:00	rioclaro 4	fragmentado E. imperialis	0 Cineole	1
11:30	rioclaro 4	fragmentado E. meriana	0 cofal	2
12:00	rioclaro 4	fragmentado E. meriana	0 cofal	1
13:00	rioclaro 4	fragmentado E. sapphirina	0 Cineole	1
12:00	rioclaro 4	fragmentado E. sapphirina	0 cofal	2
12:00	rioclaro 4	fragmentado E. smaragdina	0 Cineole	1
11:30	rioclaro 4	fragmentado P. cupira	0 miel	11 Grupo
12:00	rioclaro 4	fragmentado P. cupira	0 miel	7 Solitario
11:00	rioclaro 4	fragmentado P. cupira	0 miel	4 Solitario
11:30	rioclaro 4	fragmentado P. frontalis	0 miel	4 Solitario
12:00	rioclaro 4	fragmentado P. frontalis	0 miel	8 Solitario
12:30	rioclaro 4	fragmentado P. frontalis	0 miel	7 Solitario
12:00	rioclaro 4	fragmentado S. mexicana	0 miel	1 Solitario
11:00	rioclaro 4	fragmentado S. mexicana	0 miel	3 Solitario
12:30	rioclaro 4	fragmentado T. corvina	0 miel	15 Grupo
01:00	rioclaro 4	fragmentado T. corvina	0 miel	15 Grupo
01:30	rioclaro 4	fragmentado T. corvina	0 miel	15 Grupo
11:31	rioclaro 4	fragmentado T. lurida	0 miel	1 Solitario
12:00	rioclaro 4	fragmentado T. lurida	0 miel	1 Solitario
12:30	rioclaro 4	fragmentado Tetragonisca sp	0 miel	4 Solitario
01:00	rioclaro 4	fragmentado Tetragonisca sp	0 miel	4 Solitario
01:30	rioclaro 4	fragmentado Tetragonisca sp	0 miel	4 Solitario
11:00	rioclaro 4	fragmentado tridentata	0 Cineole	4
12:00	rioclaro 4	fragmentado tridentata	0 Cineole	14
13:30	rioclaro 4	fragmentado tridentata	0 Cineole	3
12:30	rioclaro 4	fragmentado tridentata	0 Cineole	1
13:00	rioclaro 4	fragmentado tridentata	0 Cineole	4
13:00	rioclaro 4	fragmentado tridentata	0 cofal	1
13:00	rioclaro 4	fragmentado tridentata	0 eugenol	1

Expresión sexual, éxito reproductivo y morfología floral de *Episcia lilacina* (Gesneriaceae)

Luis Rodríguez

Coordinador: Mauricio Quesada

Las plantas pueden regular la autopolinización de numerosas maneras, tales como: la dicogamia, la heterostilia y la hercogamia (Schluter 1993).

Una planta hercógama es aquella que presenta diferencias temporales y espaciales en la expresión sexual (Wilson 1983). Tal es el caso de *Episcia lilacina* que tiene flores hermafroditas, en las que la función masculina (fase estaminada) se presenta antes que la función femenina (fase pistilada) separando temporalmente, su expresión sexual. Este es un tipo de hercogamia conocido como protandria (Endress 1994)

Muchas de las flores, realizan inversiones energéticas importantes en la producción de néctar y de polen para satisfacer a los polinizadores. Otras plantas prefieren engañar a los polinizadores, uno de estos métodos es la polinización por engaño. En plantas protándricas, este método consiste en la producción de recompensa, al polinizador, solamente, en uno de los estadios de la flor, sea esta macho o hembra (Shog, 1978).

Episcia lilacina es una planta rastrera que forma colonias ampliamente esparcidas por estolones. Los tallos son suculentos, con hojas opuestas. Las plantas llegan a medir unos 20 cm. de altura es una planta que se encuentra en agregaciones numerosas de individuos y que produce recompensa (polen), solo cuando la flor se encuentra en su función masculina, por lo que es de esperar que al aumentar el número de flores con función masculina, aumentará el número de polinizadores y consecuentemente el éxito reproductivo de la plantas Schluter, 1993).

Según Endress (1994), no se ha establecido la duración del ciclo floral de esta especie, y la historia natural de *Episcia lilacina* es escasa. El presente trabajo pretende determinar la frecuencia de la expresión sexual y su relación con el éxito reproductivo, describir la morfología floral así como establecer posibles diferencias de ésta, entre las dos fases sexuales de la flor de *Episcia lilacina*.

Métodos

Las observaciones se realizaron del 11 al 13 de Enero del 2000, en las afueras del Refugio Nacional de Vida Silvestre, Golfito, en el sur de la provincia de Puntarenas. El bosque se clasifica según Holdridge como muy Húmedo Tropical, con una precipitación anual media entre 4000 y 6000 mm, con una estación lluviosa que abarca casi todo el año (Bolaños y Watson, 1993).

Para la toma de datos en el campo se localizaron seis parches adyacentes de *Episcia lilacina*, en los que se identificaron dos variedades, con polimorfismo en el color de las hojas, una de las variedades es de color verde y la otra de color café.

En cada uno de los parches, se marcaron la plantas con flor con una pajilla, a la que se aplicaba pintura de dos colores de acuerdo con la expresión sexual de la flor para ese día.

Con el objetivo de cuantificar el éxito reproductivo, se removieron las flores senescentes, para contar con un microscopio la cantidad de polen en el estilo. Se asume que esta muestra de polen refleja el éxito reproductivo de la flor para el día anterior, ya que fue el último día en que el pistilo de la flor fue receptivo al polen.

Se recolectó un total de 90 flores (45 de cada morfoespecie) a las que se le realizaron las siguientes mediciones: ancho del labio, diámetro de la corola, largo de la corola y ancho de la sutura corolar.

Para la descripción de la morfología floral además se midió: el largo y ancho de los sépalos anteriores del cáliz y la base del tubo de la corola.

Se realizó una prueba de Chi cuadrado para detectar posibles diferencias en la proporción de machos y de hembras por parche y entre días. Se utilizó una correlación de Pearson para determinar el éxito reproductivo de la especie. Se comparó con una U de Mann Whitney los promedios de las mediciones efectuadas a las flores de cada morfoespecie.

Los promedios de los resultados se expresan con \pm una desviación estándar.

Resultados

Se encontró una proporción de 64% para flores masculinas y un 46 % para flores femeninas para el total de días de estudio. La frecuencia de flores de *E. lilacina* en su fase masculina es mayor que en la fase femenina, tanto por día ($X^2= 7.51$, $p<0.023$, 2 gl, Fig.1) como por parche ($X^2= 26.7$, $p<0.001$, 4 gl, Fig. 2) en los días del estudio.

Existe una correlación positiva, no significativa entre la proporción de machos y la cantidad de polen encontrado en los estigmas florales ($r = 0.32$, $p = 0.48$, Fig. 3).

La duración de la flor es de 2 ó 3 días aproximadamente. Un día permanece en su fase estaminada (macho) y otro en su fase pistilada (hembra); en algunos casos la flor puede llegar al tercer día, siempre en su fase femeninas pero al parecer en este día, el pistilo no es receptivo al polen, por lo que funcionalmente no es una flor reproductiva.

Las flores de *E. lilacina*, no muestran diferencias en cuanto al ancho del labio, diámetro de la corola, largo de la corola y ancho de la sutura corolar entre las diferentes fases (estaminada y femeninas) ni tampoco entre las flores de las dos morfoespecies (Fig. 4, Cuadro 1 y 2).

Las flores presentan cáliz consta de cuatro sépalos anteriores erectos 1.1 ± 0.2 cm de largo y 3 ± 0.8 mm de ancho. El tubo de la corola es blanco con coloración lavanda en la parte externa de la corola. La base del tubo floral tiene 7 ± 1.1 mm de largo.

Las anteras nacen de la base de la corola y crecen hacia arriba por unos 5 ± 0.99 mm. Luego que las anteras se contraen se desarrolla el pistilo, con forma cónica de unos 5 ± 0.45 mm de largo.

Discusión

El hecho de que las flores en fase estaminada tengan una mayor frecuencia que las flores en fase femeninas puede deberse a que solamente la primera, produce una recompensa para el polinizador, por lo que es de esperar que al aumentar la frecuencia de flores con recompensa, aumente el número de visitas por parte de los polinizadores en flores masculinas y femeninas lo que contribuye con el éxito en la polinización "por automimetismo" de las flores femeninas (Quesada com. pers.)

E. lilacina utiliza el mismo método reproductivo que otras plantas herbáceas con reproducción vegetativa (Shog 1978) en las que según Lovett (1988) la hercogamia es la forma de reproducción común. Esta presenta dos fases: una estaminada inicial y otra femeninas terminal. Shog (1978) le atribuye a este método gran parte de éxito de esta especie ya que en otra especies, se realiza una gran inversión energética en la producción de néctar, además de que en una misma flor se produce ambos gametos separados temporal y espacialmente, lo que suele contribuir al éxito reproductivo en los individuos de esa población.

La proporción de flores masculinas en los parches de *E. lilacina* parece no estar influyendo en la cantidad de polen encontrado en las flores femeninas, lo que es contradictorio, ya que según Endress (1994) en plantas hercógamas, con el síndrome de polinización de *E. lilacina*, (por engaño) el aumento de la proporción de flores con recompensa, en una población incrementa en forma proporcional, el éxito de las flores polinizadas. Esto probablemente se deba a que solamente se tienen datos del polen para dos días, por lo que se recomienda tomar muestras por un período mas amplio de tiempo, para comprobar si ciertamente, la frecuencia de los sexos de *E. lilacina* tiene influencia sobre el éxito reproductivo de la especie.

Bibliografía

- Bolaños, R y Watson, V. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica. Centro científico tropical
- Endress, P. 1994. Diversity and Evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. E.E.U.U. 497p.
- Lovett, J. 1988. Plant Reproductive Ecology: Patterns and strategies. Oxford University press. 344p
- Schluter, D. 1993. Species Diversity in Ecological Communities. En Ricklefs R.(ed.). Historical and Geographical perspectives. The University of Chicago Press. EEUU. 416p.
- Shog, L. 1978. Family Gesneriaceae. En : R. E. Woodson et al, Flore of Panamá : Ann. Miss. Bot. Garden. 65 (3): 783-998.
- Wilson, F. 1983. Plant Reproductive Ecology. Chicago University press .282p

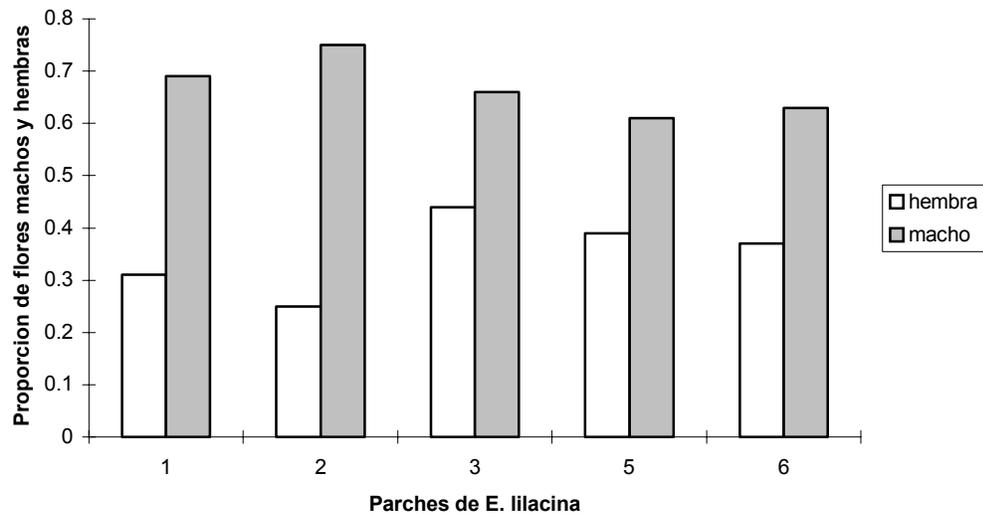


Fig. 1 Proporción de flores en fase estaminada (macho) y en fase pistilada (hembra) en los parches de *E. lilacina*.

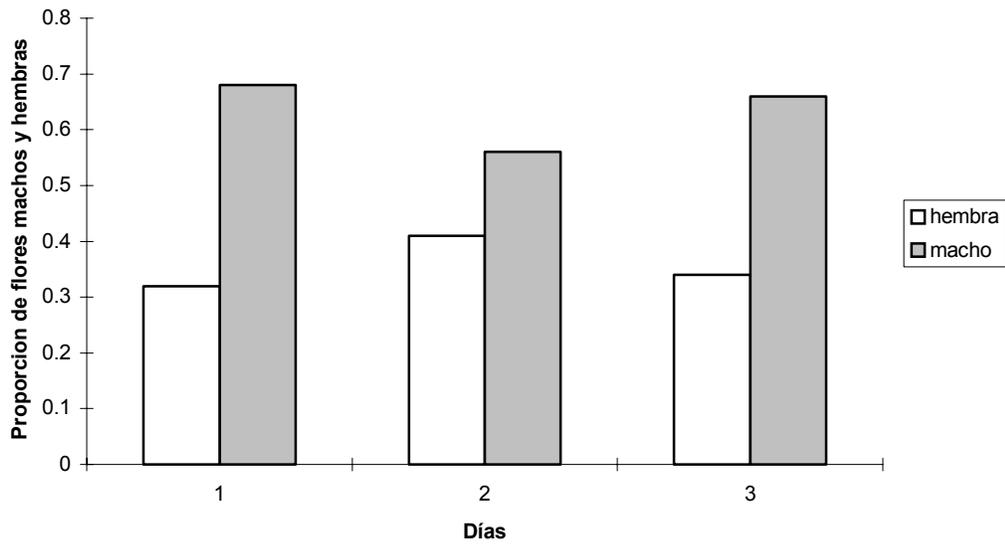


Fig. 2 Proporción de flores en fase estaminada (macho) y en fase pistilada (hembra) durante los días de estudio.

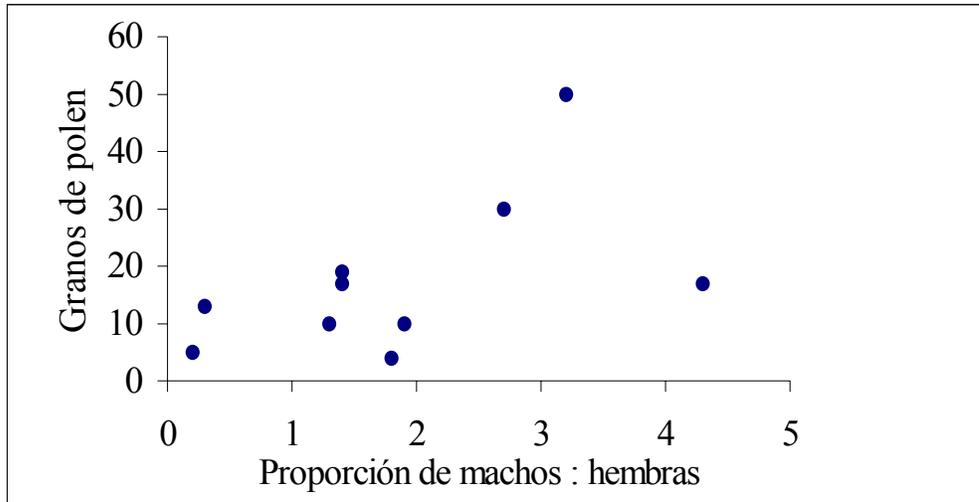


Fig.3 Proporción de machos respecto al número de hembras, en relación con el promedio de granos de polen encontrado en los parches de *E. lilacina*

Cuadro 1. Resultados de la prueba U Mann Whitney, para las medidas de Ancho del labio, largo y diámetro de la corola y ancho de sutura corolar de las flores, agrupados por sexo y por morfoespecies.

MEDICIÓN	MORFOESPECIE		SEXO	
	Valor de U	Probabilidad	Valor de U	Probabilidad
Ancho del labio	275	0.06	223	0.83
Largo de la corola	201	0.978	234	0.43
Diámetro de la corola	238	0.30	269	0.06
Ancho de la sutura corolar	192	0.82	182	0.63

Cuadro 2. Promedios y desviaciones standard, para las medidas de Ancho del labio, largo y diámetro de la corola y ancho de sutura corolar de las flores, en la fase estaminada y fase pistilada.

MEDICIÓN	FASE ESTAMINADA		FASE PISTILADA	
	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar
Ancho del labio	18.146	4.72	18.4	2.32
Largo de la corola	36.10	4.84	37.20	3.9
Diámetro de la corola	36.29	4.89	35.1	5.8
Ancho de la sutura corolar	6.14	0.65	6.4	0.86

Apéndice 1: Datos del ancho del labio, largo y diámetro de la corola y ancho de sutura corolar de las flores de *E. lilacina*, de acuerdo con el sexo (fase estaminada o pistilada) y el color de las hojas (dimorfismo café (oscuro) y verde).

SEXO	COLOR	LABIO	ANCH	LARG	APERTUR	DI								
HEMBR	OSCUR	17,97	35,64	34,6	6,71	1	A	HEMBR	VERDE	18,99	42,24	34,5	6,88	1
A	O						A	HEMBR	VERDE	20,7	42,56	38,51	6,35	1
HEMBR	OSCUR	22,46	44,23	27,64	8	1	A	HEMBR	VERDE	22,7	42,56	39,42	5,65	1
A	O						A	MACHO	OSCUR	21,39	42,42	44,12	7,24	1
HEMBR	OSCUR	19,82	38,09	41,01	6,03	1	S	MACHO	OSCUR	23,21	45,16	48,59	7,07	1
A	O						S	MACHO	OSCUR	23,05	45,55	47,06	6,66	1
HEMBR	OSCUR	11,71	38,33	29,77	6,99	1	S	MACHO	OSCUR	20,17	35,98	37,73	6,04	1
A	O						S	MACHO	OSCUR	19,66	38,61	42,21	6,31	1
HEMBR	OSCUR	22,21	40,65	39,6	6,93	1	S	MACHO	OSCUR	14,38	28,89	30,17	6,48	1
A	O						S	MACHO	OSCUR	20,63	41,43	40,79	6,48	1
HEMBR	OSCUR	20,87	41,08	22,06	6,46	1	S	MACHO	OSCUR	15,91	30,61	43,63	7,13	1
A	O						S	MACHO	OSCUR	20,71	36,78	40,08	6,12	1
HEMBR	OSCUR	20,81	42,4	41,49	6,68	1	S	MACHO	OSCUR	20,58	37,73	40,38	6,27	1
A	O						S	MACHO	OSCUR	18,75	38,91	31,37	5,67	1
HEMBR	OSCUR	21,05	45,86	45,15	6,72	1	S	MACHO	OSCUR	19,18	39,91	31,95	7,27	1
A	O						S	MACHO	OSCUR	20,12	42,47	30,59	5,78	1
HEMBR	OSCUR	21,7	47,11	44,65	7,59	1	S	MACHO	OSCUR	14,59	37,67	24,6	6,7	1
A	O						S	MACHO	OSCUR	16,55	36,38	27,73	7,95	1
HEMBR	OSCUR	16,4	32,89	36,94	6,62	1	S	MACHO	OSCUR	16,02	32,42	25,52	7,42	1
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	OSCUR	18,66	41,86	38,19	5,93	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	OSCUR	18,59	41,28	40,31	6,25	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	OSCUR	18,24	36,52	41,92	6,21	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	VERDE	20,76	37,95	43,93	6,62	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	VERDE	20,03	37,68	36,09	6,71	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	VERDE	24,68	51,43	45,65	6,99	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	VERDE	22,46	40,75	38,92	6,01	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	VERDE	20,09	41,57	43,63	6,59	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					
HEMBR	VERDE	19,47	33,3	39,04	6,32	1	S	MACHO	OSCUR					
A	O						S	MACHO	OSCUR					

MACHO S	VERDE	20,68	43,6	42,59	6,82	1	MACHO S	OSCUR O	16,17	34,61	32,58	5,96	3
MACHO S	VERDE	20,17	42,27	39,4	7,01	1	MACHO S	OSCUR O	22,55	36,55	28,81	7,99	3
MACHO S	VERDE	18,93	41,66	30,36	6,82	1	MACHO S	OSCUR O	18,29	34,2	33,06	6,14	3
MACHO S	VERDE	17,51	39,87	37,92	7,07	1	MACHO S	OSCUR O	21,66	34,67	32,74	6,22	3
MACHO S	VERDE	17,03	36,76	33,97	6,95	1	MACHO S	OSCUR O	21,07	38,08	34,94	6,39	3
MACHO S	VERDE	20,91	41,5	40,16	7,71	1	MACHO S	OSCUR O	19,89	37,91	30,93	6,1	3
MACHO S	VERDE	19,9	40,49	42,01	6,7	1	MACHO S	OSCUR O	20,85	40,22	27,89	7,72	3
MACHO S	VERDE	22,05	43,44	43,96	6,69	1	MACHO S	OSCUR O	22,97	38,83	30,09	6,05	3
MACHO S	VERDE	16,74	39,39	36,24	6,65	1	MACHO S	OSCUR O	17,18	32,73	39,21	6,31	3
MACHO S	VERDE	17,79	41,35	43,75	9,63	1	MACHO S	VERDE	17,93	32,57	29,8	9,75	3
MACHO S	VERDE	15,02	37,73	36,95	6,94	1	MACHO S	VERDE	21,26	45,12	37,87	8,3	3
MACHO S	VERDE	19,28	42,69	37,98	5,99	1	MACHO S	VERDE	17,82	36,46	28,08	7,39	3
MACHO S	VERDE	17,93	39,94	39,87	7,18	1	MACHO S	VERDE	17,81	35,3	34,12	6,37	3
MACHO S	VERDE	19,95	40,09	42,38	6,98	1	MACHO S	VERDE	18,85	33,41	38,15	8,17	3
HEMBR A	OSCUR O	23,15	47,39	36,04	7,78	3	MACHO S	VERDE	19,52	41,01	31,04	7,6	3
HEMBR A	OSCUR O	18,29	37,37	34,2	7,48	3	MACHO S	VERDE	17,2	37,73	33,2	6,83	3
HEMBR A	OSCUR O	23,38	39,15	34,55	6,93	3	MACHO S	VERDE	16,83	32,74	32,72	6,83	3
HEMBR A	OSCUR O	3	44,24	34,26	6,18	3	MACHO S	VERDE	14,76	35,28	35,05	7,51	3
HEMBR A	OSCUR O	21,44	47,71	39,94	7,97	3	MACHO S	VERDE	17,76	37,66	31,81	6,22	3
HEMBR A	OSCUR O	22,1	43,54	39,09	6,74	3							
HEMBR A	OSCUR O	16,78	32,56	32,13	7,93	3							
HEMBR A	OSCUR O	8,15	40,29	31,22	6,3	3							
HEMBR A	OSCUR O	18,47	35,94	37,4	7,56	3							
HEMBR A	OSCUR O	18,8	41,37	34,29	6,49	3							
HEMBR A	VERDE	17,59	43,26	35,17	7,48	3							
HEMBR A	VERDE	18,36	28,26	37,04	5,99	3							
HEMBR A	VERDE	20,61	45,4	37,25	7,53	3							
HEMBR A	VERDE	20,42	35,79	35,71	7,24	3							
HEMBR A	VERDE	19,56	35,09	29,69	6,64	3							
HEMBR A	VERDE	17,22	35,53	31,11	5,45	3							
HEMBR A	VERDE	22	42,08	34,7	5,99	3							
HEMBR A	VERDE	6,88	38,78	36,01	6,25	3							
HEMBR A	VERDE	7,93	33,08	32,17	6,01	3							
HEMBR A	VERDE	23,11	41,58	34,58	6,9	3							
MACHO S	OSCUR O	19,28	41,45	35,61	7,08	3							

Apéndice 2: Datos de la frecuencia de los sexos en flores de *E. lilacina* por parche. (1A un día hembra, 1V un día macho etc)

PARCHE	Datos	Total
1	Suma de 1A	0
		0
	Suma de 1V-1A	17
	Suma de 2V-1A	0
	Suma de 3V	0
	Suma de 2V	1
	Suma de 1V	15
	Suma de 1V-2A	0
2	Suma de 1A	0
	Suma de 1A2	0
	Suma de 1V-1A	19
	Suma de 2V-1A	3
	Suma de 3V	0
	Suma de 2V	2
	Suma de 1V	12
	Suma de 1V-2A	0
3	Suma de 1A	5
	Suma de 1A2	5
	Suma de 1V-1A	33
	Suma de 2V-1A	0
	Suma de 3V	0
	Suma de 2V	0
	Suma de 1V	7
	Suma de 1V-2A	0
4	Suma de 1A	2
	Suma de 1A2	2
	Suma de 1V-1A	9
	Suma de 2V-1A	0
	Suma de 3V	0
	Suma de 2V	0
	Suma de 1V	8
	Suma de 1V-2A	0
5	Suma de 1A	2
	Suma de 1A2	2
	Suma de 1V-1A	34
	Suma de 2V-1A	3
	Suma de 3V	0
	Suma de 2V	3
	Suma de 1V	29
	Suma de 1V-2A	10
6	Suma de 1A	0
	Suma de 1A2	0
	Suma de 1V-1A	23
	Suma de 2V-1A	0
	Suma de 3V	0
	Suma de 2V	0
	Suma de 1V	4
	Suma de 1V-2A	4

Variación en la composición y abundancia del zooplancton por la aplicación de diferentes técnicas de muestreo

Flora Rojas

Coordinador: Alvaro Morales

La comunidad marina es muy amplia y presenta una gran diversidad en todos los niveles taxonómicos. El plancton, se define como un conjunto de organismos que andan a la deriva en el agua y que no poseen suficiente fuerza de nado para determinar su propia distribución regional, aunque esto no es un concepto rígido (Raymont 1983).

Según la duración del período de vida planctónica, el zooplancton se clasifica en dos categorías: holozooplancton que corresponde al plancton permanente y el merozooplancton que es temporal o transitorio tales como los huevos y/o estadios larvarios (Omori e Ikeda 1984). Dado a que aún dentro de una misma especie se dan diferencias en los resultados debido a que los adultos y los juveniles presentan diferentes capacidades de nado, el diseño experimental del muestreo de plancton es tan importante como el análisis y las técnicas utilizadas en el laboratorio, debido a que el muestreo provee información muy importante con respecto a la vida del plancton en la naturaleza (Omori e Ikeda 1984).

Golfo Dulce localizado en la parte sur de la costa Pacífica de Costa Rica, es una estructura de origen tectónico con forma de fiordo muy profunda en el centro (>200m). Este golfo es pequeño: aproximadamente 50 km de longitud y 10-15 km de ancho con un área superficial de 750 km². Debido a su morfología solo un limitado intercambio de agua ocurre entre Golfo Dulce y el océano; como consecuencia de esto se produce temporalmente un fondo de aguas anóxicas en la base interna, siendo así el único fiordo tropical con fondo anóxico a lo largo de la costa pacífica de América (Hebbeln *et al* 1996).

El objetivo del proyecto es analizar algunas de las diferentes técnicas de muestreo que se utilizan en los estudios ecológicos del zooplancton marino comparando la composición y abundancia de los organismos en los dos sitios estudiados, con base en la utilización de dos tipos de redes y de dos formas y dos tipos de arrastre.

Métodos

El proyecto se realizó los días 13, 14 y 15 de enero del 2000 en Golfito, localizado en Golfo Dulce. Se muestrearon dos sitios, uno denominado la estación externa de Golfito localizada frente a Playa Mona y la estación interna la cual estaba localizada frente a Playa Cacao.

Para cada muestreo se midió la salinidad con un refractómetro; la temperatura del agua, la concentración de oxígeno, el porcentaje de saturación del agua y la temperatura ambiente utilizando un medidor de oxígeno; para determinar la transparencia del agua se usó el disco de Secchi; la nubosidad, la fuerza del viento y el oleaje se determinó cualitativamente por observación. Todo esto con el fin de ver si las condiciones físicas eran semejantes entre los diferentes muestreos.

Las colectas se realizaron para los dos primeros días utilizando para cada uno de los sitios dos tipos diferentes de redes una con poro de 280 μm con abertura de 0.1885 m² de forma circular y 2.5 m de longitud y la otra con poro de 1000 μm con una abertura rectangular de 0.5 m² y de 3.5 m de longitud. Con ambas redes se realizaron dos tipos de arrastre superficial: circular y lineal, ambos aproximadamente a una velocidad de 1 nudo por un período de 5 minutos (150 m). Para el tercer día se realizó en la estación externa un arrastre de tipo vertical a una profundidad de 20 m utilizando ambas redes.

Las muestras obtenidas se depositaron en frascos con 20 ml de formalina (5%) para su preservación. En el laboratorio se fraccionaron con un separador de Folsom hasta obtener una alícuota de aproximadamente 400 individuos, los cuales se identificaron por taxas.

Del total de 31 taxas encontrados se utilizaron los grupos más importantes para el análisis comparativo. Las categorías taxonómicas fueron: Copepoda, Chaetognatha, Apendicularia, larvas Mysis, larvas Zoea, Gastropoda (Gastropoda, *Limacina sp* y Cavolinidae), Zooplancton gelatinoso (Siphonophora, Hydromedusae y Ctenophora). La categoría otros agrupa los taxas: Cladocera, Ostracoda, Salpidae, Amphipoda, Radiolaria, Nemertina, Foraminifera, larvas de: Sipuncula, peces, Cirripedia, Echinodermata y Polychaeta; Estomatopoda; huevos de: invertebrados, peces y *Nauplius* sp; juveniles de estrellas; Sergestidae y Bivalvia.

Para el análisis de los datos se utilizó el índice de Shannon-Wiener (base logarítmica 2) para determinar la diversidad con base en la concentración de individuos por metro cúbico en los dos sitios de muestreo, y se utilizó la prueba estadística t de Hutcheson para comprar éstos índices. La similitud de los taxas se analizó por medio del índice de Morisita basado también en las concentraciones. Las diferencias entre los sitios y el tipo de red y de arrastre se analizaron por medio de la prueba estadística G basado en el número de individuos contados en las alícuotas.

Resultados

Las condiciones ambientales observadas (Cuadro 1) son muy semejantes los tres días de trabajo en las dos estaciones; para la estación interna de Golfito se obtuvieron menores transparencias del agua debido a los sedimentos mientras que para la estación externa son números mayores que parecen variar un poco para el tercer día. Según la similitud de las condiciones se espera que los resultados obtenidos sean influenciados mayormente por la metodología empleada.

El taxa más abundante en los muestreos corresponde a los copépodos a excepción del arrastre con la red de 1000 μm en la estación interna donde más bien predominaron las larvas mysis y en segundo lugar las larvas zoeas. Los taxas más abundantes en segundo lugar para las estaciones son: los gastrópodos en los arrastres verticales con ambos tipos de redes; los chaetognatos para la estación externa con la red de 280 μm en los arrastres circular y lineal y en la estación interna con el mismo tipo de red pero solo para el circular donde fueron igualmente abundantes que las larvas mysis; el zooplancton gelatinoso para el arrastre lineal con la red de 280 μm en la estación externa y con la de 1000 μm en la interna; las larvas mysis en la estación interna con la red de 1000 μm en el arrastre lineal (Fig. 1: a, b y Fig. 2: a, b).

Según el índice de Shannon-Wiener (Cuadro 2) hay una mayor diversidad para ambos tipos de redes en la estación interna ($t_{280\mu\text{m}}=5.02$, $gl=6385$, $p<0.001$; $t_{1000\mu\text{m}}=6.10$, $gl=286$, $p<0.001$). También se observa que con la red de 1000 μm hay una mayor diversidad que con la red de 280 μm .

El índice de Morisita muestra que se obtuvo una muestra más uniforme entre las dos estaciones al coleccionar con la red de 280 μm ($C=0.99$) que con la de 1000 μm ($C=0.73$).

Para la mayoría de los taxas estudiados el número de individuos es mayor en la estación interna de Golfito (Cuadro 3), por otro lado, el Zooplancton gelatinoso es más abundante en la mayoría de los muestreos para la estación externa. El único taxa que no varía significativamente entre las dos estaciones es Gastropoda (para el muestreo con la red de 280 μm en arrastre lineal).

Según el tipo de red y el tipo de arrastre, el número total de taxas encontrados en cada estación no varía significativamente (Fig. 3; $\chi^2_{\text{interno}}=1.16$, $gl=1$, $p=0.28$; $\chi^2_{\text{externo}}=1.30$, $gl=2$, $p=0.52$), sin embargo se observó que para ambas estaciones con la red de 280 μm se capturaron más taxas en el arrastre circular y con la de 1000 μm en el lineal, además en el arrastre vertical hubo más taxas que en los otros tipos de arrastre.

Para la comparación entre los dos tipos de redes según la estación y el tipo de arrastre (Cuadro 4) se encontró que para Gastropoda, larvas Zoeas y Zooplancton gelatinoso con la red de 1000 μm en ambas estaciones con los arrastres circulares y lineales se coleccionaron un mayor número de individuos y en el caso contrario, para Copepoda y el taxa otros se obtuvieron más individuos con la red de 280 μm . Para los demás taxas las diferencias observadas indican una mayor cantidad de individuos en la red de 1000 μm , sin embargo es muy variable el patrón del número de individuos con un mismo tipo de red y de arrastre para cada estación.

Los patrones del número de individuos por taxa según el tipo de arrastre para ambas estaciones con los diferentes tipos de redes son muy variables (Cuadro 5). En el caso del taxa otros solo se observan diferencias en la estación externa con ambos tipos de redes obteniéndose más individuos con el arrastre vertical, bajo estas mismas condiciones para Chaetognatha se obtuvo más individuos con el arrastre circular. Los demás taxas no muestran un patrón claro en el que se distinga un tipo de arrastre particular mejor que los demás para capturar más individuos.

Discusión

Los copépodos son los constituyentes más abundantes y pueden llegar a representar hasta un 80% de la comunidad (Omori e Ikeda 1984) por lo que es de esperar que en los muestreos sean predominantes. Para la estación interna la predominancia de larvas se puede deber a que esta zona está más influenciada por el manglar donde se establecen las larvas para desarrollarse (A. Morales com. pers.).

Debido a que los copépodos son predominantes en las muestras de plancton, en las áreas donde son muy abundantes disminuyen los índices de diversidad (A. Morales com. pers.) así, en la estación interna se observa una distribución más homogénea de los organismos por taxa dado a que aquí los copépodos son menos abundantes según las concentraciones obtenidas. También influye en una menor diversidad en la estación externa factores como el taxa Chaetognatha que fue más abundante que en la interna y junto a esto que taxas como larvas Zoeas y Mysis fueron más bien escasos.

La uniformidad de las muestras en la red de 280 μm puede deberse a su capacidad de capturar y retener una mayor variedad de organismos de diferentes tamaños mientras que en la red de 1000 μm los organismos con tamaño más reducido tienen mayores posibilidades de escapar.

Para la mayoría de los taxas se observó un mayor número de individuos en la estación interna de Golfito posiblemente por la influencia del manglar como sitio de desove y criadero de algunas especies de crustáceos y también por la mayor cantidad de detritus debido a la cercanía a la costa lo que atraería organismos que utilizan este recurso así como a sus respectivos depredadores (Rojas 1999). En el caso del zooplancton gelatinoso su mayor distribución en la estación

externa de Golfito puede deberse a que en algunas especies de cnidarios la distribución está sujeta a condiciones definidas relacionadas con su tolerancia a diferencias en salinidad, temperatura, densidad, preferencia de alimento entre otras por lo que están asociadas a masas de aguas y corrientes (Segura 1991).

Como la distribución del plancton en el océano depende de muchos factores variables como la intensidad de luz, salinidad, temperatura, turbidez y corrientes (Raymont 1983), y las observaciones de las condiciones ambientales indican ser muy semejantes para ambas estaciones se podría explicar el hecho de que el número total de taxas no varía por falta de un rango mayor que permita más microhábitats para los sitios de los muestreos superficiales y vertical.

Las diferencias en el número de individuos por los tipos de redes se ven afectados por diversos factores como el tamaño del poro donde uno pequeño es más efectivo para capturar organismos, sin embargo es importante destacar que un organismo no necesariamente va a ser retenido ya que pueden escapar a través de los poros dependiendo del material de la red y el tamaño de éste. Los organismos con formas irregulares, apéndices salientes y ángulos agudos son más retenidos que aquellos con formas resbaladizas, esféricos y de superficie lisa. También afecta la capacidad de evasión de los organismos móviles los cuales, al mismo tiempo son los menos numerosos (Boltovskoy 1981).

Para el Zooplancton gelatinoso se explica que sea más efectiva la red de 1000 μm pues posee una abertura más grande con lo que menos individuos pueden escapar, ya que éstos como muchos otros invertebrados planctónicos pueden detectar los cambios de presión, en los diferentes casos lo pueden realizar por medio de estatocistos, setas sensoriales, apéndices u órganos visuales. En los organismos con hábitos gregarios influye el factor adicional de una posible reacción por contagio, comportamiento que se conoce en peces y algunos crustáceos planctónicos (Raymont 1983). En el caso contrario la red de 280 μm es más efectiva para colectar copépodos por su tamaño reducido pues la mayoría de estos animales presentan tamaños que oscilan entre menos de 1 mm y 5 mm (Barnes 1996).

La variabilidad de la efectividad de los tipos arrastres es algo compleja, las características biológicas de cada especie y aún dentro de una en específico varía considerablemente pues adultos, juveniles y larvas poseen capacidades de nado, depredadores y hábitos alimenticios diferentes (Omori e Ikeda 1984), de esta forma, la distribución horizontal y vertical son cambiantes para los taxas. En algunas especies existe la migración vertical diurna que puede deberse a diferentes causas, una podría ser para evitar la depredación dado a que en la superficie se tiene una mejor percepción y la otra para buscar intensidades lumínicas favorables (Kerfoot 1980).

Debido a que la distribución del plancton es en parches (Greenblatt 1982), en un arrastre lineal hay más probabilidad de pasar por diferentes parches que en uno circular donde el desplazamiento es 0 y se podría estar muestreando en uno o pocos parches (A. Morales com. pers.). A este factor se suma la capacidad de las redes por el tamaño del poro que determina la cantidad y el tamaño de los organismos retenidos además del tamaño y la forma de la abertura (redonda-pequeña y rectangular-grande) que por razones hidrodinámicas marcan diferencias en la eficiencia del muestreo (Boltovskoy 1981). Por esta razón, la red de 280 μm al presentar una abertura más reducida que la de 1000 μm puede ser más efectiva para arrastres circulares y la segunda para los lineales.

Como conclusión, según la metodología empleada se encontró variación en la composición y abundancia del zooplancton. Para este estudio en general se observó un mayor número de individuos en la estación interna de Golfito. Con el uso de la red de 1000 μm se obtuvieron más organismos como zooplancton gelatinoso que posee grandes capacidades de evasión de las redes, mientras que con la de 280 μm hubo una mayor cantidad de organismos de tamaño pequeño como los copépodos. La composición de individuos por el tipo de arrastre varía considerablemente debido a las características biológicas de cada taxa.

Con todo lo anterior se amplía la visión para comprender que para hacer frente a los problemas relacionados con el comportamiento del plancton en el mar, es necesario utilizar más de un método de muestreo (Omori e Ikeda 1984).

Bibliografía

- Barnes R. 1996. Zoología de los Invertebrados. 6^{ta} ed. McGraw-Hill Interamericana. Méjico. 1114 p.
- Boltovskoy D. (ed). 1981. Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton marino. Publicación especial del INIDEP. Argentina. 936 p.
- Greenblatt P.R. 1982. Small-scale horizontal distributions of Zooplancton taxa. *Marine Biology*, 67:97-111.
- Hebbeln D. D. Beese y J. Cortés. 1996 Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44, Suppl. 3:1-10.
- Kerfoot W.C. (ed). 1980. Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. Vol III. University Press of New England. Inglaterra. 792 p.
- Omori M. y T. Ikeda. 1984. Methods in Marine Zooplankton Ecology. John Wiley & Sons, Inc. EEUU. 332 p.
- Rojas Y. 1999. Composición y abundancia de zooplancton marino en dos sitios: un análisis metodológico. Curso de Biología de Campo. U.C.R. (mimeografiado). Pp 85-92.
- Raymont J. 1983. Plankton and Productivity in the Oceans. 2^{da} ed. Vol II. Pergamon Press. Gran Bretaña. 824 p.

Segura L. 1991. Medusas (Cnidaria: Hydrozoa y Scyphozoa) de la región del Domo de Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 39(1):159-163.

Cuadro 1. Condiciones del tiempo para los sitios en estudio. Golfito, 2000.

Día	Estación	Salinidad	Temperatura	Oxígeno	% Saturación	Transparencia	Nubosidad
1	Externa	28	28	7.5+/-0.05	110+/- 0.5	17.7	1/8
2	Externa	29	28.1	7.40+/-0.05	111.5+/-0.5	12.8	1/8
3	Externa	30	28.2	7.45+/-0.05	112.5+/-0.5	8.9	¼
1	Interna	29	28.1	7.65+/-0.05	116	5.3	7/8
2	Interna	28	28.4	7.63+/-0.05	115+/-0.5	5.35	1/2

Cuadro 2. Valores del índice de Shannon-Wiener e índice de equitatividad para los sitios de muestreo según tipo de red. Golfito, 2000.

Estación externa			Estación interna		
	Red 1000 µm	Red 280 µm		Red 1000 µm	Red 280 µm
H'	2.29	1.82	H'	3.37	2.09
J	0.46	0.37	J	0.68	0.42

Cuadro 3. Valores de la prueba G y las probabilidades (gl=1) para los taxas estudiados al comparar las estaciones (interna vs externa) para cada tipo de red según el tipo de arrastre. Golfito 2000.

Taxa	Red 1000 µm				Red 280 µm			
	Circular		Lineal		Circular		Lineal	
	G	P	G	P	G	P	G	P
Copepoda	148.69	<0.001	274.14	<0.001	413.69	<0.001	255.68	<0.001
Chaetognatha	52.88	<0.001	28.39	<0.001	73.34	<0.001	28.90	<0.001
Apendicularia	10.85	0.001	28.71	<0.001	6.55	<0.001	12.79	<0.001
Zoeas	48.83	<0.001	77.04	<0.001	6.01	<0.001	18.84	<0.001
Mysis	59.30	<0.001	6.03	0.014	25.54	<0.001	5.80	0.02
Gastropoda	5.73	0.017	36.61	<0.001	18.00	<0.001	0.27	0.60
Zooplancton gelatinoso	4.46	0.035	59.16	<0.001	17.30	<0.001	11.47	<0.001
Otros	60.40	<0.001	156.64	<0.001	143.04	<0.001	9.029	0.003

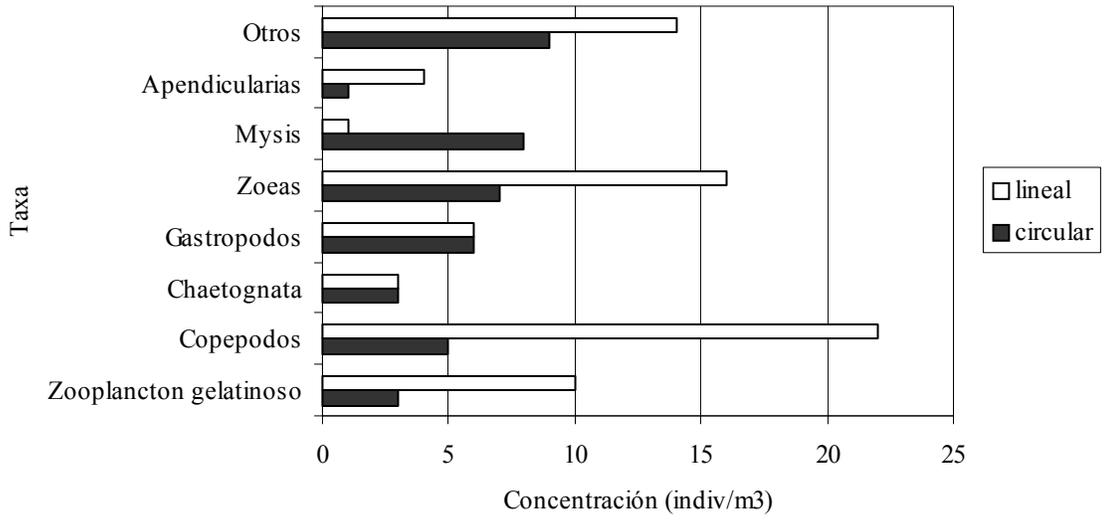
Cuadro 4. Valores de la prueba G y las probabilidades ($gl=1$) para los taxas estudiados al comparar los tipos de redes (280 μm vs 1000 μm) para cada estación según el tipo de arrastre. Golfito 2000.

Taxa	Estación externa						Estación interna			
	Circular		Lineal		Vertical		Circular		Lineal	
	G	P	G	p	G	P	G	p	G	p
Copepoda	13.52	<0.001	5.20	0.023	0.63	0.429	119.26	<0.001	0.19	0.661
Chaetognatha	1.52	0.217	1.80	0.179	15.73	<0.001	0.65	0.420	1.94	0.164
Apendicularia	4.64	0.031	1.05	0.306	0.03	0.869	0.36	0.548	28.95	<0.001
Zoeas	45.86	<0.001	0.48	<0.001	1.60	0.205	46.66	<0.001	74.68	<0.001
Mysis	1.18	0.278	43.51	0.374	5.56	0.018	18.62	<0.001	0.42	0.516
Gastropoda	20.73	<0.001	14.92	<0.001	0.11	0.734	37.93	<0.001	32.15	<0.001
Zooplankton gelatinoso	22.05	<0.001	8.55	0.003	0.003	0.986	28.94	<0.001	23.19	<0.001
Otros	28.95	<0.001	15.65	<0.001	14.01	<0.001	6.94	0.008	88.16	<0.001

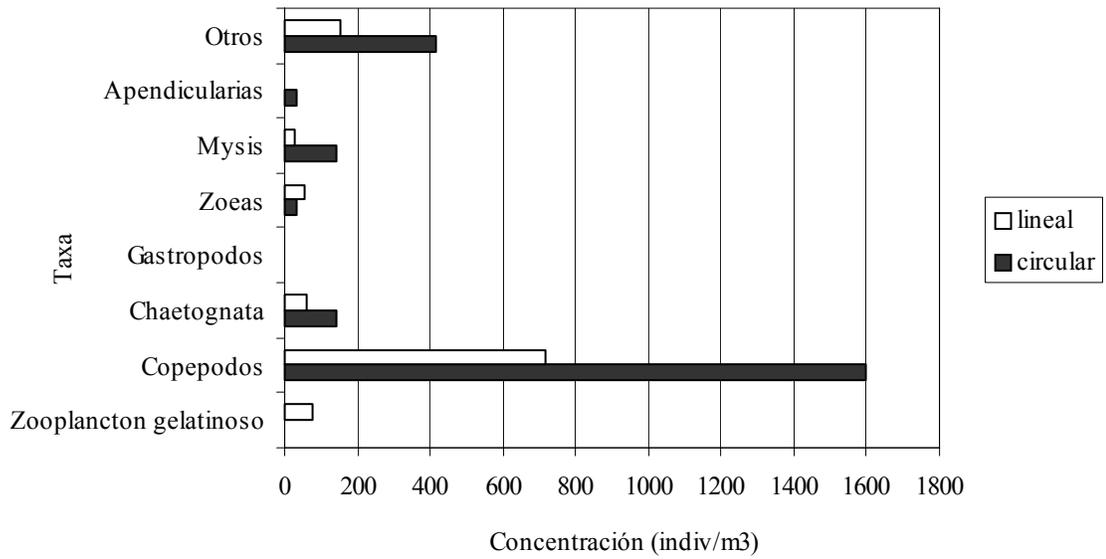
Cuadro 5. Valores de la prueba G y las probabilidades para los taxas estudiados al comparar los tipos de arrastre para cada estación (externa: circular vs lineal vs vertical; interna: circular vs lineal) según el tipo de red. Golfito 2000.

Taxa	Estación externa*				Estación interna°			
	Red 1000 μm		Red 280 μm		Red 1000 μm		Red 280 μm	
	G	P	G	P	G	P	G	P
Copepoda	4.23	0.121	30.08	<0.001	20.24	<0.001	0.72	0.723
Chaetognatha	18.16	<0.001	43.10	<0.001	2.43	0.119	0.84	0.846
Apendicularia	2.10	0.350	14.15	0.001	4.59	0.032	0.20	0.204
Zoeas	23.09	<0.001	3.06	0.217	2.05	0.152	0.004	0.005
Mysis	8.81	0.012	0.66	0.718	43.61	<0.001	0.22	0.024
Gastropoda	0.79	0.673	38.23	<0.001	1.34	0.013	0.49	0.488
Zooplankton gelatinoso	4.68	0.097	7.08	0.029	0.25	0.044	<0.001	<0.001
Otros	52.98	<0.001	259.35	<0.001	2.38	0.132	0.30	0.298

* $gl=2$, ° $gl=1$

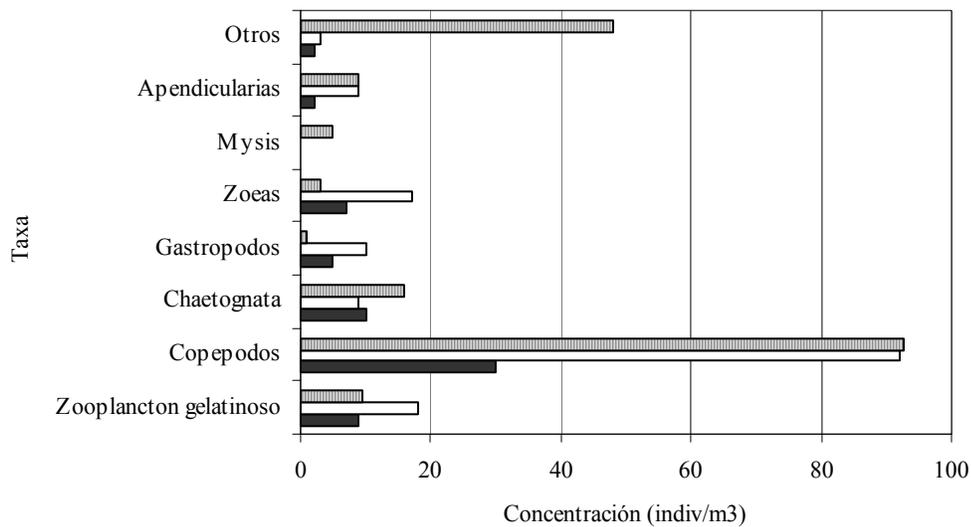


a

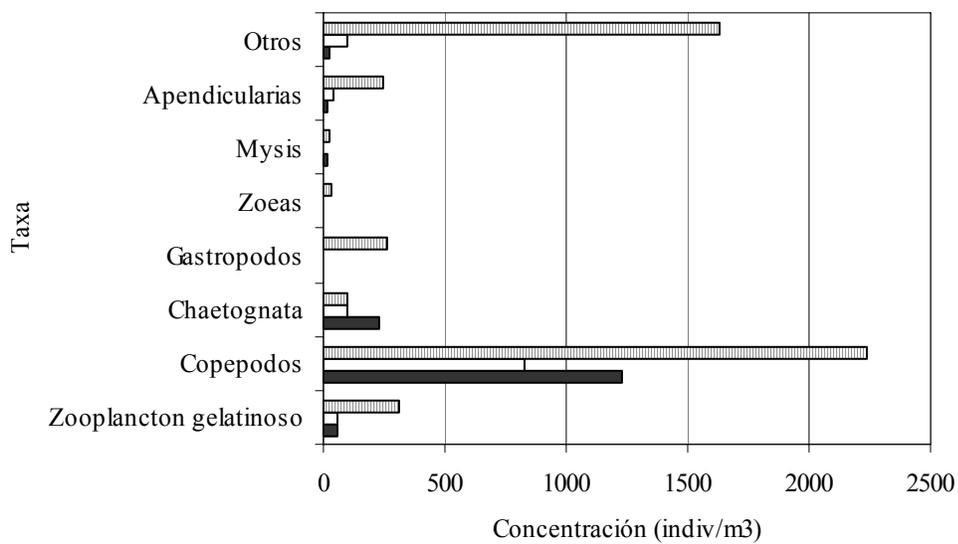


b

Fig. 1. Concentraciones de individuos por grupos más importantes según tipo de arrastre para la estación interna. Golfo de México, 2000. A=red de 1000 µm, B=red de 280 µm.



a



b

Fig. 2. Concentraciones de individuos por grupos más importantes según tipo de arrastre para la estación externa. Golfito, 2000. A=red de 1000 μ m, B=red de 280 μ m.

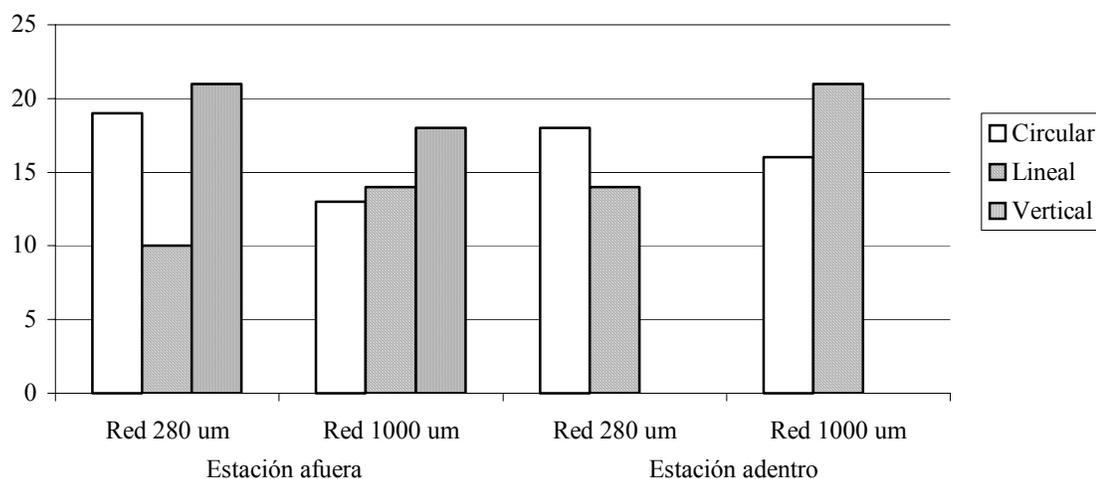


Fig. 3. Número de taxos por sitio según tipo de red y tipo de arrastre. Golfo de Itto, 2000.

Anexo

TAXA	RED.MICRA	ESTACION	ARRASTRE	TOTAL (indv.x alicuota)	CONCENTRACIÓN (indv/m ³)
COPEPODO	1000	1	CIRCULAR	145	30
CLADOCERO	1000	1	CIRCULAR	0	0
OSTRACODO	1000	1	CIRCULAR	0	0
CHAETOGN.	1000	1	CIRCULAR	50	10
HIDROMED	1000	1	CIRCULAR	27	6
SIPHONOP	1000	1	CIRCULAR	0	0
APENDICUL	1000	1	CIRCULAR	10	2
SALPAS	1000	1	CIRCULAR	0	0
CTENOFOR	1000	1	CIRCULAR	12	3
GASTROPO	1000	1	CIRCULAR	22	5
CAVOLINIDAE	1000	1	CIRCULAR	1	0
AMPHIPODA	1000	1	CIRCULAR	2	0
RADIOLARIOS	1000	1	CIRCULAR	0	0
NEMERTINO	1000	1	CIRCULAR	0	0
FORAMINIFE	1000	1	CIRCULAR	0	0
L.CANGREJO	1000	1	CIRCULAR	35	7
L.CAMARON	1000	1	CIRCULAR	1	0
L.PECES	1000	1	CIRCULAR	2	0
L.EQUINOD.	1000	1	CIRCULAR	0	0
L.POLIQUETOS	1000	1	CIRCULAR	1	0
L.ESTOMATO	1000	1	CIRCULAR	0	0
HUEV.INVER	1000	1	CIRCULAR	0	0
HUEV.PECES	1000	1	CIRCULAR	2	0
NAUPLIUS	1000	1	CIRCULAR	0	0
JUV.ESTRE	1000	1	CIRCULAR	0	0
SERGESTIDAE	1000	1	LINEAL	2	1
COPEPODO	1000	1	LINEAL	220	92
CLADOCERO	1000	1	LINEAL	0	0
OSTRACODO	1000	1	LINEAL	1	0

CHAETOGN.	1000	1	LINEAL	22	9
HIDROMED	1000	1	LINEAL	39	16
SIPHONOP	1000	1	LINEAL	2	1
APENDICUL	1000	1	LINEAL	21	9
SALPAS	1000	1	LINEAL	0	0
CTENOFOR	1000	1	LINEAL	3	1
GASTROPO	1000	1	LINEAL	19	8
CAVOLINIDAE	1000	1	LINEAL	5	2
AMPHIPODA	1000	1	LINEAL	0	0
FORAMINIFE	1000	1	LINEAL	0	0
L.CANGREJO	1000	1	LINEAL	41	17
L.CAMARON	1000	1	LINEAL	1	0
L.PECES	1000	1	LINEAL	0	0
L.EQUINOD.	1000	1	LINEAL	0	0
L.POLIQUETOS	1000	1	LINEAL	0	0
L.ESTOMATO	1000	1	LINEAL	0	0
HUEV.INVER	1000	1	LINEAL	2	1
HUEV.PECES	1000	1	LINEAL	2	1
NAUPLIUS	1000	1	LINEAL	0	0
JUV.ESTRE	1000	1	LINEAL	0	0
COPEPODO	280	1	CIRCULAR	279	1231
CLADOCERO	280	1	CIRCULAR	5	22
OSTRACODO	280	1	CIRCULAR	4	18
CHAETOGN.	280	1	CIRCULAR	52	230
HIDROMED	280	1	CIRCULAR	12	53
SIPHONOP	280	1	CIRCULAR	1	4
APENDICUL	280	1	CIRCULAR	4	18
SALPAS	280	1	CIRCULAR	1	4
CTENOFOR	280	1	CIRCULAR	0	0
GASTROPO	280	1	CIRCULAR	0	0
CAVOLINIDAE	280	1	CIRCULAR	4	18
AMPHIPODA	280	1	CIRCULAR	0	0
RADIOLARIOS	280	1	CIRCULAR	8	35
NEMERTINO	280	1	CIRCULAR	1	4
FORAMINIFE	280	1	CIRCULAR	2	9
L.CANGREJO	280	1	CIRCULAR	2	9
L.CAMARON	280	1	CIRCULAR	4	18
L.PECES	280	1	CIRCULAR	2	9
L.EQUINOD.	280	1	CIRCULAR	2	9
L.POLIQUETOS	280	1	CIRCULAR	0	0
L.ESTOMATO	280	1	CIRCULAR	1	4
HUEV.INVER	280	1	CIRCULAR	0	0
HUEV.PECES	280	1	CIRCULAR	19	84
NAUPLIUS	280	1	CIRCULAR	9	40
JUV.ESTRE	280	1	CIRCULAR	0	0
SERGESTIDAE	280	1	LINEAL	0	0
COPEPODO	280	1	LINEAL	193	852
CLADOCERO	280	1	LINEAL	2	9
OSTRACODO	280	1	LINEAL	0	0
CHAETOGN.	280	1	LINEAL	23	102
HIDROMED	280	1	LINEAL	13	57
SIPHONOP	280	1	LINEAL	0	0
APENDICUL	280	1	LINEAL	10	44
SALPAS	280	1	LINEAL	0	0
CTENOFOR	280	1	LINEAL	0	0
GASTROPO	280	1	LINEAL	0	0
CAVOLINIDAE	280	1	LINEAL	2	9
AMPHIPODA	280	1	LINEAL	0	0
FORAMINIFE	280	1	LINEAL	0	0
L.CANGREJO	280	1	LINEAL	0	0
L.CAMARON	280	1	LINEAL	2	9
L.PECES	280	1	LINEAL	0	0

L.EQUINOD.	280	1	LINEAL	0	0
L.POLIQUETOS	280	1	LINEAL	0	0
L.ESTOMATO	280	1	LINEAL	3	13
HUEV.INVER	280	1	LINEAL	0	0
HUEV.PECES	280	1	LINEAL	16	71
NAUPLIUS	280	1	LINEAL	2	9
JUV.ESTRE	280	1	LINEAL	0	0
SERGESTIDAE	1000	2	CIRCULAR	0	0
COPEPODO	1000	2	CIRCULAR	24	5
CLADOCERO	1000	2	CIRCULAR	0	0
NEMERTINO	1000	0	CIRCULAR	0	0
OSTRACODO	1000	2	CIRCULAR	1	0
CHAETOGN.	1000	2	CIRCULAR	16	3
HIDROMED	1000	2	CIRCULAR	7	1
SIPHONOP	1000	2	CIRCULAR	7	1
LIMACINA	1000	2	CIRCULAR	0	0
APENDICUL	1000	2	CIRCULAR	4	1
BIVALVOS	1000	2	CIRCULAR	0	0
SALPAS	1000	2	CIRCULAR	2	0
CTENOFOR	1000	2	CIRCULAR	0	0
GASTROPO	1000	2	CIRCULAR	28	6
CAVOLINIDAE	1000	2	CIRCULAR	2	0
AMPHIPODA	1000	2	CIRCULAR	1	0
FORAMINIFE	1000	2	CIRCULAR	0	0
L.CANGREJO	1000	2	CIRCULAR	32	7
L.SIPUNCULIDO	1000	2	CIRCULAR	0	0
L.CAMARON	1000	2	CIRCULAR	36	8
L.PECES	1000	2	CIRCULAR	0	0
L.EQUINOD.	1000	2	CIRCULAR	1	0
L.POLIQUETOS	1000	2	CIRCULAR	1	0
L.ESTOMATO	1000	2	CIRCULAR	0	0
HUEV.INVER	1000	2	CIRCULAR	44	9
HUEV.PECES	1000	2	CIRCULAR	3	1
NAUPLIUS	1000	2	CIRCULAR	0	0
JUV.ESTRE	1000	2	CIRCULAR	0	0
COPEPODO	1000	2	LINEAL	106	22
CLADOCERO	1000	2	LINEAL	2	0
OSTRACODO	1000	2	LINEAL	0	0
CHAETOGN.	1000	2	LINEAL	16	3
HIDROMED	1000	2	LINEAL	24	5
SIPHONOP	1000	2	LINEAL	12	3
APENDICUL	1000	2	LINEAL	20	4
SALPAS	1000	2	LINEAL	2	0
CTENOFOR	1000	2	LINEAL	8	2
GASTROPO	1000	2	LINEAL	17	4
CAVOLINIDAE	1000	2	LINEAL	10	2
L.CIRRIPEIDIO	1000	2	LINEAL	0	0
AMPHIPODA	1000	2	LINEAL	24	5
PTEROPODOS	1000	2	LINEAL	0	0
FORAMINIFE	1000	2	LINEAL	6	1
L.CANGREJO	1000	2	LINEAL	75	16
L.CAMARON	1000	2	LINEAL	6	1
L.PECES	1000	2	LINEAL	0	0
L.CIRRIPEIDIO	1000	2	LINEAL	0	0
L.EQUINOD.	1000	2	LINEAL	1	0
L.POLIQUETOS	1000	2	LINEAL	2	0
L.ESTOMATO	1000	2	LINEAL	1	0
HUEV.INVER	1000	2	LINEAL	27	6
HUEV.PECES	1000	2	LINEAL	1	0
NAUPLIUS	1000	2	LINEAL	1	0
JUV.ESTRE	1000	2	LINEAL	3	1
SERGESTIDAE	280	2	CIRCULAR	0	0

COPEPODO	280	2	CIRCULAR	362	1598
CLADOCERO	280	2	CIRCULAR	21	93
NEMERTINO	280	2	CIRCULAR	1	4
OSTRACODO	280	2	CIRCULAR	25	110
CHAETOGN.	280	2	CIRCULAR	32	141
HIDROMED	280	2	CIRCULAR	1	4
SIPHONOP	280	2	CIRCULAR	0	0
LIMACINA	280	2	CIRCULAR	2	9
APENDICUL	280	2	CIRCULAR	7	31
BIVALVOS	280	2	CIRCULAR	1	4
SALPAS	280	2	CIRCULAR	0	0
CTENOFOR	280	2	CIRCULAR	0	0
GASTROPO	280	2	CIRCULAR	0	0
CAVOLINIDAE	280	2	CIRCULAR	8	35
AMPHIPODA	280	2	CIRCULAR	0	0
FORAMINIFE	280	2	CIRCULAR	2	9
L.CANGREJO	280	2	CIRCULAR	8	35
L.SIPUNCULIDO	280	2	CIRCULAR	2	9
L.CAMARON	280	2	CIRCULAR	32	141
L.PECES	280	2	CIRCULAR	2	9
L.EQUINOD.	280	2	CIRCULAR	0	0
L.POLIQUETOS	280	2	CIRCULAR	3	13
L.ESTOMATO	280	2	CIRCULAR	0	0
HUEV.INVER	280	2	CIRCULAR	0	0
HUEV.PECES	280	2	CIRCULAR	25	110
NAUPLIUS	280	2	CIRCULAR	3	13
JUV.ESTRE	280	2	CIRCULAR	0	0
COPEPODO	280	2	LINEAL	163	719
CLADOCERO	280	2	LINEAL	9	40
OSTRACODO	280	2	LINEAL	4	18
CHAETOGN.	280	2	LINEAL	14	62
HIDROMED	280	2	LINEAL	18	79
SIPHONOP	280	2	LINEAL	0	0
APENDICUL	280	2	LINEAL	1	4
SALPAS	280	2	LINEAL	0	0
CTENOFOR	280	2	LINEAL	0	0
GASTROPO	280	2	LINEAL	0	0
CAVOLINIDAE	280	2	LINEAL	3	13
L.CIRRIPIEDIO	280	2	LINEAL	1	4
AMPHIPODA	280	2	LINEAL	0	0
PTEROPODOS	280	2	LINEAL	9	40
FORAMINIFE	280	2	LINEAL	0	0
L.CANGREJO	280	2	LINEAL	13	57
L.CAMARON	280	2	LINEAL	6	26
L.PECES	280	2	LINEAL	0	0
L.CIRRIPIEDIO	280	2	LINEAL	3	13
L.EQUINOD.	280	2	LINEAL	0	0
L.POLIQUETOS	280	2	LINEAL	0	0
L.ESTOMATO	280	2	LINEAL	0	0
HUEV.INVER	280	2	LINEAL	0	0
HUEV.PECES	280	2	LINEAL	5	22
NAUPLIUS	280	2	LINEAL	1	4
JUV.ESTRE	280	2	LINEAL	0	0
COPEPODO	1000	1	VERTICAL	116	93
CLADOCERO	1000	1	VERTICAL	9	7
OSTRACODO	1000	1	VERTICAL	1	1
CHAETOGN.	1000	1	VERTICAL	20	16
HIDROMED	1000	1	VERTICAL	8	6
SIPHONOP	1000	1	VERTICAL	4	3
APENDICUL	1000	1	VERTICAL	11	9
SALPAS	1000	1	VERTICAL	1	1
CTENOFOR	1000	1	VERTICAL	4	3

GASTROPO	1000	1	VERTICAL	1	1
CAVOLINIDAE	1000	1	VERTICAL	18	14
AMPHIPODA	1000	1	VERTICAL	0	0
RADIOLARIOS	1000	1	VERTICAL	0	0
NEMERTINO	1000	1	VERTICAL	0	0
FORAMINIFE	1000	1	VERTICAL	15	12
L.CANGREJO	1000	1	VERTICAL	4	3
L.CAMARON	1000	1	VERTICAL	6	5
L.PECES	1000	1	VERTICAL	6	5
L.EQUINOD.	1000	1	VERTICAL	1	1
L.POLIQUETOS	1000	1	VERTICAL	2	2
L.ESTOMATO	1000	1	VERTICAL	0	0
HUEV.INVER	1000	1	VERTICAL	0	0
HUEV.PECES	1000	1	VERTICAL	3	2
NAUPLIUS	1000	1	VERTICAL	0	0
JUV.ESTRE	1000	1	VERTICAL	0	0
SERGESTIDAE	1000	1	VERTICAL	0	0
COPEPODO	280	1	VERTICAL	264	2241
CLADOCERO	280	1	VERTICAL	12	102
OSTRACODO	280	1	VERTICAL	31	263
CHAETOGN.	280	1	VERTICAL	12	102
HIDROMED	280	1	VERTICAL	25	212
SIPHONOP	280	1	VERTICAL	3	25
APENDICUL	280	1	VERTICAL	29	246
SALPAS	280	1	VERTICAL	3	25
CTENOFOR	280	1	VERTICAL	12	102
GASTROPO	280	1	VERTICAL	31	263
CAVOLINIDAE	280	1	VERTICAL	12	102
AMPHIPODA	280	1	VERTICAL	25	212
RADIOLARIOS	280	1	VERTICAL	3	25
NEMERTINO	280	1	VERTICAL	29	246
FORAMINIFE	280	1	VERTICAL	3	25
L.CANGREJO	280	1	VERTICAL	4	34
L.CAMARON	280	1	VERTICAL	3	25
L.PECES	280	1	VERTICAL	7	59
L.EQUINOD.	280	1	VERTICAL	0	0
L.POLIQUETOS	280	1	VERTICAL	0	0
L.ESTOMATO	280	1	VERTICAL	0	0
HUEV.INVER	280	1	VERTICAL	45	382
HUEV.PECES	280	1	VERTICAL	11	93
NAUPLIUS	280	1	VERTICAL	8	68
JUV.ESTRE	280	1	VERTICAL	0	0
SERGESTIDAE	280	1	VERTICAL	0	0

Factores que influyen en la orientación de escape de *Bufo melanochloris* (Anura: Bufonidae)

Julissa Rojas

Coordinador: Gerardo Chaves.

La clase Amphibia, comprende alrededor de 4550 especies, dentro de las cuales se encuentran las ranas, los sapos, las salamandras y los caecilidos. Estos animales, conforman uno de los grupos de vertebrados con mayor capacidad adaptativa, siendo posible encontrarlos en casi cualquier ambiente, principalmente en los bosques tropicales húmedos y subtropicales (Stebbins y Cohen 1995).

Dentro de los anfibios, uno de los grupos más estudiados es el orden de los Anuros (ranas y sapos), debido principalmente a la diversidad, abundancia y la complejidad en el comportamiento que presentan. Con respecto al comportamiento de este grupo de anfibios, uno de los puntos que más llama la atención a los investigadores, es la formación de áreas de percha utilizadas con fines de alimentación y de reproducción, que funcionan como verdaderos territorios, y dentro de los cuales, es posible encontrar a los mismos individuos repetidas veces (Stebbins y Cohen 1995).

Estudios realizados por Dole 1972, Taylor y Adler 1973, Stebbins y Cohen 1995, demuestran la existencia de mecanismos de orientación en anfibios, los cuales se basan en: 1) la utilización de algún tipo de luz proveniente del cielo, como el sol, la luna o las estrellas; 2) la familiaridad que tengan los individuos con el área que habitan y 3) la utilización de orientación magnética.

Partiendo como punto de referencia, de la existencia de estos estudios, en los cuales los anfibios tienen la capacidad de orientarse espacialmente hacia los sitios de percha y áreas conocidas; el objetivo de este trabajo, es tratar de determinar cuales de los factores citados anteriormente, influyen directamente sobre la orientación de escape en la especie *Bufo melanochloris*.

Métodos

Este estudio se llevó a cabo durante los días 20, 21 y 22 de Enero del 2000 en la Quebrada La Cañaza y en otra quebrada ubicada camino a playa Cacao, ambas localizadas en la ciudad de Golfito.

Durante el primer día de trabajo, se procedió a la captura de los individuos que se encontraban en los playones a orillas de la quebrada La Cañaza, cada uno se colocó dentro de una bolsa plástica y se ubicó nuevamente en el sitio en que había sido encontrado, con el fin de disminuir el efecto estrés.

Minutos después de la captura, se procedió a atar un hilo en el abdomen de cada individuo, lo suficiente largo para poder manipular el animal desde una distancia considerable. La función que cumplía el hilo era la de evitar que el animal se fugara y permitir observar la dirección final de cada salto que éste hiciera.

Una vez atados, se procedió a liberar a los sapos en 4 direcciones diferentes en los siguientes sitios: la orilla en que se encontró el sapo, la vegetación de esta orilla, el lado opuesto al playón en el que se encontró el sapo, y la vegetación de ese lado. Se trazaron 4 cuadrantes en los cuales el número 1 estaba en dirección hacia la vegetación, el número 2 se hallaba a la derecha del 1, el número tres se encontraba en dirección hacia el agua (quebrada) y el número 4 hacia la izquierda del número 1; todos estos con respecto a la orilla en que se encontró el sapo. Al trasladarse a la orilla opuesta, se mantuvo la misma ubicación para los cuadrantes, pero con respecto a la orilla original, es así como aquí el cuadrante 1 correspondía al agua y no a la vegetación.

Cada individuo fue liberado una vez hacia cada dirección en cada sitio y se anotó el número del cuadrante hacia el cual daba el salto.

Durante el segundo día de toma de datos, nuevamente se capturaron sapos en la quebrada La Cañaza, cada sapo se colocó dentro de una bolsa y se trasladaron a la quebrada camino a playa Cacao, en donde con el uso de una brújula se tomó la dirección en grados hacia donde saltaba cada individuo, esto con el fin de determinar si el desconocimiento del área afectaba la dirección de los saltos. En éste lugar solamente se colocó los sapos en una de las orillas y en la vegetación de este mismo lado.

Por último, durante el tercer día, se capturaron nuevamente individuos en la quebrada La Cañaza, pero esta vez se mantuvieron durante 1 hora dentro de la bolsa plástica, luego de este periodo de tiempo, se realizaron las mismas pruebas aplicadas el día 1, solo que únicamente en la orilla en que el sapo había sido capturado, con el fin de determinar si el factor estrés afectaba la dirección de cada salto; este grupo fue llamado grupo "Control".

Para el análisis de los datos, se aplicó una prueba G a un cuadro de contingencia de 4x4, creado con cada uno de los cuadrantes inicial y final, para cada sitio de liberación (orilla, opuesto...). Este análisis se utilizó como prueba de independencia para determinar si la posición inicial en la que se colocaba el individuo iba a afectar la dirección final del salto. Luego se utilizó una prueba de X^2 para ver hacia cual de los cuadrantes se estaban dirigiendo los individuos y una prueba de G para ver hacia que dirección de dirigían los saltos de los individuos trasladados de lugar.

Resultados

En total se capturaron 15 sapos el día 1, 11 el día 2 y 9 el día 3, para un total de 35 individuos.

En la orilla opuesta, se presenta un efecto en la dirección final del salto, debido a la posición inicial en que éste se colocó ($G=19.77$; $gl=9$; $P=0.019$), es decir se presenta una dependencia entre la dirección final del salto y el sitio en que se colocó el sapo, por ejemplo si un sapo era liberado en el cuadrante 1 su salto fue en esta misma dirección, dado esto los datos no se toman en cuenta para la discusión del trabajo. Para los sitios orilla ($G=14.82$; $gl=9$; $P=0.25$), vegetación orilla ($G=10.43$; $gl=9$; $P=0.32$) y vegetación de la orilla opuesta ($G=13.10$; $gl=9$; $P=0.36$) no se observó este efecto, por lo que se puede decir que la dirección final del salto es independiente de la dirección inicial en que el sapo es colocado.

Para los sitios orilla ($G=15.20$; $gl=9$; $P=0.23$) y vegetación orilla ($G=11.60$; $gl=9$; $P=0.48$), de la quebrada camino a Playa Cacao, también es posible observar que la dirección de los saltos es independiente de la dirección inicial en que se liberó cada individuo; este mismo resultado se obtuvo para el grupo "Control" del tercer día ($G=9.02$; $gl=9$; $P=0.44$).

En el Cuadro 1, se tabula el total de saltos para cada sitio de liberación para la Quebrada La Cañaza; aquí se incluyen también los datos del grupo "control". Para los sitios orilla ($X^2=41.54$; $gl=4$; $P<0.001$), vegetación orilla ($X^2=84.66$; $gl=4$; $P<0.001$) y vegetación opuesta ($X^2=54.84$; $gl=4$; $P<0.001$), de la quebrada La Cañaza, la mayoría de los saltos se dirigieron hacia el cuadrante 1.

Para los sapos trasladados de lugar (Cuadro 2), se obtuvo para la orilla ($X^2=29.48$; $gl=4$; $P<0.001$) y para la vegetación de esta orilla ($X^2=40.10$; $gl=4$; $P<0.001$), esto se explica por el hecho de que la mayoría de las veces los sapos no se movieron al ser liberados. Estas pruebas de orientación magnética aplicadas (Cuadro 2), nos demuestran que para la quebrada la Cañaza, la mayoría de los saltos analizados, se dirigían en una dirección alrededor de los 300° con respecto al Norte, que correspondían al cuadrante 1, luego al trasladarlos de quebrada, el cuadrante 1 iba a estar orientado hacia los 80° y los 300° aquí iban a corresponder hacia el cuadrante 4. También es posible observar como los individuos trasladados estaban evitando saltar hacia el cuadrante 2, que correspondía a la dirección del agua en la Quebrada La Cañaza.

Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo, permiten observar ciertas características importantes con respecto a la orientación espacial presente en individuos del género *Bufo melanochloris*.

Para la dependencia encontrada entre la dirección de liberación y la dirección final del salto, para la orilla opuesta de la quebrada La Cañaza, esta se podría deber al hecho de que una cantidad considerable de veces en que los sapos se liberaron hacia el cuadrante 1, el salto final fue hacia ese mismo cuadrante. Por otro lado, la independencia encontrada para los demás sitios de liberación se encuentra explicada por el hecho de que es posible observar un cambio en la dirección en que es liberado el animal y la dirección final del salto, en donde éste posiblemente esté eligiendo o mejor dicho cuenta con control de hacia donde moverse.

Stebbins y Cohen (1995), en estudios de laboratorio sobre la orientación con respecto a la orilla, realizados con varias especies de ranas, obtuvieron que cuando las ranas se encuentran en sus lugares de percha y se ven acechadas huyen en dirección perpendicular al peligro, y luego de un par de saltos, realizan movimientos en una determinada dirección, que la mayoría de las veces las conduce al punto original o punto de percha. Aquí es claro ver como el individuo presenta control de hacia donde dirige sus movimientos (saltos), además de un conocimiento del área en que se encuentra.

Por otro lado, para los sitios orilla, vegetación orilla y vegetación de la orilla opuesta, la mayoría de los saltos fueran siempre hacia el cuadrante 1 (Cuadro 1), el cual iba a corresponder para los dos primeros sitios a la vegetación y para el último a la quebrada, pueden estar explicados por el hecho de que los sapos, al ser colocados en la orilla en que fueron capturados, tiene un conocimiento del área, por lo que al ser liberados nuevamente, saltan hacia la vegetación que les brinda mucha más seguridad que el agua y en donde se pueden esconder más de los depredadores; es así como para muchos colectores de herpetofauna, las ranas y sapos más evasivos, son aquellos que saltan hacia una maraña de pasto o enredaderas (Scott y Limerick 1991).

Por otro lado, para el caso de la vegetación opuesta (Cuadro 1), se puede presentar el fenómeno de que, al ser trasladados de orilla, los sapos se desorienten por no tener un conocimiento real del lugar, y al ser colocados dentro de la vegetación y no poder orientarse con respecto al cuerpo de agua, ya que no lo podían ver; crean que se encuentran en su orilla, por lo que si saltan hacia el cuadrante 1 se van adentrar más en la vegetación como ocurría en su orilla original; es así como al ser liberarlos en este lado de la quebrada, se dirigieron hacia el cuerpo de agua (cuadrante 1).

Para estos casos podríamos citar la existencia de cierta orientación magnética, que controle la dirección de los saltos, por lo que siempre tiendan a saltar hacia la misma dirección, cuando no pueden orientarse completamente en un área.

Los resultados de traslado de individuos de la quebrada La Cañaza, hacia la quebrada camino a playa Cacao, pueden deberse a un efecto ligado directamente al traslado, ya que el hecho de mantenerlos durante mucho tiempo dentro de una bolsa, el ser movilizados en un auto que produce ruidos desconocidos para ellos y el colocarlos en un área completamente desconocida para ellos, los estresó por lo que una gran cantidad no se movieron cuando fueron liberados (Cuadro 2). Al compara estos resultados con los del grupo control, se observa, que los sapos de este grupo, a pesar de mantenerse durante un largo periodo de tiempo dentro de una bolsa, al ser liberados en el mismo sitio de captura, sí se movieron, saltando hacia la vegetación dado a que sí reconocieron el sitio en el que se encontraban (Cuadro 1).

En síntesis, se tiene que la orientación de escape con respecto a la orilla para la especie *Bufo melanochloris*, va a depender en primera instancia del conocimiento del área, si el sapo sabe donde se encuentra, sabe hacia donde moverse para estar más seguro; luego si el individuo es colocado en un área que no conoce, pero puede tener una visión de hacia donde se encuentra el cuerpo de agua y hacia donde la vegetación, éste va a evitar el agua y se va a movilizar hacia la vegetación; por último, si el sapo es colocado en un área que desconoce completamente y no puede tener una visión de hacia donde queda el agua o hacia donde la vegetación, va a saltar guiado por algún tipo de orientación tipo brújula en dirección hacia donde se ubicaba la vegetación en su orilla original.

Cuadro 1. Total de saltos para cada sitio de liberación en la Quebrada La Cañaza

Sitio/ Cuadrante	No se movió	1	2	3	4
ORILLA	5	39	9	22	13
ORILLA OPUESTA	0	11	7	45	1
VEGETACION ORILLA	0	45	4	12	3
VEGETACION OPUESTA	2	14	4	3	1
CONTROL	7	19	2	8	0

Cuadro 2. Total de saltos para sitio de liberación para la quebrada camino a Playa Cacao.

Sitio/Cuadrante	No se movió	1	2	3	4
ORILLA	12	9	2	7	10
VEGETACION ORILLA	16	1	8	8	2

Bibliografía

- Dole, J.W. 1972. Evidence of celestial orientation in newly-metamorphosed *Rana pipens*. *Herpetologica*, 37: 723-730.
- Scott, N.J. y S. Limerick. 1991. Reptiles y Anfibios. En: D.H. Janzen (ed). *Historia Natural de Costa Rica*. M. Chavarría (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. Pp. 355-363.
- Stebbins, R.C. y N.W. Cohen. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press. EEUU. Pp. 131-139.
- Taylor, D.H. y K. Adler. 1973. Spatial orientation by salamanders using polarized light. *Science* 181: 285-287.

Apéndice 1: Datos de saltos de los individuos capturados

individuo	lugar	Sitio	inicial	final					
1	1	Or	1	4	5	1	ve or	4	1
1	1	Or	2	3	6	1	or	1	1
1	1	Or	3	4	6	1	or	2	1
1	1	Or	4	4	6	1	or	3	4
1	1	Op	1	1	6	1	or	4	1
1	1	Op	2	3	6	1	op	1	1
1	1	Op	3	3	6	1	op	2	3
1	1	Op	4	3	6	1	op	3	3
1	1	ve or	1	4	6	1	op	4	3
1	1	ve or	2	1	6	1	ve or	1	1
1	1	ve or	3	1	6	1	ve or	2	1
1	1	ve or	4	4	6	1	ve or	3	1
2	1	Or	1	4	7	1	or	4	1
2	1	Or	2	1	7	1	or	1	1
2	1	Or	3	3	7	1	or	2	1
2	1	Or	4	3	7	1	or	3	1
2	1	Op	1	1	7	1	or	4	1
2	1	Op	2	2	7	1	op	1	1
2	1	Op	3	2	7	1	op	2	1
2	1	Op	4	1	7	1	op	3	1
2	1	ve or	1	1	7	1	op	4	1
2	1	ve or	2	3	7	1	ve or	1	1
2	1	ve or	3	3	7	1	ve or	2	1
2	1	ve or	4	3	7	1	ve or	3	1
3	1	Or	1	1	8	1	ve or	4	1
3	1	Or	2	1	8	1	or	1	1
3	1	Or	3	2	8	1	or	2	4
3	1	Or	4	3	8	1	or	3	4
3	1	Op	1	3	8	1	or	4	1
3	1	Op	2	3	8	1	op	1	2
3	1	Op	3	3	8	1	op	2	3
3	1	Op	4	3	8	1	op	3	3
3	1	ve or	1	1	8	1	op	4	3
3	1	ve or	2	1	8	1	ve or	1	2
3	1	ve or	3	1	8	1	ve or	2	2
3	1	ve or	4	1	8	1	ve or	3	2
4	1	Or	1	3	8	1	ve or	4	1
4	1	Or	2	4	9	1	or	1	1
4	1	Or	3	3	9	1	or	2	2
4	1	Or	4	3	9	1	or	3	3
4	1	Op	1	2	9	1	or	4	2
4	1	Op	2	2	9	1	op	1	2
4	1	Op	3	3	9	1	op	2	3
4	1	Op	4	4	9	1	op	3	3
4	1	ve or	1	1	9	1	op	4	3
4	1	ve or	2	1	8	1	ve or	1	1
4	1	ve or	3	1	8	1	ve or	2	1
4	1	ve or	4	1	8	1	ve or	3	1
5	1	Or	1	2	8	1	ve or	4	1
5	1	Or	2	1	9	1	or	1	4
5	1	Or	3	4	9	1	or	2	2
5	1	Or	4	4	9	1	or	3	2
5	1	Op	1	1	9	1	or	4	1
5	1	op	2	3	9	1	op	1	3
5	1	op	3	3	9	1	op	2	3
5	1	op	4	3	9	1	op	3	3
5	1	ve or	1	1	9	1	op	4	3
5	1	ve or	2	1	9	1	ve or	1	1
5	1	ve or	3	3	9	1	ve or	2	1
5	1	ve or	4	3	9	1	ve or	3	1

9	1	ve or	4	1
10	1	or	1	1
10	1	or	2	1
10	1	or	3	1
10	1	or	4	1
10	1	op	1	1
10	1	op	2	3
10	1	op	3	3
10	1	op	4	3
10	1	ve or	1	1
10	1	ve or	2	1
10	1	ve or	3	1
10	1	ve or	4	1
11	1	or	1	1
11	1	or	2	1
11	1	or	3	1
11	1	or	4	1
11	1	op	1	3
11	1	op	2	3
11	1	op	3	3
11	1	op	4	3
11	1	ve or	1	1
11	1	ve or	2	2
11	1	ve or	3	1
11	1	ve or	4	1
12	1	or	1	1
12	1	or	2	1
12	1	or	3	1
12	1	or	4	1
12	1	op	1	3
12	1	op	2	3
12	1	op	3	3
12	1	op	4	3
12	1	ve or	1	1
12	1	ve or	2	1
12	1	ve or	3	1
12	1	ve or	4	1
13	1	or	1	4
13	1	or	2	2
13	1	or	3	3
13	1	or	4	3
13	1	op	1	3
13	1	op	2	3
13	1	op	3	3
13	1	op	4	3
13	1	ve or	1	1
13	1	ve or	2	1
13	1	ve or	3	3
13	1	ve or	4	1
14	1	or	1	1
14	1	or	2	3
14	1	or	3	3
14	1	or	4	3
14	1	op	1	3
14	1	op	2	3
14	1	op	3	3
14	1	op	4	3
14	1	ve or	1	3
14	1	ve or	2	3
14	1	ve or	3	3
14	1	ve or	4	3
15	1	or	1	2
15	1	or	2	3
15	1	or	3	3
15	1	or	4	3
15	1	op	1	1
15	1	op	2	2
15	1	op	3	3
15	1	op	4	3
15	1	ve or	1	4
15	1	ve or	2	3
15	1	ve or	3	3
15	1	ve or	4	3
16	1	or	1	1
16	1	or	2	3
16	1	or	3	3
16	1	or	4	1
16	1	ve op	1	1
16	1	ve op	2	3
16	1	ve op	3	3
16	1	ve op	4	4
17	1	or	1	1
17	1	or	2	2
17	1	or	3	1
17	1	or	4	1
17	1	ve op	1	1
17	1	ve op	2	2
17	1	ve op	3	3
17	1	ve op	4	1
18	1	control	1	1
18	1	control	2	1
18	1	control	3	No
18	1	control	4	No
19	1	control	1	1
19	1	control	2	No
19	1	control	3	3
19	1	control	4	No
20	1	or	1	1
20	1	or	2	No
20	1	or	3	No
20	1	or	4	no
20	1	ve op	1	2
20	1	ve op	2	2
20	1	ve op	3	No
20	1	ve op	4	2
21	1	or	1	1
21	1	or	2	3
21	1	or	3	1
21	1	or	4	1
21	1	ve op	1	1
21	1	ve op	2	1
21	1	ve op	3	1
21	1	ve op	4	1
22	1	or	1	1
22	1	or	2	3
22	1	or	3	3
22	1	or	4	4
22	1	ve op	1	No
22	1	ve op	2	1
22	1	ve op	3	1
22	1	ve op	4	1
23	1	control	1	No
23	1	control	2	1
23	1	control	3	3

23	1	control	4	1	31	2	ve or	2	2
24	1	control	1	1	31	2	ve or	3	4
24	1	control	2	1	31	2	ve or	4	1
24	1	control	3	1	32	2	or	1	no
24	1	control	4	1	32	2	or	2	1
25	1	control	1	1	32	2	or	3	4
25	1	control	2	2	32	2	or	4	no
25	1	control	3	2	32	2	ve or	1	4
25	1	control	4	1	32	2	ve or	2	3
26	1	control	1	1	32	2	ve or	3	3
26	1	control	2	1	32	2	ve or	4	1
26	1	control	3	1	33	2	or	1	2
26	1	control	4	1	33	2	or	2	no
27	1	or	1	No	33	2	or	3	no
27	1	or	2	No	33	2	or	4	no
27	1	or	3	3	33	2	ve or	1	no
27	1	or	4	1	33	2	ve or	2	3
27	1	ve op	1	1	33	2	ve or	3	no
27	1	ve op	2	1	33	2	ve or	4	3
27	1	ve op	3	1	34	2	or	1	no
27	1	ve op	4	1	34	2	or	2	1
28	1	control	1	3	34	2	or	3	no
28	1	control	2	No	34	2	or	4	4
28	1	control	3	No	34	2	ve or	1	3
28	1	control	4	3	34	2	ve or	2	no
29	1	control	1	1	34	2	ve or	3	no
29	1	control	2	3	34	2	ve or	4	1
29	1	control	3	3	35	2	or	1	no
29	1	control	4	1	35	2	or	2	2
30	1	control	1	1	35	2	or	3	1
30	1	control	2	1	35	2	or	4	1
30	1	control	3	3	35	2	ve or	1	1
30	1	control	4	3	35	2	ve or	2	2
31	2	or	1	1	35	2	ve or	3	no
31	2	or	2	4	35	2	ve or	4	No
31	2	or	3	no					
31	2	or	4	4					
31	2	ve or	1	3					

Sitio 1= Quebrada La Cañaza Sitio 2= Quebrada Playa Cacao

Or=orilla, Ve or=vegetación orilla, Op=orilla opuesta, Ve op=vegetación orilla opuesta

no=no se movio

Apéndice 2: Dirección de los saltos de los individuos trasladados

individuo	Cuadrante 1	Cuadrante 2	Cuadrante 3	Cuadrante 4
Sapo 1	4	0	2	0
Sapo 2	4	0	3	0
Sapo 3	4	0	2	0
Sapo 4	3	0	1	1
Sapo 5	3	0	0	0
Sapo 6	0	0	4	3
Sapo 7	4	1	1	1
Sapo 8	2	1	1	0
Sapo 9	0	1	3	0
Sapo 10	3	1	1	1
Sapo 11				

Aves y murciélagos presentes en las cercanías de un fragmento de bosque y su importancia como dispersores

Guido Saborío

Coordinador: José Manuel Mora.

Actualmente se ha dado una gran fragmentación del bosque debido a la conversión del área natural en zonas de bosque regenerado, plantaciones, zonas urbanas y zonas industriales (Harris 1984). Dicha alteración y destrucción implica una reducción en la diversidad de plantas y animales presentes en estas zonas (Araujo et al 1998), y a la vez, implica que los organismos sobrevivientes quedan en parches aislados (Harris 1984).

Dicho aislamiento tiene un efecto directo sobre la dispersión de los organismos que se mantienen en los fragmentos, siendo las plantas los más afectados, ya que ellas dependen de los animales para poder dispersar sus semillas (Lewin 1989).

Tanto las aves como los murciélagos frugívoros, son importantes dispersores y polinizadores de las angiospermas en los ecosistemas tropicales (Morton 1989 y Stiles 1991). Las aves, por ejemplo, desempeñan un papel preponderante en el mantenimiento de la heterogeneidad espacial y en la diversidad del bosque en sí, permitiendo que los árboles puedan colonizar los claros que se encuentran a cierta distancia de la fuente de semillas (Alonso et al 1997).

Por lo tanto, el objetivo de este estudio es determinar la proporción de aves y murciélagos que son posibles dispersores de semillas en áreas adyacentes a un fragmento de bosque, así como establecer la movilidad que presentan dichas especies entre el fragmento de bosque y el claro que lo rodea.

Métodos

El trabajo se realizó en la ciudad de Golfito, provincia de Puntarenas, los días 13, 14 y 15 del mes de enero del 2000. El primer día se trabajó en un terreno aledaño al aeropuerto de dicha ciudad, mientras que el segundo día, se trabajó camino a La Lechería.

En ambos sitios se colocaron 20 m. de redes de niebla, el primer grupo de redes se colocó en la orilla del fragmento, y a partir de esta se colocaron tres grupos de redes más, dirigiéndose hacia la zona abierta y separados por 50m, de esta forma se cubrieron 150 m. a partir del borde del bosque. Las redes se colocaron en la tarde del primer día y se abrieron a partir de las 1800 hrs a 2100 hrs, luego se cerraron y se dejaron en el mismo sitio para la captura de aves a la mañana siguiente, abriéndose a las 0530 a.m. y cerrándose a las 0830 a.m.

Tanto los murciélagos como las aves capturadas se identificaron a nivel de especie, ayudándose, cuando fuese necesario, con las guías de campo respectivas (Reid 1997, Stiles y Skutch 1989).

Resultados

En el muestreo realizado la noche del primer día se capturaron solamente cuatro murciélagos, un *Artibeus jamaicensis*, un *Glossophaga soricina*, y dos *Lonchophylla mordax*, de los cuales solo *A. jamaicensis* es frugívoro, mientras que los otros dos son nectarívoros. Por el contrario en el sitio 2, el 100% de los murciélagos capturados (Cuadro 1), tienen una dieta que incluye algunas frutas (Reid 1997).

No se encontraron diferencias significativas entre la cantidad de aves capturadas, según su gremio alimenticio, en cada lugar, ni entre ambos sitios ($G = 1.75$, $gl = 3$, $P = 0.625$) (Fig. 1).

Las aves frugívoras capturadas en el Aeropuerto se ubicaban en las dos primeras redes, es decir a 0 y 50m (Cuadro 2), mientras que en la Lechería, se capturaron aves frugívoras en las redes a 0 y 150 m (Cuadro 3).

Discusión

El hecho de que el total de murciélagos capturados incluyan frutas en su dieta (Reid 1997), nos demuestra la gran importancia que estos mamíferos tienen en la regeneración del bosque. Todas las especies capturadas son comunes, tanto en el bosque, como en áreas abiertas, lo cual sugiere una gran movilidad de individuos entre estas dos zonas, sin embargo, la mayoría de estos murciélagos, son importantes dispersoras solo de semillas de plantas típicas de crecimiento secundario, tales como *Piper* sp, *Cecropia* sp y *Solanum* sp, ayudando de tal forma a la regeneración del bosque (Reid 1997), ya que estas plantas dan las condiciones necesarias, a las zonas alteradas, para que los árboles típicos de bosque se puedan establecer (Mora com. pes.).

El hecho de que *S. lillium* y *C. perspicilata* fueran muy abundantes a los 150m (Cuadro 1), se debe a que el grupo de redes colocado a dicha distancia se encontraba junto a un parche de *Piper* sp., el cual es una de sus principales fuentes de alimento (Mora y Moreira 1984).

No se encontró que las aves frugívoras fueran más abundantes, ni en el Aeropuerto, ni en La Lechería (Fig 1), lo cual indica que éstas, no son dispersores tan importantes como lo son los murciélagos. Dicho resultado se debe en gran parte a que los murciélagos presentan una mayor elasticidad en su dieta que las aves (Alonso et al 1997), las cuales presentan un alto grado de especialización (Stiles y Skutch 1989). De esta forma una mayor cantidad de especies de murciélagos son capaces de comer frutas, mientras que en las aves, solo aquellas especies, que estén adaptadas para este hábito alimenticio, lo pueden hacer, con unas pocas excepciones.

De todas las especies de aves frugívoras encontradas, en ambos sitios (Cuadro 1 y 2), solo *T. assimilis* prefiere el bosque a las zonas de crecimiento secundario o claros, mientras que las demás especies son típicas de estas zonas (Stiles y Skutch 1989). Sin embargo dicha especie presenta una movilidad muy baja, ya que solo fue capturada en la orilla del fragmento (Cuadro 3), por lo que no se puede considerar como un dispersor de importancia en las zonas abiertas.

El hecho de que la mayoría de especies de aves frugívoras encontradas sean propias de zonas abiertas, evidencia la poca movilidad que hay entre el bosque y la zona abierta, sin embargo, estas especies juegan un papel similar al de los murciélagos, ya que todas son importantes dispersoras de plantas de crecimiento secundario (Stiles y Skutch 1989).

En resumen, se encontró que la mayoría de los murciélagos presentes en la zona aledaña al fragmento del bosque pueden cumplir un papel importante como dispersores, mientras que solo un pequeño porcentaje de las aves encontradas pueden cumplir con esta función. Además, se obtuvo que los murciélagos pueden presentar una mayor movilidad, entre el fragmento del bosque y la zona abierta, que la presentada por las aves.

Por último, tenemos que tanto los murciélagos como las aves, presentes en las áreas aledañas al bosque, son importantes dispersores de las plantas típicas de crecimiento secundario, y por lo tanto, ayudan enormemente a la regeneración del bosque.

Bibliografía

- Alonso, A.; Bonilla, A.; Galindo, J.L.; Huntley, E.; Meza, E.; Nascimento Silva, E.; Santana, M. y Villalma, G. 1997. La fauna silvestre como indicadora de interacciones entre un área de bosque natural y un agroecosistema. En: M. E. Swisher y J.M. Mora (eds.). Memorias del Curso de Agroecología 97-7. Organización para los Estudios Tropicales. San José, Costa Rica. Pp: 61-70.
- Araujo, Y.; Bonilla, D.; Dalmau, E.; García, E.; Moreta, M.; Nava, Y.; Rodríguez, R. y Swales, S. 1998. Análisis de la dinámica de la fauna de aves y murciélagos para la evaluación de las interacciones entre dos tipos de ecosistemas. En: M. E. Swisher y J.M. Mora (eds.). Memorias del Curso de Agroecología 98-7. Organización para los Estudios Tropicales. San José, Costa Rica. Pp: 35-42.
- Harris, L.D. 1984. The Fragmented Forest. The University de Chicago Press, Chicago, EEUU. 211pp.
- Mora, J.M. y Y. Moreira. 1984. Mamíferos de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. 175pp.
- Lewin, R. 1989. Parks: How big is big enough?. Science. 225: 611-612.
- Reid, F.A. 1997. A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. New York, EEUU. 334 pp.
- Stiles, F.G. y Skutch, A. F. 1989. Guía de Aves de Costa Rica. Loreta Roselli (trad.). Instituto nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. 580 pp.

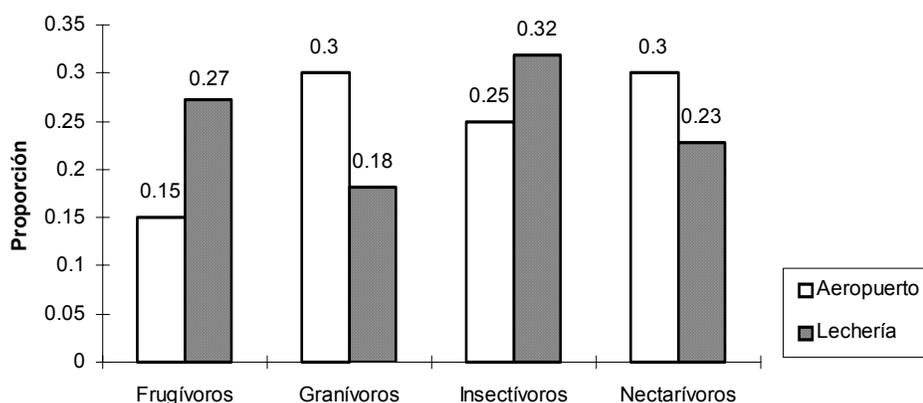


Figura 1. Proporción de aves capturadas, según grupo alimenticio, para ambos sitios.

Cuadro 1. Número de murciélagos capturados, según la especie y la distancia de captura, para La Lechería.

Especie	Distancia (m)				TOTAL
	0	50	100	150	
<i>Artibeus jamaicensis</i> .	1	0	0	0	1
<i>A. phaeotis</i> .	1	1	0	0	2
<i>Carollia castanea</i> .	1	0	2	6	9
<i>C. perspicillata</i> .	0	5	0	16	21
<i>Glossophaga comissarisi</i> .	0	1	0	0	1
<i>Sturnira lilium</i> .	0	7	1	9	17
<i>Uroderma bilobatum</i> .	0	1	1	1	3
<i>Platyrrhinus helleri</i> .	0	0	1	0	1
TOTAL	3	15	5	32	55

Cuadro 2. Número de aves capturadas, según la especie, el hábito alimenticio y la distancia de captura, para el Aeropuerto.

Especie	Hábito	Distancia (m)				TOTAL
		0	50	100	150	
<i>Turdus grayi</i> .	Frugívoro	2	0	0	0	2
<i>Ramphocelus passerini</i>	Furgívoro	0	1	0	0	1
<i>Sporophila aurita</i>	Granívoro	0	1	3	2	6
<i>Troglodytes aedon</i>	Insectívoro	0	2	1	0	3
<i>Bubulcus ibis</i>	Insectívoro	0	0	1	0	1
<i>Tyranus melancholicus</i>	Insectívoro	0	0	1	0	1
<i>Capsiempis flaveola</i>	Insectívoro	0	0	0	2	2
<i>Amazilia tzacatl</i>	Nectarívorc	0	1	0	2	3
<i>Coereba flaveola</i>	Nectarívorc	0	0	1	0	1
TOTAL		2	5	7	6	20

Cuadro 3. Número de aves capturadas, según la especie, el habito alimenticio y la distancia de captura, para La Lechería.

Especie	Habito	Distancia (m)				TOTAL
		0	50	100	150	
<i>T. assimilis</i>	Frugívoro	1	0	0	0	1
<i>Ramphocelus passerini</i>	Furgívoro	0	0	0	4	4
<i>Saltator maximus</i>	Furgívoro	0	0	0	1	1
<i>Sporophila aurita</i>	Granívoro	0	1	1	1	3
<i>Leptotila verreauxi</i>	Granívoro	0	0	1	0	1
<i>Arremonops conirostris</i>	Insectívoro	0	0	1	0	1
<i>Seiurus noveboracensis</i>	Insectívoro	0	0	1	1	2
<i>Capsiempis flaveola</i>	Insectívoro	0	0	0	2	2
<i>Myophobus fasciatus</i>	Insectívoro	0	0	0	1	1
<i>Oporornis philadelphia</i>	Insectívoro	0	0	0	1	1
<i>Threnetes ruckeri</i>	Nectarívoro	0	1	1	0	2
<i>Phaetornis longemareus</i>	Nectarívoro	0	0	1	0	1
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	Nectarívoro	1	0	0	1	2
TOTAL		2	2	6	12	22

Niveles de herbívora según la distancia al árbol adulto más cercano: Evaluación del Modelo Janzen-Connell

Silvia Solís

Coordinadores: Eric Fuchs y Tatiana Robles

Janzen (1970) y Connell (1971) predijeron que los enemigos naturales podrían ser un factor clave en el mantenimiento de la alta diversidad de especies arbóreas del bosque tropical. Janzen propone que los agentes “distancia-responsables” y “denso-responsables”, depredadores y patógenos, concentran sus actividades cerca de los adultos donde la caída de semillas es mayor (Clark y Clark, 1984).

Una plaga importante de las meliáceas en América tropical es el barrenador de los brotes *Hysipyla grandella*, quien junto con otras especies de microlepidópteros causan daños a esta familia de árboles (Becker, 1973)

En este trabajo se pretende medir los niveles de herbívora que presentan las plántulas de *Carapa guianensis* con respecto a la distancia al árbol adulto más cercano, evaluando el Modelo de Janzen-Connell. Se clasificó la herbivoría como específica y general.

Métodos

El estudio se llevó a cabo del 27 al 29 de enero del 2000, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, en la quebrada la Gamba y la fila la Gamba.

La escogencia de *Carapa guianensis* para el estudio se hizo tomando en cuenta que este es un árbol muy abundante en la zona de estudio y es fácil de reconocer tanto el adulto como la plántula. *Carapa guianensis* pertenece a la familia de las Meliáceas la cual tiene importancia maderable (Jiménez y otros, 1996). Se le encuentra en las bajuras muy húmedas de los Neotrópicos, desde Belice hasta la Amazonia Brasileña, y en las Antillas (Mchargue y Hartshon, 1983). Su floración se produce de enero abril y de agosto a Setiembre, la fructificación es de enero a mayo y de agosto a Diciembre.

Se seleccionaron tres parcelas de 20x30m, dos en la Quebrada la Gamba y una en la Fila la Gamba. Las parcelas se marcaron en el sitio en el cual se encontraba al menos un árbol adulto de *Carapa guianensis*. Cada parcela se ubicó hacia el interior del bosque. En cada parcela se localizó las plántulas de *Carapa guianensis*, y se les midió la altura y la distancia al árbol adulto más cercano. También se les midió la herbivoría presente mediante dos métodos: de forma categórica de 0-4 donde 0 implica ausencia de herbivoría, 1, implica porcentaje de herbivoría de 0 - 25%, 2 de 25 - 50% y así sucesivamente: y determinando la proporción de folíolos que presentan herbívora, contando el número de folíolos totales y los que presenta herbivoría. Ambos métodos fueron realizados por dos personas en consenso.

En la Familia Meliaceae es común que se presente un daño en el meristema apical causado por una larva de mariposa, *Hysipyla sp.* En cada plántula se determinó la presencia u ausencia de daño en el meristema apical y además la presencia u ausencia de daño foliar causado por hongos (el amarillamiento en las hojas fue el indicador de la presencia de hongos).

Mediante el cálculo de la correlación de Pearson se relacionó la distancia y la herbivoría, así como la altura de la plántula y la herbivoría. Con una t-student se compararon los promedios de distancia para plántulas con daño o sin daño. De igual forma se determinó la relación entre la distancia y la presencia de hongos en lámina foliar.

Resultados

La herbivoría y la distancia se correlacionan negativamente ($r = -0.136$, $n=231$, $p=0,039$), aunque la probabilidad es significativa, el gráfico 1, y 3 muestra la presencia de herbivoría a cualquier distancia. Según la correlación de Pearson la distancia y la altura casi no se correlacionan ($r = -0.219$, $n=231$, $p=0.001$). Tampoco se observó relación entre la altura de la plántula y la herbivoría sobre ella.

El daño apical está relacionado con la distancia, a mayor distancia menor presencia de daño apical ($t=3.3083$, $gl=229$, $P=0.002$). Fig 4. Sin embargo, la presencia de daño en lámina foliar producto de hongos se incrementa con la distancia ($t=4,4149$; $gl=229$, $P=0,00$).

En la figura 2 se observa que la altura de las plantas no tiene relación con la distancia de éstas al árbol adulto más cercano.

Discusión

Según Janzen (1970), los árboles adultos, las semillas y las plántulas son el alimento de muchos parásitos y depredadores específicos y el efecto que estos tienen sobre las plántulas disminuye con la distancia de ellas hacia sus parientes u otros árboles adultos cercanos. Sin embargo esta predicción hecha por Janzen no se cumplió para los datos tomados en *Carapa guianensis*, aunque existe una pequeña relación entre la distancia y la herbivoría. Las figuras 1 y 3, muestra que se pueden encontrar plántulas dañadas por herbívoros a cualquiera de las distancias en que se encontraban ellas del árbol adulto cercano.

Esto puede deberse a muchos factores, la forma en que se midió la herbivoría puede ser uno de ellos. Son muchos los organismos herbívoros que pueden afectar a una planta como para determinar herbivoría por simple observación. Existen herbívoros específicos y generalistas, según Dirzo y Chapin (1987), en ciertas especies de generalistas, un individuo pasa de un árbol de una especie a otro de diferente especie en dos o tres días.

Esto quiere decir que dentro de los datos tomados para este trabajo pueden encontrarse depredadores generalistas, y este tipo de herbivoría no especifica que sea afectada por la cercanía de árboles adultos. Janzen (1970), y Connell (1971) supusieron independientemente que los enemigos naturales incrementan el espacio entre las poblaciones de árboles a través del ataque que sufre la progenie cercana a los adultos (Clark y Clark, 1984).

Por el contrario los resultados del daño en el meristema apical producto de la larva de *Hypsipyla sp.*, un depredador específico de *Carapa guianensis*, concuerdan con el modelo de Janzen - Connell, al aumentar la distancia del árbol adulto, disminuye la cantidad de plántulas con daño en el meristema apical.(Fig.4). En Costa Rica las larvas de *Hypsipyla ferrealis* se encuentran comúnmente en las semillas de *Carapa guianensis*. Becker (1973), encontró que el 36% de las semillas (n=4328) colectadas estaban infectadas de 9.3 a 7.7 larvas/semilla (n=45).

En un estudio hecho por Clark y Clark en 1985, en *Dipteryx panamensis*, se obtuvo una relación entre el daño encontrado en las hojas, y la distancia y densidad de las plántulas cercanas a un árbol adulto, además fue correlacionado el daño en las hojas con la longevidad de las plántulas. En este estudio se encontró que el daño en el meristema apical también depende de la distancia y densidad aunque no demostró relación con la longevidad de las plántulas. De igual forma el tamaño de las plántulas para este estudio no se relacionó con la distancia (Fig.2)

Los datos de daño por hongos en lámina foliar, muestran que la presencia del hongo no tiene relación con la distancia. Sin embargo en un estudio hecho por Augspurger (1984), encontró que para dos especies de árboles, *Lonchocarpus* y *Platydictyon*, escapan de la mortalidad por hongos patógenos denso o distancia dependientes, dispersando sus plántulas lejos de la sombra de coespecíficos, mientras las plántulas de otros cuatro árboles, *Ceiba*, *Cavanillesia*, *Tabebuia* y *Terminalia*, no pueden escapar de los patógenos en la sombra.

Al igual que la herbivoría, la forma de medir presencia o ausencia de daño por hongos en este trabajo, tiene cierta deficiencia que pueden influir en los resultados. No se puede asegurar que una hoja está dañada por hongos solamente porque muestra decoloración en su lámina, esto puede ser síntoma de deficiencia nutricional, presencia de virus, falta de agua o de luz. Según Salisbury y Ross (1992), la deficiencia de algunos minerales como por ejemplo el Boro y el Cobre, pueden producir amarillamiento en las hojas.

Para evaluar el daño en una hoja producto de la presencia de hongos se recomienda tomar muestras de hojas para analizar en el laboratorio. De esta manera se puede asegurar que la planta está o no dañada por hongo.

Para evaluar herbivoría relacionada con el Modelo Janzen-Connell, se recomienda determinar con anterioridad, los patrones de daño que causan los depredadores específicos sobre las hojas.

Bibliografía

- Augspurger, C. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65(6):1705-1712.
- Becker, V.O. 1973. Estudios sobre el barrenador *Hypsipyla grandella* (Zeller) Lepidoptera, Pyralidae. XVI. Observaciones sobre la biología de *H. Ferralis* (Hampson) una especie afín. *Turrialba*. 23:154-161.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. Pag 298-312 in O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, y P.H. Raven, editors. *Topics in plant population biology*. Columbia University Press, New York, USA.
- Clark, D. A, y D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124:769-788.
- Clark, D. A, y D.B. Clark. 1985. Seedling dynamics of tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*. 66(6):1884-1892.
- Dirzo, R. y Stuart, F. 1987. Algunos problemas importantes en el estudio de las interacciones planta-herbívoro en los bosques tropicales. (Paneles). *Rev: Biol. Trop.*, (supl.1):207-211.
- Janzen, D.H: 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*104:501-528.
- Jiménez, Q. y otros. 1997. *Arboles de Costa Rica*. 2ed. Editorial Centro Científico Tropical, Costa Rica. Pp267.
- Mchargue, L.A. y Hartshorn, G.S.1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. *Turrialba* 33(4):399-404.

Salisbury, F y Ross, C. 1992. Plant physiology. Wadsworth publishing company, Belmont, California. pp 116-118.

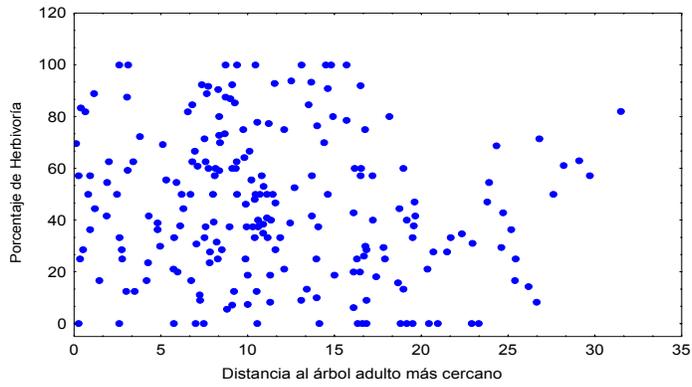


Fig. 1: Relación entre distancia y proporción de herbivoría para 231 plántulas de *Carapa guianensis*.

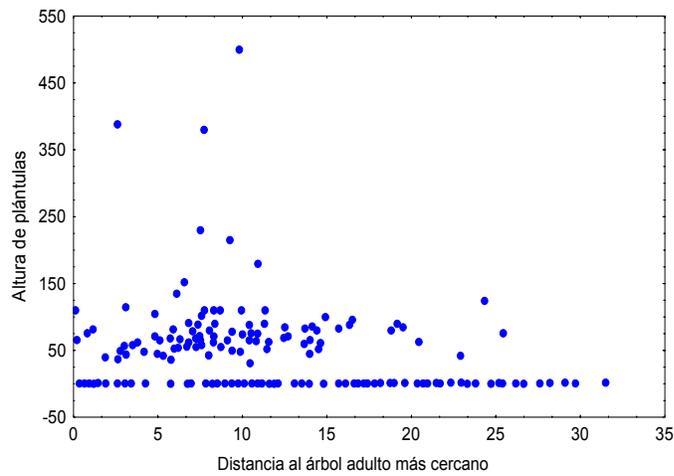


Fig 2 : Relación entre distancia y altura para 231 plántulas de *Carapa guianensis*.

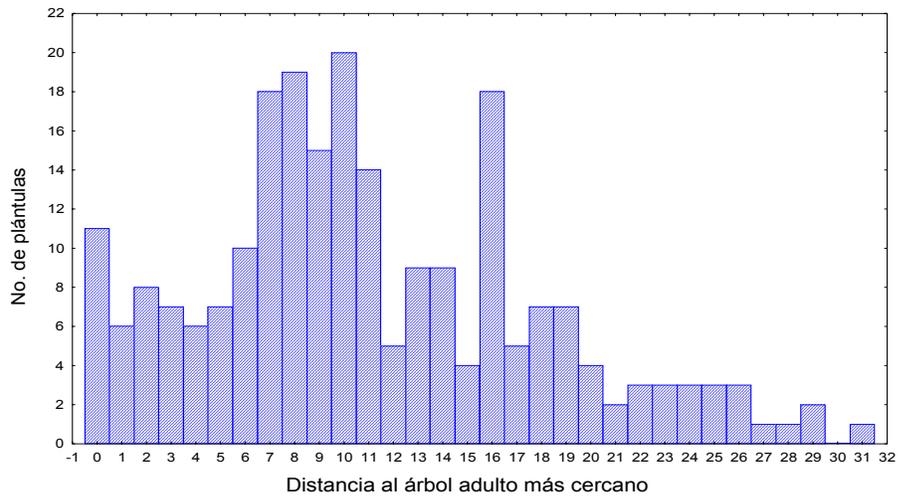


Fig. 3: Número de individuos por distancia para 231 plántulas de *Carapa guianensis*

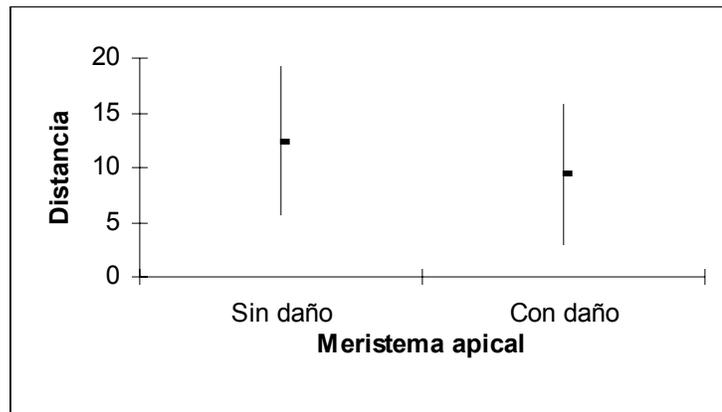


Fig. 4: Promedio +/- desviación estándar de la presencia de daño en el meristema apical para 231plántulas de *Carapa guianensis*

Cuadro 1: Datos crudos, número de parcela, número de árbol por parcela, distancia al árbol adulto cercano, número de foliolos totales por plántula, número de foliolos comidos, porcentaje de herbivoría, altura de la planta, ápice comido y presencia de hongos en lámina foliar (presencia de ápice comido o presencia de hongos =1, ausencia de ápice comido u hongos =0)

Parcela	Arbol	Distancia	Foliolos	Folicomidos	%hervi	Altura	Apice	Hongos
1	1	8.3	21	19	90.48	110	0	0
1	1	7.35	26	24	92.31	89	0	0
1	1	8.35	22	13	59.09	90	1	0
1	1	5.73	19	4	21.05	68	1	1
1	1	7.5	42	14	33.33	230	0	0
1	1	7.04	13	4	30.77	79	0	0
1	1	9.38	10	10	100	50	0	0
1	1	8.72	8	7	87.5	55	0	0
1	1	8.72	2	2	100	60	0	0
1	1	4.17	12	2	16.67	48	1	0
1	1	4.95	20	6	30	45	1	0
1	1	2.76	4	1	25	49	1	0
1	1	0.1	23	16	69.56	110	0	0
1	1	0.8	10	5	50	76	1	0
1	1	1.88	12	5	41.67	40	0	1
1	1	2.62	3	1	33.33	37	0	0
1	1	2.62	8	2	25	38	0	0
1	1	3.48	8	1	12.5	58	0	0
1	1	7.24	18	2	11.11	68	0	0
1	1	7.47	10	0	0	72	0	0
1	1	3.78	18	13	72.22	62	0	1
1	1	7.26	22	2	9.09	55	0	0
1	1	7.58	8	3	37.5	58	1	0
1	1	9.93	24	9	37.5	110	0	0
1	1	9.86	8	2	25	48	0	0
1	1	7.57	32	20	62.5	102	0	0
1	1	7.64	9	8	88.89	71	0	0
1	1	5.29	9	5	55.56	42	1	0
1	1	6.56	22	18	81.81	152	1	0
1	1	8.03	28	11	39.29	80	0	0
1	1	7.5	7	5	71.43	65	1	1
1	1	7.47	8	0	0	67	0	0
1	1	8.27	4	1	25	62	1	0
1	1	5.77	6	2	33.33	36	0	0
1	1	9.36	18	9	50	78	0	0
1	1	9.80	39	25	64.09	500	0	0
1	2	7.99	30	15	50	43	0	0
1	2	6.1	66	25	37.88	135	0	0
1	2	8.68	15	11	73.33	110	0	1
1	2	9.32	10	6	60	50	0	0
1	3	10.91	32	17	53.13	180	0	0
1	3	11.45	4	2	50	52	0	0
1	3	7.75	35	21	60	110	0	0
1	3	11.33	10	4	40	110	0	0
1	3	11.3	12	1	8.33	90	0	0
1	3	7.72	48	44	91.67	380	0	0
1	3	3.08	27	16	59.26	115	0	0
1	3	4.8	18	7	38.89	105	0	0
2	1	13.96	8	2	25	0.45	0	0
2	1	13.98	10	1	10	45	0	0
2	1	14.12	10	0	0	86	0	1
2	1	16.33	4	0	0	88	0	1
2	1	17.19	14	8	57.14	1	0	1
2	1	17.83	17	5	29.41	1	0	0
2	1	18.8	8	0	0	80	0	1
2	1	19.16	10	4	40	90	0	1

2	1	19.5	9	0	0	85	0	1
2	1	20.43	6	0	0	63	0	1
2	1	22.9	8	0	0	42	0	1
2	1	24.7	14	6	42.86	0	0	1
2	1	24.33	16	11	68.75	124	0	1
2	1	25.44	12	3	25	76	0	1
2	1	28.2	18	11	61.11	1.33	0	1
2	1	25.18	11	4	36.36	1.33	0	1
2	1	23.8	17	8	47.06	1.15	0	1
2	1	23.9	11	6	54.55	0.95	0	1
2	1	26.18	14	2	14.29	0.76	0	1
2	1	26.65	12	1	8.33	0.54	0	1
2	1	26.8	14	10	71.43	0.2	0	1
2	1	24.6	17	5	29.41	0.25	1	1
2	1	31.5	50	41	82	1.94	0	1
2	1	27.6	12	6	50	0.91	1	1
2	1	29.7	7	4	57.14	0.95	1	1
2	1	29.1	27	17	62.96	2.2	0	1
2	1	25.4	6	1	16.67	1.1	0	0
2	1	2.6	2	0	0	0.9	0	1
2	1	22.32	69	24	34.78	2.3	0	1
2	1	20.95	1	0	0	0.67	0	1
2	1	20.7	18	5	27.78	0.94	0	1
2	1	19.6	34	16	47.06	1.63	0	1
2	1	19.5	15	5	33.33	1	0	1
2	1	18.73	18	8	44.44	1.3	0	1
2	1	18.76	9	4	44.44	0.76	0	1
2	1	18.65	19	3	15.79	1.11	0	1
2	1	18.16	25	20	80	1.38	0	1
2	1	18.96	20	12	60	1.4	0	1
2	1	19.56	37	14	37.84	1.67	0	1
2	1	20.35	19	4	21.05	0.69	0	1
2	1	21.47	18	5	27.78	1.22	0	1
2	1	1.9	11	6	54.55	0.65	0	1
2	1	0.92	11	4	36.36	0.8	1	1
2	1	1.45	24	4	16.67	1.5	0	1
2	1	2.46	16	8	50	0.6	0	1
2	1	3.05	8	7	87.5	0.72	0	1
2	1	1.7	13	7	53.85	0.87	0	1
2	1	3.4	8	5	62.5	0.71	1	1
2	1	8.19	19	6	31.58	0.43	0	1
2	1	0.35	4	1	25	0.68	1	1
2	1	0.63	11	9	81.82	0.76	1	1
2	1	0.52	14	4	28.57	1.53	1	1
2	1	0.26	7	4	57.14	0.37	1	1
2	1	0.26	7	0	0	0.75	1	1
2	1	0.39	6	5	83.33	0.48	0	1
2	1	0.91	7	4	57.14	0.76	0	1
2	1	2	8	5	62.5	0.8	0	1
2	1	2.75	7	2	28.57	0.46	1	1
2	1	4.25	17	4	23.53	1.08	0	1
2	1	5.74	2	0	0	0.37	1	1
2	1	6.95	6	4	66.67	0.82	1	1
2	1	6.75	6	1	16.67	0.53	0	1
2	1	7.82	18	5	27.78	0.64	0	1
2	1	8.15	5	3	60	0.23	0	1
2	1	9.35	8	5	62.5	0.83	1	1
2	1	10.55	9	7	77.78	0.59	0	1
2	1	11.14	18	6	33.33	0.76	0	1
2	1	11.6	7	2	28.57	0.54	1	1
2	1	13.07	11	1	9.09	0.83	0	1
2	1	8.94	8	3	37.5	0.63	0	1

2	1	8.80	18	1	5.56	0.3	1	1
2	1	8	5	2	40	0.25	0	1
2	1	8.11	7	4	57.14	0.72	0	1
2	1	8.35	5	4	80	0.29	0	1
2	1	7.8	17	4	23.53	1.29	0	1
2	1	8.35	11	8	72.73	0.58	0	1
2	1	8.9	4	4	100	0.5	0	1
2	1	4.3	12	5	41.67	0.28	0	1
2	1	10.6	8	3	37.5	0.29	0	1
2	1	10.7	8	4	50	0.17	0	1
2	1	10.9	20	7	35	1.05	0	1
2	1	11.6	15	7	46.67	0.67	1	1
2	1	1.2	9	4	44.44	0.34	0	1
2	1	11.86	6	2	33.33	0.18	1	1
2	1	14.8	12	12	100	0.53	0	1
2	1	12.1	4	3	75	0.67	0	1
2	1	13.5	13	11	84.62	0.78	0	1
2	1	13.4	15	2	13.33	0.73	0	0
2	1	9	23	20	86.96	0.75	0	1
2	1	9.75	4	3	75	0.59	0	0
2	1	10.1	6	4	66.67	0.71	0	1
2	1	10.45	2	2	100	1.02	0	1
2	1	16.1	16	1	6.25	0.72	0	1
2	1	16.17	15	9	60	2.1	1	1
2	1	18.96	15	2	13.33	0.78	0	1
2	1	19.16	7	0	0	0.23	0	1
2	1	19.65	12	5	41.67	1.2	0	1
2	1	21.7	12	4	33.33	0.66	0	1
2	1	23.3	8	0	0	0.48	0	1
2	1	22.95	74	23	31.08	2.2	0	1
2	2	9.9	13	6	46.15	0.72	0	0
2	2	10	27	2	7.41	0.8	0	1
2	2	10.2	9	5	55.56	0.46	0	1
2	2	11.3	6	2	33.33	0.3	0	1
2	2	11.1	12	6	50	0.55	1	1
2	2	13.1	3	3	100	0.69	0	1
2	2	13.7	12	5	41.67	0.62	1	1
2	2	11.1	22	9	40.91	1.32	1	1
2	2	11.5	6	3	50	0.65	1	0
2	2	12.1	38	8	21.05	0.38	1	1
2	2	11.3	16	3	18.75	1.3	0	1
2	2	9.1	14	1	7.14	0.46	0	1
2	2	8.4	10	7	70	0.55	0	1
2	2	10.05	13	6	46.15	1.2	0	1
2	2	10.6	15	6	40	0.27	0	1
2	2	17.9	16	4	25	0.7	0	1
2	2	8.5	7	2	28.57	0.59	0	1
2	2	9.1	5	3	60	0.5	0	1
2	2	16.1	7	3	42.86	0.48	1	1
2	2	16.1	10	2	20	0.51	1	1
2	2	15.7	4	4	100	0.57	0	1
2	2	16.3	8	2	25	0.88	0	1
2	2	16.6	14	0	0	0.74	1	0
2	2	16.5	7	4	57.14	0.21	1	1
2	2	16.52	10	6	60	0.15	0	1
2	2	16.7	23	6	26.09	1.08	0	0
2	2	15.6	1	1	100	0.83	1	1
2	2	16.85	12	3	25	0.81	1	1
2	2	17.4	11	2	18.18	0.8	0	1
2	2	17.2	5	2	40	0.72	0	1
2	2	16.45	35	7	20	1.14	0	1
2	2	15	16	3	18.75	0.82	0	1

2	2	16.85	11	1	9.09	0.8	0	1
2	2	16.85	3	0	0	0.56	0	1
2	2	16.85	7	2	28.57	0.78	1	1
2	2	16.78	10	3	30	0.57	0	1
2	2	16.76	4	3	75	1.1	1	1
2	2	14.6	2	1	50	0.8	0	1
2	2	14.05	8	3	37.5	0.79	0	1
3	1	3.1	8	8	100	44	1	0
3	1	4.8	22	8	36.36	71	1	1
3	1	7	9	0	0	75	0	0
3	1	9.19	8	1	12.5	76	0	0
3	1	10.4	12	4	33.33	65	0	0
3	1	10.55	4	0	0	60	0	0
3	1	9.25	34	29	85.29	215	0	1
3	1	10.8	7	4	57.14	64	0	0
3	1	10.9	13	5	38.46	75	1	1
3	1	12.45	18	7	38.89	69	0	0
3	1	12.5	16	15	93.75	85	0	0
3	1	13.7	28	16	57.14	83	1	1
3	1	12.7	19	10	52.63	71	1	1
3	1	14.9	20	16	80	100	1	1
3	1	14.4	10	7	70	80	1	1
3	1	14	17	13	76.47	66	0	0
3	1	15.7	14	11	78.57	83	0	1
3	1	10.45	2	1	50	31	1	0
3	1	10.3	8	3	37.5	68	1	1
3	1	8.3	23	13	56.52	71	1	1
3	1	6.2	4	2	50	54	1	1
3	1	5.1	13	9	69.23	65	0	0
3	1	7.1	23	14	60.87	64	0	0
3	1	5.95	10	2	20	53	1	0
3	1	10.4	25	12	48	88	1	1
3	1	2.6	16	16	100	388	1	1
3	1	10.5	8	1	12.5	76	1	0
3	2	16.5	25	23	92	96	0	0
3	2	14.5	10	10	100	52	0	1
3	2	14.6	11	10	90.91	61	1	1
3	2	11.55	14	13	92.86	63	0	1
3	2	13.65	15	14	93.33	60	1	1
3	2	10	16	3	18.75	74	1	1
3	2	6.8	8	5	62.5	62	1	1
3	2	6.3	9	4	44.44	67	1	1
3	2	6.25	10	5	50	67	0	1
3	2	3	8	1	12.5	57	1	1
3	2	5.9	22	12	54.55	82	0	1
3	2	11.2	22	17	77.27	93	0	1
3	2	6.8	13	11	84.62	91	0	1
3	2	6.7	2	1	50	56	0	0
3	2	9.1	13	12	92.31	65	1	1
3	2	1.15	18	16	88.89	82	1	1
3	2	0.2	12	10	83.33	66	1	1

Proyectos Individuales



Relación entre la temperatura del suelo y la humedad con la formación de grupos de hojas en los caminos de *Atta colombica*

Luis Guillermo Artavia

Los insectos son especialmente vulnerables a las características del tiempo, por sus pequeños tamaños y proporcionalmente larga área superficial. (Wetterer, 1995) En términos del efecto fisiológico, los más importantes parámetros del clima que afectan a los pequeños animales terrestres pueden ser la temperatura y los contenidos de humedad en el aire. Estos dos factores son continuamente modificados por dos variables climáticas mayores, la radiación solar y el viento. (Wetterer, 1995)

La radiación solar es el principal determinante en la temperatura del suelo, ya que afecta la evaporación y de aquí las condiciones de humedad en el área. (Willmer, 1983). La conjunción de estos factores pareciera afectar el comportamiento de Forrajeo de *A. colombica*.

La corta de hojas por hormigas del género *Atta* es una de las plagas importantes en la agricultura del Nuevo Mundo tropical. Tres especies de *Atta* se encuentran en América Central: *Atta sexdens*, *Atta colombica* y *Atta cephalotes*.

Las Zompopas pueden encontrarse a lo largo de Costa Rica en los bosques por debajo de los 1000 m de altura. Sus grandes hormigueros pueden contener hasta cinco millones de obreras, pasando desde la "mínima" más pequeña (2 mm de longitud) hasta el soldado más grande (hasta 20 mm de longitud), con las obreras medias (como de 10 mm de longitud), que son las más conocidas para el observador casual. Son las obreras medias las que recolectan la mayor parte de las hojas. (Janzen, 1991).

Las partes recién cortadas de las plantas son traídas a la colonia por las forrajeadoras y entregadas a las obreras mínimas que limpian y raspan su superficie. (Janzen, 1991)

El objetivo del presente trabajo es: determinar si existe relación en la temperatura y la humedad del suelo con la formación de grupos de hojas en los caminos que conducen a los nidos de *Atta colombica*.

Métodos

El presente trabajo fue realizado en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito y en el sector del Manglar La Purruja, durante el mes de enero del año 2000. Se estudiaron un total de 8 hormigueros pertenecientes a las hormigas del género *Atta colombica*, los cuales presentaban grupos de hojas en sus caminos de acceso a los nidos.

El día anterior a la realización de la toma de datos se localizaba un hormiguero que presentaba el comportamiento de acumulación de hojas en sus caminos. Al día siguiente la toma de datos se iniciaba a las 8 a.m., salvo algunas excepciones. Se registraba la hora del día, la temperatura del suelo, la temperatura ambiental, la condición que podía ser sol, sombra, o una combinación de estas, y además la cantidad de hormigas que pasaban con carga hacia el nido. Las observaciones se realizaban por un período de alrededor de 3 horas en forma continua.

Las tomas de temperatura se realizaban cada 30 minutos al igual que la determinación de la condición y la cantidad de hormigas con carga. El comportamiento se dividió en tres; hormigas que botaban la hoja y se devolvían hacia la zona de corta, las que botaban la hoja y seguían y las que no las botaban y seguían con ellas hacia el nido. Para estos parámetros el registro fue realizado en forma continua, el procedimiento era seguir una hormiga determinada y ver el comportamiento que presentaba en un sector determinado del camino.

En ciertos hormigueros, con el fin de que el fenómeno de amontonamiento de hojas fuera de una forma más puntual, se pusieron techos sobre el camino con el fin de que las hormigas botaran las hojas en sitios específicos, y así poder facilitar la cuenta de las mismas, los techos fueron confeccionados con unos pequeños soportes de madera y bolsas plásticas blancas.

Para el caso del experimento de humedad en el suelo el área ha ser estudiada fue humedecida inicialmente por medio de botellas aspersoras y posteriormente derramando agua directamente sobre el camino. Esto se hizo en un punto donde se sabía de antemano que las hormigas en condiciones naturales formaban un grupo de hojas.

Los resultados son representados por medio de un gráfico de regresión logística. Y para el caso del hormiguero dentro del bosque y del que se le aplicaron cambios artificiales en la humedad del suelo fueron representados por medio de gráficos de dispersión.

Resultados

Para los ocho hormigueros estudiados parece existir una relación entre la temperatura y la humedad del suelo, y la formación de amontonamiento de hojas en los caminos que conducen a los nidos de *A. colombica*. Fig. 1.

En la Fig. 1 se observa como al aumentar la temperatura las hormigas modifican su comportamiento de acarrear las hojas hacia el nido y las botan en sitios específicos dentro de los caminos, por el contrario el comportamiento de llevar las hojas hacia el nido disminuye. Para la Fig. 1.a el comportamiento de botar la hoja y devolverse hacia la zona de corta se produjo cuando la temperatura del suelo sufrió un aumento de 18° C ya que pasó de 24° C a 40° C en un periodo de 30 minutos, de aquí en adelante dicho comportamiento se siguió manifestando en detrimento del comportamiento de no botar la hoja y continuar con ella hacia el nido, que es el que prevalecía cuando la condición de sombra sobre el camino de hormigas era la dominante

En la Fig. 2 la cual se confeccionó en datos provenientes de un hormiguero dentro del bosque se observa como el comportamiento de botar la hoja no se presenta durante el periodo de observación, mientras que el transporte de hojas hacia el hormiguero no se ve interrumpido, y muestra un crecimiento sostenido durante el tiempo de toma de datos.

En la Fig. 3 la cual corresponde a un tratamiento en el cual se trató de modificar el comportamiento de las hormigas mediante condiciones artificiales de humedad. Se observa como el comportamiento de botar la hoja y devolverse no se presenta, sin embargo, el de no botarla muestra inicialmente un crecimiento, y posteriormente este comienza a decrecer.

Discusión

Parece existir una relación entre el aumento de la temperatura del suelo y una modificación en el comportamiento de acarreo de hojas hacia el nido en *A. colombica*, en la Fig. 1 se muestra dicho efecto.

Este comportamiento podría tener una estrecha relación con los mecanismos fisiológicos que presenta *A. colombica*, ya que como se sabe estos insectos no son capaces de termo regular su temperatura, por tanto el hecho de exponerse a temperaturas elevadas, podría estar significando un severo estrés tanto en la fisiología de estas hormigas como en su comportamiento.

Por tanto, es de esperar que las hormigas en un determinado instante del día en el cual sientan que la temperatura del sustrato sobre el que avanzan se vuelve hostil hacia ellas se ven obligadas a variar su comportamiento, esto con el fin de no versen afectadas por la temperatura, que pareciera ser el factor que está desencadenando el comportamiento de botar las hojas en los caminos.

Cuando uno analiza un trillo de hormigas de esta misma especie, pero dentro de un bosque en el cual la incidencia directa de los rayos del sol es menor y, por tanto, la temperatura del suelo tiende a mantenerse constante, uno no localiza amontonamiento de hojas y lo que se observa es que el acarreo de las mismas hacia el nido describe un aumento sostenido en el tiempo (Fig2).

Sin embargo, esto podría variar en caso de que un rayo de luz logre llegar con bastante intensidad y duración sobre un punto determinado del camino, ante lo cual se esperaría que las hormigas como medida de protección boten la hoja y regresen hacia la zona de corta.

Pero el amontonamiento de hojas en los caminos de *A. colombica* si bien pareciera que responden a cambios bruscos en la temperatura del suelo, también parecieran responder a cambios en la intensidad con la cual llega la radiación solar hacia el suelo.

Esto por cuanto si las hormigas están formando un amontonamiento de hojas y la condición de sol, pasa a una de sombra producto ya sea de la interferencia de la radiación del sol por una nube en forma natural, o porque, se crea una condición de sombra artificial, el comportamiento de las hormigas cambia drásticamente pasando, del comportamiento de botar la hoja y devolverse, al de continuar al nido con la carga que trae de la zona de corta o incluso, el de inmediatamente comenzar a recoger las hojas que anteriormente habían sido botadas sobre el trillo y conducirlas hacia el nido.

Otro factor que parece modificar el transporte de hojas y, por tanto, la formación de acumulaciones de las mismas en los caminos de *A. colombica* son los cambios artificiales tanto en la humedad como en la temperatura del suelo.

En la Fig. 3 se observa como producto de cambios en la humedad del suelo ya sea por la aspersión de agua simulando lluvia o por la agregación de esta de manera directa sobre el camino, el comportamiento de botar la hoja que era patente en este sitio, se ve reducido a su mínima expresión. Y el de seguir con la hoja rumbo hacia el nido se ve invertido, ya que no importando que la temperatura aumentara, las hormigas continuaron con su transporte.

Hay que aclarar que durante este periodo la condición de sombra prevaleció sobre la de sol, dándose éstos en periodos intercalados, sin embargo, cuando la condición fue totalmente soleada y a pesar de que se continuó agregando agua al suelo para mantenerlo húmedo la cantidad de hormigas que no botaban la hoja y seguían hacia el nido comenzaron a disminuir.

Observaciones posteriores y realizadas cuando ya no se le agregaba agua al suelo, mostraron que el comportamiento había vuelto a su condición inicial ya que las hormigas estaban botando las hojas en el sitio donde lo hacen de manera natural y bajo condición de sol, el cual estaba incidiendo directamente sobre esa área.

Es posible concluir que existe una relación entre la temperatura del suelo y la formación de amontonamiento de hojas en los caminos que conducen a los nidos de *A. colombica*, sin embargo, se debería de trabajar más este aspecto, ya

que pareciera que no es tanto la temperatura del suelo, como sí la intensidad de la radiación solar sobre el mismo la que produce el cambio en el comportamiento de esta especie de hormiga.

En cuanto a la humedad, ésta también pareciera modificar el comportamiento de *A. colombica* ya que si se le asperciona agua con una cierta intensidad las hormigas tienden a botar las hojas, sin embargo, las que se observaron haciéndolo fueron muy pocas. La humedad en el suelo sí parece modificar significativamente el comportamiento de botar las hojas ya que mientras este se mantenga húmedo las hormigas no botan las hojas en sitios donde anteriormente lo hacían.

Durante todas las observaciones realizadas no se observó el ataque de fóridos hacia las hormigas.

Bibliografía

- Janzen, D. 1991. Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 701 – 702 p.
- Larsson, F. 1990. Thermoregulation and Activity Patterns of the Sand Wasp *Steniolia longirostra* (Say) (Hymenoptera: Sphecidae) in Costa Rica. *Biotropica*.22(1): 65-68.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. Reino Unido. 377p.
- Wetterer, J.K. 1995. Forager Polymorphism And Foraging Ecology In The Leaf-Cutting Ant, *Atta colombica*. *Psyche*.102: 133-147.
- Willmer, P.G. 1983. Microclimate and the Environmental Physiology of Insects. *Physiology*. 9: 1-41.

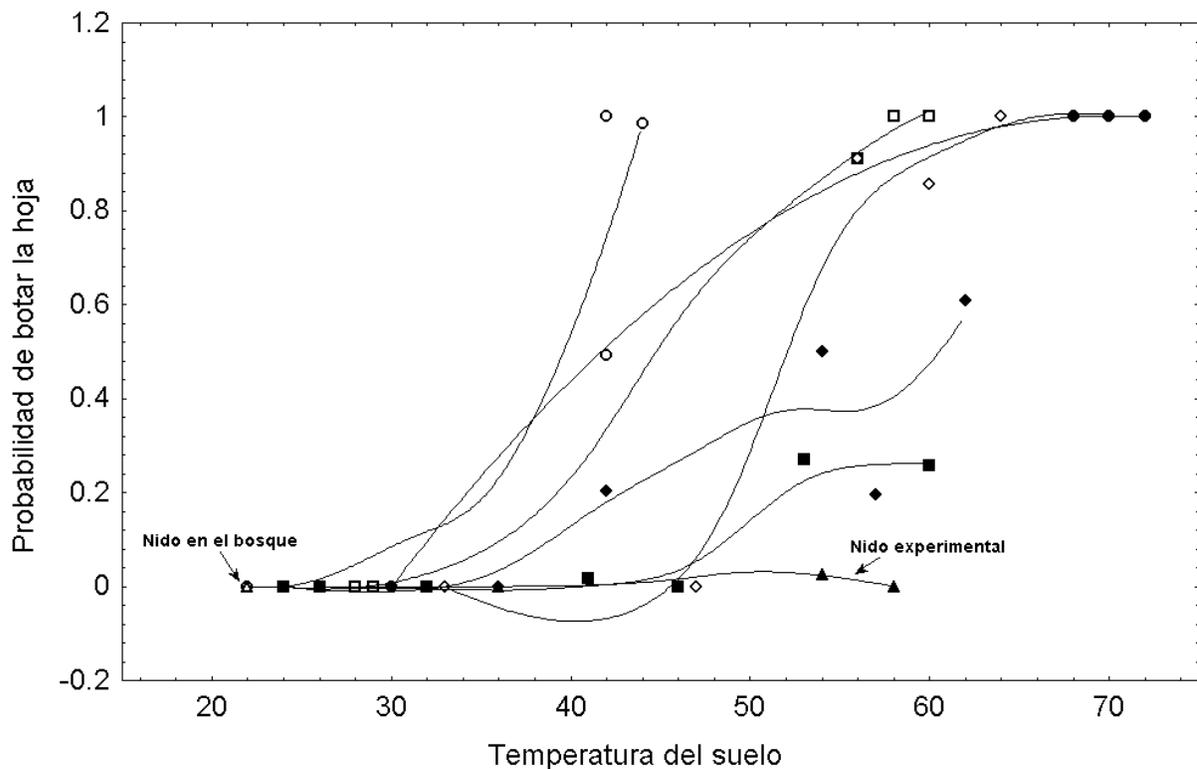


Fig. 1: Variación en el comportamiento de transporte de hojas en *Atta colombica* según cambios en la temperatura y humedad del suelo. Golfito, Enero, 2000.

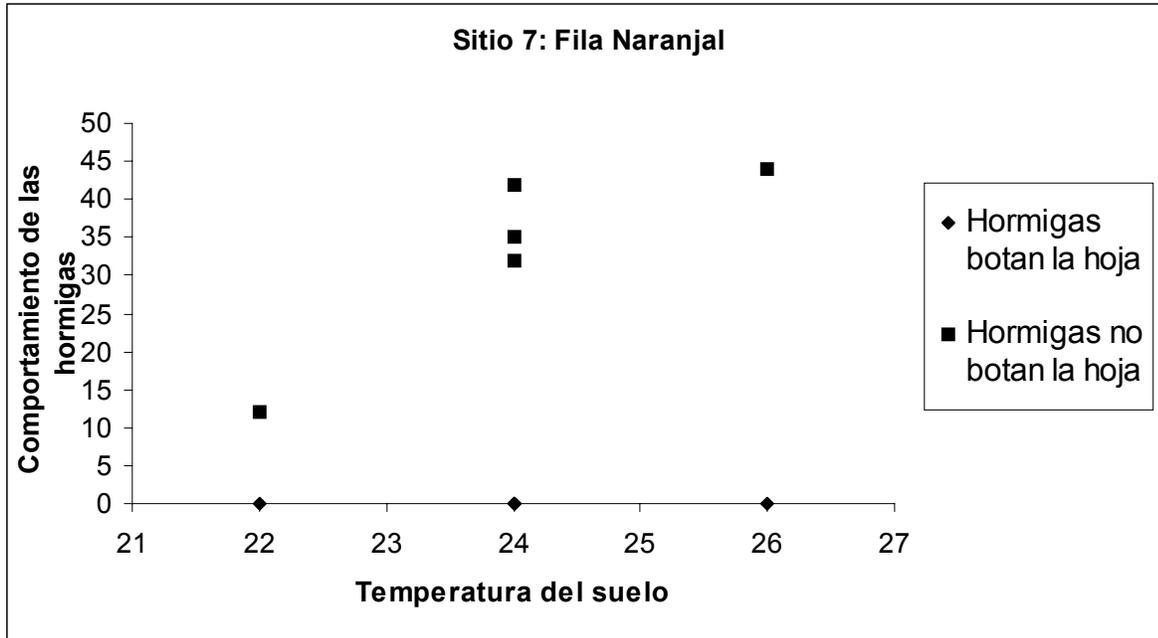


Fig. 2: Comportamiento de transporte de hojas de *Atta colombica* dentro de un bosque primario. Golfito. Enero, 2000.

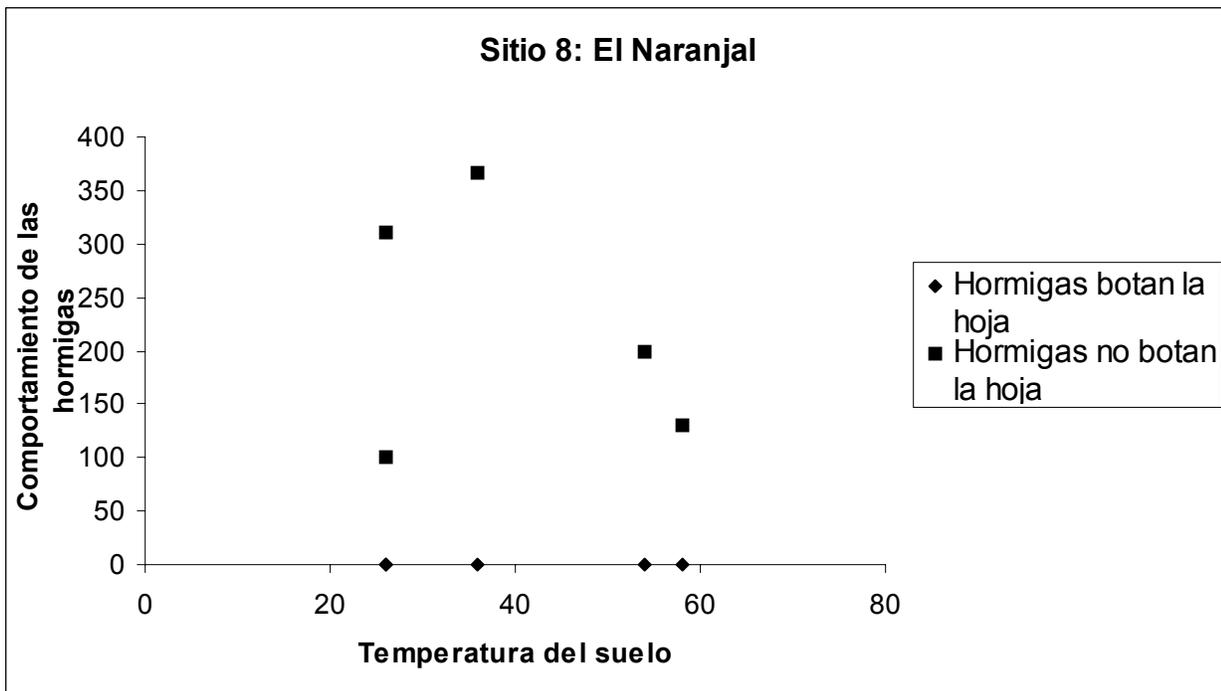


Fig. 3: Comportamiento de transporte de hojas de *Atta colombica* según cambios artificiales en humedad y temperatura del suelo. Golfito. Enero, 2000.

Distribución de *Iriartea deltoidea* (Arecaceae), el papel de la pendiente y la disponibilidad de luz como factores que determinan su establecimiento

Mayrelith Artavia

La región centroamericana es rica en palmas y contiene aproximadamente 25 géneros y 150 especies (Henderson *et al* 1995). En la finca La Selva, en Puerto Viejo de Sarapiquí, las palmas del subdosel representan un componente distintivo en la vegetación del bosque primario, *Iriartea deltoidea* ocupa el cuarto lugar en los índices de valor de importancia pues aunque esta palma no alcanza grandes diámetros (generalmente <30cm DAP), presenta una alta abundancia (Hartshorn y Hammel 1994).

Esta especie se encuentra ocasionalmente en bosques en estados de sucesión tempranos o medios, sin embargo se ha encontrado una mayor abundancia en bosques en etapa sucesional avanzada o maduros como lo comprueba un estudio sobre bancos de semillas realizado por Losos (1993 citada por Losos 1995), donde se encontró una baja densidad de semillas en las primeras etapas de sucesión, comparada con una altísima densidad de semillas en bosques maduros.

Por otra parte, ha sido mostrado en un estudio realizado por Clark *et al* (1995), que la densidad total de palmas, la riqueza de especies y los patrones de abundancia de especies varían significativamente con los factores edáficos y la actividad humana en el pasado.

En general las palmas han sido consideradas especies tolerantes a la oscuridad y de hecho, en muchos bosques lluviosos, la mayoría de las especies pasan toda su vida en el sotobosque (Chazdon 1986 a). Especies del subdosel, tal como *Welfia georgii* de los bosques lluviosos de tierras bajas de Centroamérica, germinan en la profunda oscuridad del sotobosque y gradualmente crecen a través de los estratos bajos del bosque (Vandermeer 1983 citado por Chazdon 1986 a).

El presente trabajo pretende definir si factores como la pendiente y la disponibilidad de luz determinan el establecimiento de *Iriartea deltoidea* en un bosque maduro, y además analiza la distribución por tamaños de esta palma con el fin de definir si existe alguna diferencia en este patrón entre individuos de diferente altura en dicho bosque.

Métodos

El proyecto se realizó durante el mes de enero del 2000 en El Naranjal, Refugio de Vida Silvestre de Golfito. Según el Sistema de Zonas de Vida de Holdridge, este bosque primario se clasifica como Bosque Tropical Muy Húmedo, con una precipitación anual media que oscila entre 4000 y 6000mm, la estación lluviosa abarca prácticamente todo el año (Bolaños y Watson 1993).

Se estableció un transecto de 500m a lo largo del sendero de una fila y cada 50m, se delimitó un total de 15 parcelas de 10X10m alternando al lado izquierdo y derecho del sendero, se determinó la pendiente de cada parcela utilizando un clinómetro y se calculó por observación directa el porcentaje de apertura del dosel con el fin de estimar la cantidad de luz disponible, esto se hizo imaginando los claros agrupados en un solo lugar y estimando qué porcentaje del dosel representaban. En cada parcela se contaba el número de individuos presentes y a cada uno se le midió la altura.

Como se observó pocos individuos adultos dentro de estas parcelas fue necesario hacer 10 parcelas de 50mX20m también sobre 500m del sendero, cada 50m a ambos lados del sendero y hasta unos 10m en cada lado se contó el número de individuos adultos y se anotó cuántos de ellos estaban en periodo reproductivo; como adultos se consideraron aquellos individuos que presentaban una altura igual o mayor a los 6m pues a partir de este tamaño se observó floración.

Se realizó correlaciones de Spearman entre el número de individuos por parcela y la pendiente, y entre el número de individuos con el porcentaje de apertura del dosel. Se calculó el Coeficiente de Dispersión (CD) para determinar el tipo de distribución de la población en general; y se hizo tres categorías para observar la distribución espacial según tamaños de individuos, calculando el CD para las plantas menores de 1m de altura pues aquí es donde se concentra la población, un CD para las plantas que se encuentran en un rango de 1m a 6m y otro para los adultos, en este último caso se utilizó los datos obtenidos en las parcelas de 1000m².

Resultados

El número de individuos por parcela de 100m² varió de 0 a 26 individuos, con un total de 71 (promedio = 4.73, desviación estándar = 6.86), para una densidad de 473 palmas menores de 6m/ha.

En las parcelas de 50mX20m se contó 20 individuos adultos (promedio = 2, desviación estándar = 3.23), de los cuales 9 se encontraban en periodo de floración, lo cual representa un 45% del total. Solamente en dos de las parcelas, que se encontraban separadas por unos 200m, se observó individuos con flores o frutos. El rango de alturas reportadas para todos los adultos encontrados va desde los 6m hasta los 12m y solo un individuo posee una altura de 20m.

Para la pendiente y el porcentaje de apertura del dosel de las parcelas de 100m² se encontró un promedio y una desviación estándar de 30.80 ± 7.56 y 28.67 ± 9.54 respectivamente. Existe una correlación positiva entre el número de individuos y la pendiente ($r = 0.551$, $p = 0.033$) (Fig.1) y no hay una correlación significativa entre el número de individuos y la disponibilidad de luz ($r = -0.439$, $p = 0.102$) (Fig.2).

Según el Coeficiente de Dispersión (cuadro 1) la población general se encuentra agrupada, lo mismo se indica para los individuos de la categoría <1m de altura y para los adultos, sin embargo para los individuos que se encuentran en la categoría de 1m-6m la distribución resultó aleatoria.

Discusión

Según un estudio de Clark *et al* (1995), *Iriartea deltoidea* está virtualmente omnipresente a través de todos los tipos de suelo y posiciones topográficas, sin embargo también observaron que la densidad de las palmas mayores a 10m de altura, decrecía de las pendientes muy pronunciadas a las pendientes menos empinadas, a las faldas de las pendientes y finalmente en terrenos planos, además encontraron que existe una marcada variación en cuanto su densidad entre suelos emparentados. Este patrón de las pendientes, concuerda con lo observado en el estudio realizado en Golfito.

Kahn y Granville (1992 citados por Chazdon 1996) han indicado que los patrones de drenaje del suelo influenciaron la distribución de palmas del dosel y del subdosel en la Guyana Francesa. Así, se cree que una pendiente pronunciada puede disminuir la posibilidad de acumulación de agua en el suelo, lo cual dificulta la respiración de las raíces y esto puede limitar la acumulación de biomasa, y por lo tanto la altura de la palma, haciendo difícil para la palma lograr grandes alturas en terrenos planos (Ávalos *et al* en preparación), esto se perfila como una posible explicación a esta preferencia de las palmas a terrenos con pendiente.

Al ser las palmas especies tolerantes a la oscuridad, es de esperar una disminución en el número de individuos conforme aumenta el porcentaje de apertura del dosel dentro de las parcelas, sin embargo la correlación calculada aunque negativa no fue significativa. Al parecer, las palmas prefieren establecerse en lugares donde las condiciones de luz sean intermedias, en un estudio realizado por Chazdon (1986 b) se concluyó que las semillas de tres especies de palmas del subdosel (*Asterogyne martiana*, *Geonoma cuneata*, y *G. congesta*), que crecían en el límite de un claro del bosque tuvieron tasas de producción foliar mayores, tenían una mayor altura y hojas más grandes que aquellas palmas que se desarrollaron en un sitio cuyo dosel era cerrado. Las mediciones de crecimiento y fotosíntesis, y las simulaciones de ganancia de carbón sugirieron que las condiciones de luz en los bordes de claros y dentro de claros pequeños son las ideales para esas tres especies.

En cuanto a la distribución de *Iriartea*, los patrones encontrados contrastan con estudios anteriores, por ejemplo, según la investigación de Lieberman y Lieberman (1987) en La Selva *Iriartea* estaba distribuida aleatoriamente en todas las áreas en que se encontraba; en ese mismo lugar Sterner *et al* (1986) trabajaron con individuos de más de 10cm de diámetro y los dividieron en dos categorías: adultos y juveniles, encontrando que los juveniles presentan un patrón agrupado mientras que los adultos exhiben una distribución significativamente más uniforme que lo esperado de la mortalidad azarosa de los juveniles existentes.

Por otra parte, Sterner *et al* (1986) también apuntan que si existe un componente de dispersión, sobrevivencia o crecimiento, entonces las diferencias en patrones espaciales de clases de diferente tamaño en una población, deben ser evidentes. En este caso, no es posible determinar si alguno de estos componentes jugó algún papel en el patrón de distribución de los individuos de las diferentes categorías de tamaño, pues por ejemplo no se observó herbivoría en ningún estadio, y aunque se sabe que los frutos de *Iriartea* son producidos abundantemente y que son consumidos por tucanes, monos, y roedores (Henderson *et al* 1995) que funcionan como potenciales dispersores, solo bajo un estudio más detallado podría determinarse el verdadero papel de estos factores en la distribución de esta palma.

Las diferencias en los patrones de distribución parecen más bien explicadas por un efecto de muestreo pues es probable que el tamaño de las parcelas no haya sido suficiente para trabajar con los individuos entre 1 y 6m de altura, y quizás por esto el Coeficiente de Dispersión resultó aleatorio para esta categoría.

Es muy probable que en el pasado esta población de *Iriartea* haya sufrido depredación humana pues esta especie alcanza de 25 a 30m de altura (Quesada *et al*, 1997) y en el área de estudio solamente se observó un individuo de unos 20m, lo que parece indicar que aunque esta especie se encuentre en un bosque maduro, su estado es de regeneración, lo que tal vez influya también en los patrones de su distribución.

Bibliografía

- Ávalos, G., A.L. Araya. y D. Salazar. En preparación. Slope and stem volume as determinants of the structure of stilt roots in the Neotropical palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza* (Arecaceae).
 Bolaños, R. y V. Watson. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica. Centro Científico Tropical.

- Chazdon, R.L. 1986 a. Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. *Principes*, 30(3) :92-99.
- Chazdon, R.L. 1986 b. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Ecology*, 74 :995-1012.
- Chazdon, R.L. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure : canopy palms as landscape mosaics. *Tree*, 11(1) :8-9.
- Clark, D.A., D.B. Clark, R. Sandoval y M.V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distribution of tropical rain forest palms. *Ecology*, 76(8) : 2581-2594.
- Hartshorn, G.S. y B. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns. En: L.A. Mcdade, K.S. Barua, H.S. Hespeneide y G. Hartshorn (Edit.) *La Selva*. The University of Chicago Press. Estados Unidos de América. Pp. 75,76.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press. Estados Unidos de América. Pp. 12,109.
- Lieberman, M. y D. Lieberman. 1987. Patterns of density and dispersion of forest trees. En : L.A. Mcdade, K.S. Barua, H.S. Hespeneide y G. Hartshorn (Edit.) *La Selva*. The University of Chicago Press. Estados Unidos de América. Pp 113
- Losos, E.C. 1995. Habitat specificity of two palm species : experimental transplantation in amazonian sucesional forests. *Ecology*, 76(8) : 2595- 2606.
- Quesada, F.J., Q. Jiménez, N. Zamora, R. Aguilar y J. González. 1997. Árboles de la península de Osa. Instituto Nacional de Biodiversidad. Pp. 43.
- Sterner, R.W., C.A. Ribic y G.E. Schatz. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, 74 :621-633.

Cuadro 1. Coeficientes de Dispersión para la población general y para cada categoría de tamaño de *Iriartea deltoidea* en El Naranjal, Golfito.

	Población	<1m	1m - 6 m	Adultos
C.D.	9.94	10.97	1.06	5.22
χ^2	139.21	153.57	14.82	47
g.l	14	14	14	9
P	<0.01	<0.01	0.39	<0.01
Distribución	Agrupada	Agrupada	Aleatoria	Agrupada

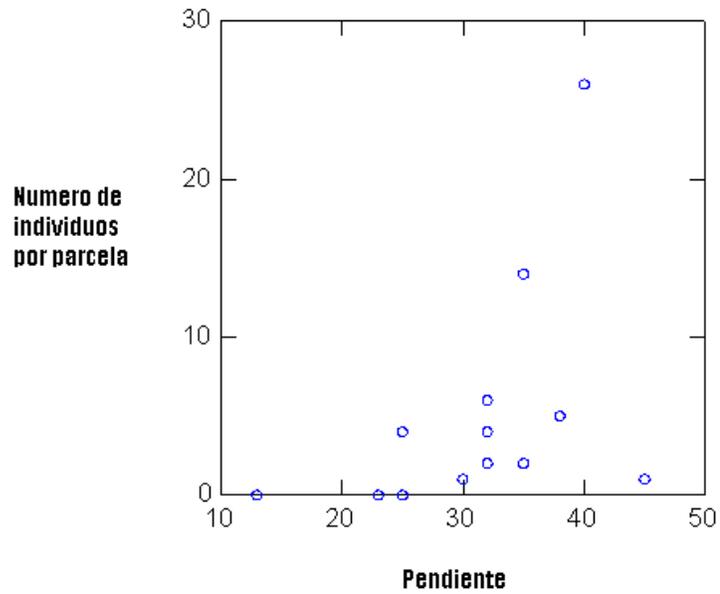


Fig. 1. Correlación entre el número de individuos de *Iriartea* por parcela y la pendiente, El Naranjal, Golfito.

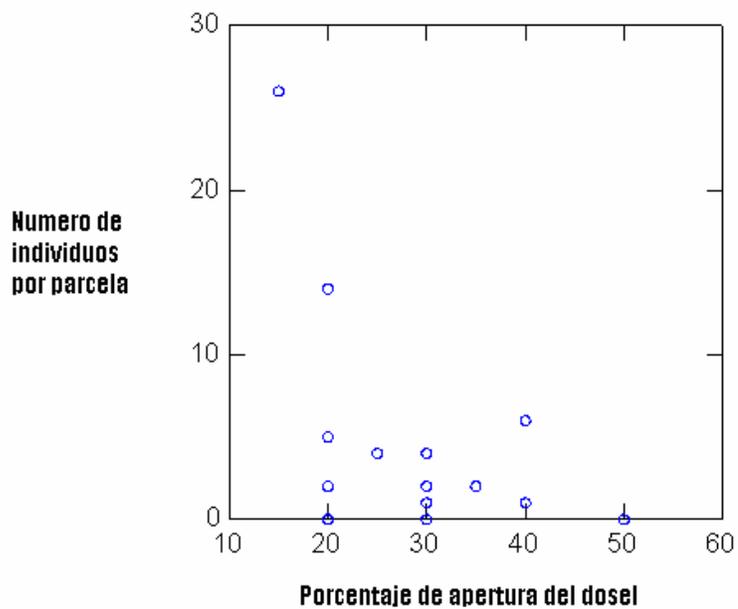


Fig. 2. Correlación entre el número de individuos de *Iriartea* por parcela y el porcentaje de apertura del dosel, El Naranjal, Golfito.

Estructura demográfica y dinámica del nido de *Pseudomyrmex spinicola* (Emery) Formicidae: Pseudomyrmecinae) en *Acacia allenii* Janzen (Fabaceae: Mimosoidea)

Eduardo Chacón

En Costa Rica hay al menos 50 especies del género *Pseudomyrmex* ampliamente distribuidas. Típicamente son hormigas tímidas que viven en pequeñas colonias en el suelo. Sin embargo, cuatro especies son habitantes obligatorios en algunas especies del género *Acacia* (Mimosaceae) (Hanson y Gauld 1995) que al parecer son hospederas obligatorias (Janzen 1966). La interacción entre las hormigas *Pseudomyrmex* y las acacias ha sido descrita en múltiples ocasiones (Belt 1874, Janzen 1966, 1967b, 1974, 1975, 1991).

Las especies de acacia que tienen hormigas residentes obligatorias, tienen grandes espinas estipulares huecas, nectáreos extraflorales bien desarrollados en el raquis de las hojas y pequeños órganos nutritivos, llamados cuerpos de Belti, en las puntas de las pínulas, ofreciéndole a la hormiga un lugar donde hacer el nido y el alimento. Las especies de *Pseudomyrmex* que son habitantes obligatorios de las acacias son muy agresivas y defienden a la planta de múltiples enemigos tales como enredaderas, insectos herbívoros, ganado y biólogos de campo (Belt 1874, Brown 1960, Janzen 1966, 1967b, Beattie 1985), además evita que la vegetación cercana compita con la planta y que el fuego se le acerque (Janzen 1967a).

La especie *P. spinicola* se distribuye desde Honduras a Colombia, en Costa Rica se encuentra en la vertiente oeste. Su biología fue descrita por Janzen (en Janzen 1991 como *P. ferruginea*) (Hanson y Gauld 1995). Esta especie ha sido estudiada en la mayoría de las veces en los bosques secos de Costa Rica, asociada con *A. collinsii* o *A. cornigera*. Sin embargo pocas veces se ha estudiado su comportamiento en *A. allenii*, en un ambiente de bosque húmedo y lluvioso como los de la Península de Osa, donde esta especie de acacia es endémica (Janzen 1974).

Según Hölldobler y Wilson (1990), la demografía de las colonias individuales de las hormigas ha recibido poca atención, aún cuando esto es básico para comprender la dinámica de población de la colonia y su biología. Aunque Janzen (1967, 1991) ha estudiado las colonias de *Pseudomyrmex*, estos estudios se han llevado a cabo en bosque seco y además posiblemente lo que hay escrito para *P. spinicola* (Janzen 1991) es referido a *P. ferruginea*, debido a un error en la identificación (Ward 1993 en Hanson y Gauld 1995).

Por lo tanto, el objetivo principal de este trabajo es conocer la estructura (composición demográfica de obreras, machos y hembras aladas, pupas y larvas) de la población de varias colonias de *Pseudomyrmex spinicola* formada en plantas de *Acacia allenii*, en el bosque húmedo. Otros objetivos son: conocer la localización de la reina dentro de la colonia, la proporción de machos y hembras reproductivas y los lugares preferidos por las hormigas para dejar las larvas y pupas.

Métodos

Este trabajo se realizó entre enero y febrero de 2000 en los alrededores de Golfito, provincia de Puntarenas. En varios sitios se colectaron plantas enteras de *A. allenii* con el fin de colectar la colonia entera de *P. spinicola*. Las plantas se cortaron en partes y se guardaron en bolsas plásticas con éter o acetona para matar a las hormigas. Cuando la planta era muy grande, se dividió en varias partes y se guardó cada parte en una bolsa aparte y se marcó cada parte según un esquema que se hizo con la planta entera. Las plantas pequeñas se colectaron en una sola bolsa. Como las colonias de otras especies de *Pseudomyrmex* ocupan de una a varias plantas de acacia (Janzen 1991), se trató de colectar plantas aisladas o grupos pequeños, cuando eran grupos, las plantas se colectaron en forma separada, manteniendo su identidad.

Para saber si un grupo de plantas pertenecía a una misma colonia se hicieron puentes entre las plantas, utilizando otras ramas o ramas de la misma planta y se incentivó a las hormigas a cruzar el puente, dándole unos golpecitos a este, también se traspasó algunas hormigas de un grupo de plantas a otro para ver si entre las hormigas de estas plantas lejanas había la misma reacción. Si ocurrían interacciones agresivas entre las hormigas de diferente planta, se consideraba a estas como de diferente colonia. Las interacciones agresivas se definieron como aquellas en las que las hormigas se agarraban con las mandíbulas (Amézquita 1995)

Las plantas colectadas fueron llevadas al laboratorio donde se contaron las obreras y las aladas vírgenes, hembras y machos que habían en la bolsa (machos se distinguen por ser más pequeños, más oscuros y con las antenas más largas que las hembras). Luego se abrieron las espinas y se contaron las obreras, aladas (machos y hembras), pupas y larvas. Además se contó el número de espinas que tenía cada planta. Con las colonias que tenían alados vírgenes se sacó una proporción entre las hembras y los machos. Cuando se abrieron las espinas se encontraron larvas y adultos de otros insectos que también fueron identificados y anotados. También se contó el número de reinas por colonia y se anotó la localización de estas en el nido.

A unas espinas se les midió el ancho y el largo con un vernier ± 0.05 mm, para ver si hay una relación entre el tamaño de la espina y el número de larvas y pupas que dejan las hormigas dentro de esta. A otras espinas se les tomó la posición con respecto al tallo principal, clasificándolas en: cerca del tallo, en medio de la rama y en el extremo de la rama para ver si existe preferencia por las hormigas en dejar las pupas y larvas en una espina según la posición de esta en la planta, estos datos se analizaron con un análisis de variancia.

Para observar el desarrollo de nuevas colonias, se colectaron plántulas con pocas espinas, y se contó el número de reinas que se encontraban en ellas, en esas plántulas también se encontraron otras hormigas e insectos que se identificaron y se anotaron. Además de esto se hicieron observaciones en un árbol que tenía pocas obreras, pero que no fue analizado por completo debido a su tamaño.

Resultados

En total se colectaron 14 plantas que formaban 7 colonias. Los números de obreras, alados vírgenes (machos y hembras), pupas, larvas y reinas para cada colonia están en el cuadro 1. La colonia 1 fue la más grande (cuadro 1), formada en una planta de aproximadamente 2 metros. La única reina de esta colonia se localizaba en una espina grande (50 mm largo y 13.1 mm ancho) cerca del tallo principal, a una altura de 1.65 m. Las otras colonias estaban formadas por plantas de aproximadamente un metro y la reina se encontraba en las espinas de arriba.

Las colonias 2 y 3 estaban formadas por varias plantas (cuadro 1). Estas plantas siempre estuvieron muy cercanas entre sí, formando parches. Esto concuerda con los resultados de los trasposos de hormigas de una planta a otra, ya que cuando se hicieron puentes entre plantas cercanas, nunca hubieron interacciones agresivas entre las hormigas, pero cuando se pasaron hormigas de una planta a otra lejana, las hormigas intrusas fueron sacadas en todos los casos.

Únicamente las colonias 1 y 7 presentaron aladas vírgenes (cuadro 1). En el caso de la colonia 7 el número es muy bajo, pero esto posiblemente se debe a que esta planta se encontraba junto a otro grupo de plantas más grandes que no se colectaron y que de acuerdo con la prueba de trasposo de hormigas que se realizó ahí, esta planta era parte de una colonia más grande formada por varias plantas y posiblemente estas otras plantas tenían más hormigas aladas. A este motivo posiblemente se debía la ausencia de reina en la planta colectada de la colonia 7 (cuadro 1). En la colonia 1, la proporción entre machos y hembras fue de 0.18 (cuadro 1).

La mayoría de las colonias tuvieron una sola reina (cuadro 1), a excepción de la colonia 7, que no tuvo posiblemente por las razones ya expuestas, la colonia 4 donde no se encontró y en la colonia 8 donde había 9 reinas (cuadro 1). En este último caso al parecer, por el poco número de obreras se trataba de una planta desocupada (cuadro 1). En esta planta de apenas 20 espinas, 9 estaban ocupadas por reinas, 2 por hormigas del género *Crematogaster*, una por hormigas del género *Camponotus*, una por una larva de microlepidóptero (Gelechiidae) y el resto por unas pocas obreras (cuadro 1).

Estos resultados son similares a las observaciones que se hicieron en el árbol que fue analizado parcialmente, ya que este tenía una parte desocupada por obreras, donde se encontraron 11 reinas sin alas e insectos y larvas similares (cuadro 1). Además de los insectos que ya mencioné, en este árbol se encontraba también una larva de coleóptero. Todos estos estaban de las espinas. Todas las larvas de Gelechiidae (cuadro 1) estaban en espinas jóvenes, que son más suaves y verdes.

Se obtuvo que al aumentar el ancho de la espina ($\bar{x} \pm s = 11.01 \pm 2.10$ mm, $n = 104$) aumenta el número de pupas ($r = 0.348$, $p < 0.001$, $n = 104$) y aumenta el número de larvas ($r = 0.321$, $p = 0.001$, $n = 104$). También al aumentar el largo de la espina ($\bar{x} \pm s = 42.85 \pm 5.02$ mm, $n = 105$) aumenta el número de pupas ($r = 0.405$, $p < 0.001$, $n = 105$) y de larvas ($r = 0.343$, $p < 0.001$, $n = 105$). Sin embargo hay una gran variación en el número de pupas y larvas en espinas del mismo tamaño.

No se encontró diferencia en el número de larvas y pupas entre las espinas del extremo, medio y base de la rama (Cuadro 2).

Discusión

De acuerdo con la literatura y los datos obtenidos, solo la colonia 1 y posiblemente la 7 sean colonias reproductivas, las otras colonias son colonias jóvenes que apenas se están estableciendo o que no han llegado a su etapa reproductiva. Janzen (1967b) reporta para *P. ferruginea* que lo más común en una colonia de 2 años y medio es que tenga de 4000 a 8000 obreras, sin embargo a esa edad puede llegar a tener hasta 12269 obreras. La variación del tamaño de la colonia puede estar en función de la edad y forma de la planta, edad e historia de la colonia y tiempo del año. Es posible que la colonia de *P. spinicola* pueda crecer mucho más debido a que en el campo se pueden observar árboles de hasta 20 metros de altura y según Janzen (1974) *A. allenii* puede llegar a tener hasta 25 metros de altura, siendo la acacia de mayor altura en todo América Central. Es posible que algunas reinas de *Pseudomyrmex* puedan permanecer en un árbol por 10 a 20 años (Janzen 1966, 1967b, 1975)

Según los resultados (cuadro 1), *P. spinicola* parece ser una especie con colonias monogíneas y de fundación solitaria, al igual que otras especies de *Pseudomyrmex* que viven en las acacias (Janzen 1966, 1967b, 1975). Las reinas pueden empezar a fundar su colonia en plantas que tienen de una espina, similar a lo encontrado en las plántulas de *A. allenii* (cuadro 3), a plantas jóvenes o viejas desocupadas de varias espinas, similar a la "colonia" 8 y a la planta que no se analizó completamente. En estos últimos casos se encontró varias reinas fundadoras en una misma planta, cada una ocupando una espina diferente, similar a lo reportado por Janzen para *P. ferruginea* (Janzen 1967b). La presencia de varias reinas en una sola planta también sucede en otras especies de *Pseudomyrmex*, esto se da cuando la planta está desocupada y varias reinas llegan a fundar una colonia, después de un tiempo, las obreras de la reina que nacen de primero, empiezan a desplazar a las otras reinas hasta que una colonia ocupa toda la planta (Janzen 1966, 1967b, 1991).

Las reinas de las otras colonias siempre estuvieron cerca de las espinas de arriba. En *P. ferruginea* las reinas fundadoras con pocas obreras (15 a 20) permanecen en la misma espina con toda su camada y la mayor parte de sus obreras. Esto es similar a lo encontrado en *P. spinicola* en las colonias 5, 6 y 8, luego la reina puede ir moviéndose conforme la planta crece ya que en las colonias 2, 3 y 6, la reina se encontraba en las espinas de arriba.

Cuando la reina es fisogástrica como en el caso de la colonia 1, posiblemente ya a cambiado de espina varias veces. En *P. ferruginea* las reinas fisogástricas cambian de espina en tiempos indeterminados hacia una espina sin daños y más grande, ubicada en el centro de la masa de espinas (Janzen 1967b). Esta descripción es similar al lugar donde estaba la reina fisogástrica de la colonia 1 de *P. spinicola*.

En las colonias 2, 3 y 7 formadas por varios tallos no se determinó si el tallo donde estaba la reina tenía condiciones especiales, pero Janzen (1967b) encontró que en *P. ferruginea* la reina podía estar en el tallo donde se establece la nidada o en alguno de los tallos auxiliares que podían ser hasta 27. Cuando estaba en el primero, la reina se encuentra en las espinas superiores, pero cuando está en los tallos auxiliares, se localiza en las espinas del centro.

La presencia de alados vírgenes (en cantidad considerable) únicamente en la colonia 1, posiblemente se deba a que *P. spinicola* al igual que *P. ferruginea*, *P. belti* y *P. nigrocincta*, comience a producir alados vírgenes hasta casi 2 años después de fundada la colonia, más o menos en el tiempo en que esta ya tiene entre 1000 y 1500 obreras (Janzen 1967b, 1975).

A pesar de que la proporción de sexos, según Janzen (1975), no puede ser determinada a partir de una sola colonia, él dice, basado en numerosas disecciones, que las especies de *Pseudomyrmex* de las acacias tienen "el atributo de producir la misma proporción de hembras y machos". Sin embargo en varias ocasiones ha reportado proporciones muy diferentes de varias colonias (Janzen 1967b, 1975, 1991). De acuerdo con los resultados obtenidos no se puede descartar la posibilidad de que halla algún tipo de selección de parentela con cuota sexual por parte de las obreras, debido al sistema de determinación sexual haplodiploide de los himenópteros sociales y a que, según los datos obtenidos y a la literatura (Janzen 1966, 1967b, 1975), las *Pseudomyrmex* que son habitantes obligatorios de las acacias son monogíneas, por lo que se esperaría una proporción de macho - hembra de 1: 3 (Hölldobler y Wilson 1990, Chapuisat y Keller 1999). Sin embargo no se conoce muy bien si la hembra tiene varias cópulas o si las obreras de *Pseudomyrmex* pueden manipular la proporción sexual de los alados reproductivos, factores que afectarían la proporción sexual de estos (Hölldobler y Wilson 1990, Chapuisat y Keller 1999). La proporción de machos y hembras en un momento también puede estar afectada por que los machos salen antes que las hembras.

La presencia de otros insectos herbívoros en las acacias, aún en presencia de *Pseudomyrmex* ha sido reportada varias veces (Brown 1960, Beattie 1985, Janzen 1966, 1967b, 1991), pero solo Janzen (1967b) reporta dos insectos dentro de las espinas de *A. cornigera*, un microlepidóptero y un curculionido (Zygopinae), algo similar a lo encontrado dentro de las espinas *A. allenii*. Según Brown (1960) y Beattie (1985), los herbívoros que se alimentan de las acacias que tienen asociación con hormigas, han evolucionado a defensas contra los ataques de las hormigas o ha ser desapercibidos por estas.

Las hormigas *Camponotus* y *Crematogaster* que encontré en *A. allenii* también han sido reportadas en varias ocasiones para otras acacias (Janzen 1967b, Beattie 1985). En Costa Rica, hay hormigas de ambos géneros que esta asociados a nectáreos extraflorales y que realizan sus nidos en cavidades de árboles (Hanson y Gauld 1995). Incluso, Davidson *et al* (1988) y Suárez *et al* (1996), reportan que *Crematogaster* puede hacer invasiones exitosas a plantas ocupadas por *Pseudomyrmex*, sin embargo lo más común es que estas hormigas vivan en acacias desocupadas o muertas, tal como se observó en el campo (cuadro 1, 3 y resultados).

Es muy posible que en esta zona, *Crematogaster* tenga una gran influencia en la biología de *Pseudomyrmex*, ya que se ha reportado que los ataques se dan principalmente cuando hay otro tipo de vegetación en contacto con la planta hospedera (Davidson *et al* 1988, Suárez *et al* 1996), y se observó en el campo que en esta zona, posiblemente por el tipo de bosque, las *Pseudomyrmex spinicola* no realizan o realizan muy poca limpieza alrededor de la planta hospedera, a diferencia de lo que se da en el bosque seco (Belt 1974, Janzen 1966, Janzen 1967a, 1967b, 1991).

Según Janzen (1967b) las espinas de las acacias prohíben el acceso a enemigos pero permite una buena circulación del aire y mantienen la temperatura, características de un domacio bien adaptado para albergar hormigas (Beattie 1985). Probablemente por esta razón es que otros insectos están compitiendo por usar estas espinas para hacer su nido.

En cuanto a las relaciones encontradas en el número de larvas y pupas con el ancho y largo de la espina, Janzen (1967b) encontró que en *P. ferruginea*, las colonias que vivían en una sola planta dedicaban unas espinas para crías y otras donde las obreras permanece, y que en las espinas de anidación, el volumen y número de pupas y larvas solo estaba levemente relacionado con el tamaño de la espina. Esto es similar a lo encontrado en *P. spinicola* y la razón posiblemente se deba a que esto favorece el mantenimiento adecuado de la temperatura y la circulación del aire de la espina.

La no preferencia de la espina de acuerdo con su posición posiblemente se deba a que el tamaño es un factor más importante y a que la posición no favorece nada en cuanto a la seguridad ni en un mejor desarrollo de las larvas y pupas.

En conclusión las colonias de *Pseudomyrmex spinicola* en *Acacia allenii* son similares a las colonias de otras especies de *Pseudomyrmex* que viven en plantas de *Acacia* en cuanto a su estructura demográfica y a la monogínea. En cuanto a la proporción de sexos, no se pueden asegurar razones debido a la falta de estudios y a que prácticamente sólo se tomó una colonia en el estudio. A pesar de que hay similitudes en cuanto a los insectos herbívoros que se encuentran en las espinas de otras acacias, es posible que en el bosque húmedo esto es un problema mayor para las hormigas que en el bosque seco, debido al crecimiento rápido de otras plantas vecinas de las acacias. Las relaciones en el tamaño de la espina y el número de larvas y pupas posiblemente se deba a que esto asegura un buen desarrollo de las larvas y pupas.

Bibliografía

- Amézquita, P. 1995. Expandamonos chicas, colonicemos tallos. En: Farji, A. y F. Chinchilla (coord.). Curso Ecología Tropical y Conservación 95-2. Organización de Estudios Tropicales, Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. pp. 228-229
- Beattie, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press. Cambridge. 182 pp
- Belt, T. 1874. El naturalista en Nicaragua. Jhon Murray, London 403 pp.
- Brown, W. L. 1960. Ants, acacias and browsing mammals. Ecology 41: 587-592
- Chapuisat, M. y L. Keller. 1999. Testing kin selection with sex allocation data in eusocial hymenoptera. Heredity 82: 473-478.
- Davidson, D. W., J. T. Longino y R. R. Snelling. 1988. Pruning of the host plant neighbors by ants: an experimental approach. Ecology 69: 801-808.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. The ants. The belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 pp
- Hanson P. E. y I. D. Gauld. 1995. The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press. Oxford. 893 pp.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution between ants and acacias in Central America. Evolution 20: 249-275.
- Janzen, D. H. 1967a. Fire, vegetation structure and the ant-*Acacia* interaction in central America. Ecology 48: 26-35.
- Janzen, D. H. 1967b. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. The University of Kansas Science Bulletin 47: 315-558.
- Janzen, D. H. 1974. Swollen-thorn acacias of Central America. Smithsonian Contrib. Bot. 13: 1-131.
- Janzen, D. H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: A parasite of mutualism. Science 188: 936-37.
- Janzen, D. H. 1991. *Pseudomyrmex ferruginea* (Hormiga del Cornizuelo, Acacia-Ant). En: Janzen, D. H. (ed). Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José. 822 pp
- Suarez, A. V., C. De Moraes y A. Ippolito. 1996. Defense of *Acacia collinsii* by an obligate and nonobligate ant species: the significance of encroaching vegetation. Biotropica 30: 480-482.
- Ward, P. S. 1993. Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants. J.Himenoptera Res. 2: 117-168.

Cuadro 1. Número de plantas adultas, espinas, obreras, alados vírgenes, pupas, larvas, reinas y otros insectos encontrados para cada colonia de *P. spinicola*. En *Camponotus* y *Crematogaster* el número indica ausencia (--) o presencia (1). Golfito. Enero 2000.

Característica de la colonia	Colonia							
	1	2	3	4	5	6	7 ^b	8 ^c
Plantas por colonia	1	2	6	1	1	1	1	1
Espinas	799	28	72	15	6	22	43	20
Obreras	4586 ^a	180	432	77	80	252	933	18
Machos	67	--	--	--	--	--	4	--
Hembras	365	--	--	--	--	--	1	--
Pupas	2575	271	160	--	54	67	413	44
Larvas	2817	462	210	40	--	90	529	52
Reinas	1 ^d	1 ^d	1 ^d	1	1	--	--	9
Otros insectos								
Gelechiidae-Microlepidóptera								
Adultos	5	--	1	--	--	--	--	--
Larvas	6	1	3	1	--	--	--	1
Coleóptero (larva)	1	--	--	--	--	--	--	--
Crematogaster sp.	--	--	--	--	--	--	--	1
Camponotus sp.	--	--	1	--	--	--	--	1

^a En este caso el número de obreras fue mayor pero muchas se perdieron cuando se colectó la planta y otras llegaron vivas al laboratorio y escaparon.

^b De acuerdo con las pruebas de traspaso de hormigas, esto es mas bien parte de una colonia. Que no se colectó toda por su tamaño.

^c Esta planta estaba desocupada, tenía pocas obreras.

^d Reinas fisiogástricas

Cuadro 2. Número de larvas y pupas encontradas en espinas de diferente posición en la rama

	En la base	En el medio	En el extremo	Prueba
Espinas	22	33	28	
Larvas	105	309	288	F = 5.04, g.l. = 80, p = 0.606
Pupas	101	131	165	F = 712, g.l. = 80, p = 0.494

Cuadro 3. Frecuencia de espinas, reinas, obreras y otras hormigas en las plántulas colectadas de *A. allenii*. Golfito. Enero 2000.

	Plántula													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Espinas	1	1	2	4	1	1	1	3	1	1	1	2	1	2
Reinas	1								1	1				
Obreras			5	3										
Crematogaster					1	1	1				1	1	1	1

Efecto de la salinidad sobre el tamaño de la hoja y cantidad de estomas en *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae)

Laura Esquivel

La salinidad induce cambios en el metabolismo, anatomía y morfología general de las plantas, los cuales pueden interpretarse como adaptaciones que aumentan las posibilidades de resistir el estrés impuesto. Estas modificaciones en las plantas halófitas se consideran como producto de los procesos selectivos generadores de adaptaciones debido a la concentración salina (Soto y Corrales, 1987).

La salinidad del suelo, tiene gran influencia en los procesos fisiológicos de las especies de mangle, puede producir cambios en la concentración de iones en los tejidos que a su vez modifican el potencial osmótico, el desarrollo estructural de algunas especies y su distribución espacial en la comunidad (Soto y Jiménez, 1982), grosor de las hojas (Camilleri y Ribí 1983), y además se podría presentar una reducción en el área basal y altura de la planta (Soto y Jiménez, 1982). También, se pueden producir cambios estructurales, en succulencia, número y tamaño de los estomas, aumento en el grosor de la cutícula, lignificación temprana, desarrollo de tilosa, inhibición de la diferenciación y cambios en el número y diámetro de los vasos del xilema (Soto y Corrales, 1987). Por lo anterior, algunos autores atribuyen a *Rhizophora mangle* una alta plasticidad fenotípica (Smith y Snedaker, 1995).

Las plantas xerófitas presentan cutícula gruesa, una capa de cera, estomas hundidos y células cutinizadas y esclerenquimatosas distribuidas en la epidermis como respuesta a ambientes de manglar con altos niveles de sal en el sustrato (Soto y Corrales, 1987).

En los manglares hay una zona de transición en la que especies halófitas se mezclan con especies de ambientes salobres o de agua dulce. Este ambiente es el resultado de un gradiente de salinidad e inundación que se desplaza respondiendo a variaciones estacionales en la intensidad de las lluvias, el caudal de los ríos y la amplitud de las mareas (Jiménez y Soto, 1985).

Las especies de mangle presentan una estrecha relación con el gradiente de salinidad en el suelo (Soto y Jiménez, 1982). El mangle rojo o *R. mangle* es muy tolerante a la salinidad (Smith y Snedaker, 1995), crece principalmente a la orilla de los canales donde el suelo es más suave e inestable (Jiménez y Soto, 1985), cuya salinidad promedio es de 57.5‰ o menos en el manglar de Puerto Soley, sin embargo en ciertas épocas del año, la salinidad llega a 78‰ en el suelo (Soto y Jiménez, 1982). Además es típicamente la especie ubicada en la parte del manglar en la que el nivel de inundación es mayor (Angeles, 1997).

En sitios secos del Pacífico Norte, en Costa Rica, el número de especies de manglar es menor, siendo el Pacífico Sur el más diverso, debido a que probablemente la diversidad esté relacionada con las menores salinidades del Pacífico Sur, donde los procesos de competencia interespecífica son más importantes que los factores limitantes (salinidad, precipitación) que dominan en el Pacífico Norte. Las mayores alturas, diámetros de copa y áreas basales se encuentran en sitios expuestos a un abundante suministro de agua dulce, debido a la escorrentía o prolongada estación lluviosa (Jiménez y Soto, 1985).

Métodos

El estudio se realizó durante enero del 2000 en el manglar La Purruja, ubicado cerca del poblado del mismo nombre, a 4 km al este de la ciudad de Golfito, en Puntarenas, Pacífico Sur de Costa Rica. El manglar La Purruja (Fig. 1) posee un área de 70 Ha y una altura máxima de 10 m. (M. Silva, com. pers.). Esta zona se caracteriza por poseer una precipitación de 4256 mm anuales (Jiménez y Soto, 1985).

El manglar La Purruja recibe la influencia de cuatro cuerpos de agua permanentes: quebrada La Alcantarilla, el río Golfito, río Km 8 y el río Purruja, los cuales forman los canales mayores para conectarse posteriormente con el mar. Los bordes de los canales están formados por parches de árboles de 5-10 m, cuya especie dominante es *Rhizophora mangle* (M. Silva, com. pers.).

El muestreo abarcó un total de 13 árboles de *R. mangle* ubicados en la orilla a lo largo del Canal Mayor desde la desembocadura o zona externa del manglar hasta la zona interna, con una distancia de aprox. 25 m. entre ellos. Los árboles se incluyeron dentro de rangos de baja (4-6‰), media (7-9‰) o alta salinidad (10-12‰). La salinidad se midió a partir de la fuente de agua más próxima a cada árbol, con un refractómetro de mano, en el período de marea baja.

Se colectaron 10 ramas por árbol a aprox. 2 m de altura orientadas hacia el canal. Del total de las hojas colectadas por árbol, se eligieron solamente 15, cuyo criterio se basó en seleccionar las hojas más sanas, sin importar el grado de madurez. El tamaño de la hoja se consideró midiendo el largo, ancho y área de cada una de las hojas de mangle rojo. El largo y ancho de la lámina se midió con un Pie de Rey. Además se realizaron tres mediciones por hoja del área de la lámina

con un medidor de área foliar, para calcular un promedio y así disminuir el error del medidor. Si la hoja tenía algún tipo de daño, se estimaba y añadía el área faltante.

Se contó la cantidad de estomas presentes en el área del lente de alto poder o 40X (0.001257 cm²) de un microscopio compuesto. Lo anterior se hizo en 7 zonas diferentes a lo largo del envés de cada hoja, aprox. a 5 mm de la vena principal, debido a que las condiciones ambientales pueden variar la frecuencia estomática en diferentes partes de la hoja y en hojas de la misma planta (Flores, 1999). Se calculó el promedio de la cantidad de estomas presentes en el área de alto poder por hoja de cada árbol.

Para demostrar si los diferentes grados o rangos de salinidad afectan el largo, ancho, área y número de estomas de las hojas de *R. mangle*, se realizó un análisis de variancia anidado, agrupando los árboles en tres rangos de salinidad, para determinar si estas variables son diferentes entre los rangos de salinidad o entre árboles dentro del mismo rango.

Resultados

Se incluyeron 5 de los árboles dentro del rango de salinidad alta, 4 árboles dentro del rango medio, y los restantes árboles dentro del rango de salinidad baja. Los rangos de salinidad fueron disminuyendo conforme la distancia a la desembocadura del Canal Mayor aumentaba.

Comparando los promedios de largo, ancho y área de las hojas de *R. mangle*, se observó una tendencia a aumentar, conforme el rango de salinidad es más bajo (Fig. 2, 3 y 4 respectivamente). El promedio de la cantidad de estomas por área de alto poder en las hojas de los árboles fue similar en todos los rangos de salinidad (Fig. 5).

El análisis de variancia reveló que el largo, ancho y área de las hojas de *R. mangle* varía entre rangos de salinidad y entre árboles dentro de la misma salinidad, mientras que el número de estomas no varía entre los rangos de salinidad pero sí entre árboles del mismo rango (Cuadro 1).

Discusión

La reducción en el tamaño de las hojas que crecen en salinidades altas, puede ser el resultado de una tendencia a reducir la pérdida de agua por transpiración, además, de que las hojas pequeñas son difusoras de energía más eficientes y pierden menos agua por unidad de superficie que las hojas grandes. La otra posible explicación para este fenómeno es que sea el resultado de una limitación en el crecimiento a causa de la concentración salina, pues salinidades altas pueden afectar el balance metabólico y reducir la síntesis de proteínas (Soto y Jiménez, 1982)

Los árboles de *R. mangle* tienden a reducir el área foliar en zonas donde el rango de salinidad es muy alto, debido a que áreas foliares grandes generan altas tasas de transpiración, a pesar de que esta reducción provoca una disminución en la conductividad foliar y los niveles de hidratación, afectando negativamente el proceso de fotosíntesis (Soto y Corrales, 1987).

Al igual que en *Avicennia germinans* o Palo de Sal, el mangle rojo podría disminuir el área foliar en condiciones ambientales de alta salinidad, debido a que la obtención de agua es difícil, y esto permite que la pérdida de calor por convección sea más eficiente y obtener una mayor ganancia fotosintética por gramo de agua invertido en el proceso, además las hojas logran mantener una temperatura más cercana a la del medio, y economizar agua (Soto y Corrales, 1987).

La diferencia entre árboles dentro de un mismo rango de salinidad con respecto al tamaño y número de estomas de las hojas, podría deberse a variaciones en las alturas de los árboles, ancho o dirección de la copa, que puedan influir en el grado de sol y sombra que incide sobre la superficie foliar (Krebs, 1985). También podría afectar el porcentaje de árbol que queda sumergido durante la marea alta.

La posible razón por la cual no se presentaron diferencias en el número de estomas entre las hojas de *R. mangle* según los diferentes rangos de salinidad, sea porque el gradiente de salinidad no es lo suficientemente drástico como para afectar la fisiología en el ámbito de la cantidad de estomas, esto debido a que la precipitación en Golfito es muy alta. Otra posibilidad es que las concentraciones altas de sal como NaCl reducen la transpiración como resultado de una mayor resistencia estomática y del mesófilo a la pérdida de vapor de agua (Soto y Corrales, 1987) y que además son los principales componentes controladores de la difusión de CO₂ que afecta a la fotosíntesis (Longstreth y Nobel, 1979). Por lo tanto, la diferencia en la cantidad de estomas más bien podría presentarse en el ámbito de resistencia, funcionalidad, grado de hundimiento (Soto y Corrales, 1987), o protección de los mismos.

A pesar de que el número de estomas no varió entre salinidades, hay que recordar que solamente se tomó en cuenta un área muy pequeña de la lámina total de la hoja, y que estos datos pueden no concordar con el comportamiento real del árbol para enfrentar el estrés debido a la salinidad. Osea que probablemente el número de estomas si varía entre las hojas si se pudieran cuantificar todos los estomas o por lo menos tener más áreas de observación, y mejor distribuidas en toda la lámina foliar. El comentario anterior que pareciera contradecir los resultados obtenidos, se basa en el hecho de que en las dicotiledóneas los estomas se desarrollan en forma coordinada con la extensión de la lámina foliar (Flores, 1999), por lo que al observarse un claro efecto de la salinidad que se refleja en el aumento del tamaño de la lámina al disminuir la

concentración salina, podemos proponer que si el tamaño de la lámina disminuye, también hay una reducción en el número de estomas por hoja.

En conclusión, la variación en el tamaño de las hojas entre árboles de *R. mangle*, reflejada en un incremento del largo, ancho y área de las hojas conforme disminuye la concentración de sales en el agua circundante puede deberse a una adaptación del mangle rojo para no perder agua. Factores no analizados en el presente informe (intensidad lumínica sobre las hojas, salinidad del suelo) podrían, explicar porqué el tamaño de la hoja también varía entre árboles dentro de un mismo rango de salinidad. El número de estomas en el área de alto poder, no varía entre las hojas de árboles presentes a diferentes rangos de salinidad, pues quizá se modifique la estructura o funcionalidad de éstos y no precisamente su abundancia. En el ámbito de toda la lámina foliar, el número de estomas podría variar debido a que un aumento en el tamaño de la hoja podría llevar a un aumento del número de estomas.

Bibliografía

- Angeles, G. 1997. Plantas. En: S. González; R. Dirzo y R. Vogt (eds). Historia Natural de los Tuxtlas. 1^{era} edición. Ed. Universidad Autónoma de México. México. Pp 148-149.
- Camilleri, J.C. y G. Ribi. 1983. Leaf Thickness of Mangroves (*Rhizophora mangle*) Growing in Different Salinities. *Biotropica*, 15(2): 139-141.
- Flores, E. 1999. La Planta: Estructura y Función. 2^{da} edición. Ed. Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. Pp 203-214.
- Jiménez, J.A. y R. Soto. 1985. Patrones Regionales en la Estructura y Composición Florística de los Manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33(1): 25-37.
- Krebs, C. 1985. Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia. 2^{da} edición. Ed. Harla. México. Pp 452-459.
- Longstreth, D.J. y P.S. Nobel. 1979. Salinity Effects on Leaf Anatomy: Consequenses for Photosynthesis. *Plant Physiol*, 63, 700-703.
- Smith, S.M. y S.C. Snedaker. 1995. Salinity Responses in Two Populations of Viviparous *Rhizophora mangle* L. Seedlings. *Biotropica*, 27(4) 435-440.
- Soto, R. y F. Corrales. 1987. Variación de Algunas Características Foliarias de *Avicennia germinans* (L.) L. (Avicenniaceae) en un Gradiente Climático y de Salinidad. *Rev. Biol. Trop.*, 35(2): 245-256.
- Soto, R. y J.A. Jiménez. 1982. Análisis Fisonómico Estructural del Manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 30(2): 161-168.

Cuadro 1. Valores de F y grados de libertad (gl), según análisis de varianza, para el promedio del ancho, largo y área, y promedio del número de estomas por área de alto poder (40X), por hoja de *Rhizophora mangle*, por efecto de la salinidad y por efecto del árbol dentro del rango de salinidad.

	gl	Ancho	Largo	Area	Estomas
Salinidad	2, 182	22.077*	13.120*	16.615*	1.699
Arbol (salinidad)	10, 182	8.001*	9.622*	7.199*	6.276*

*p<0.001

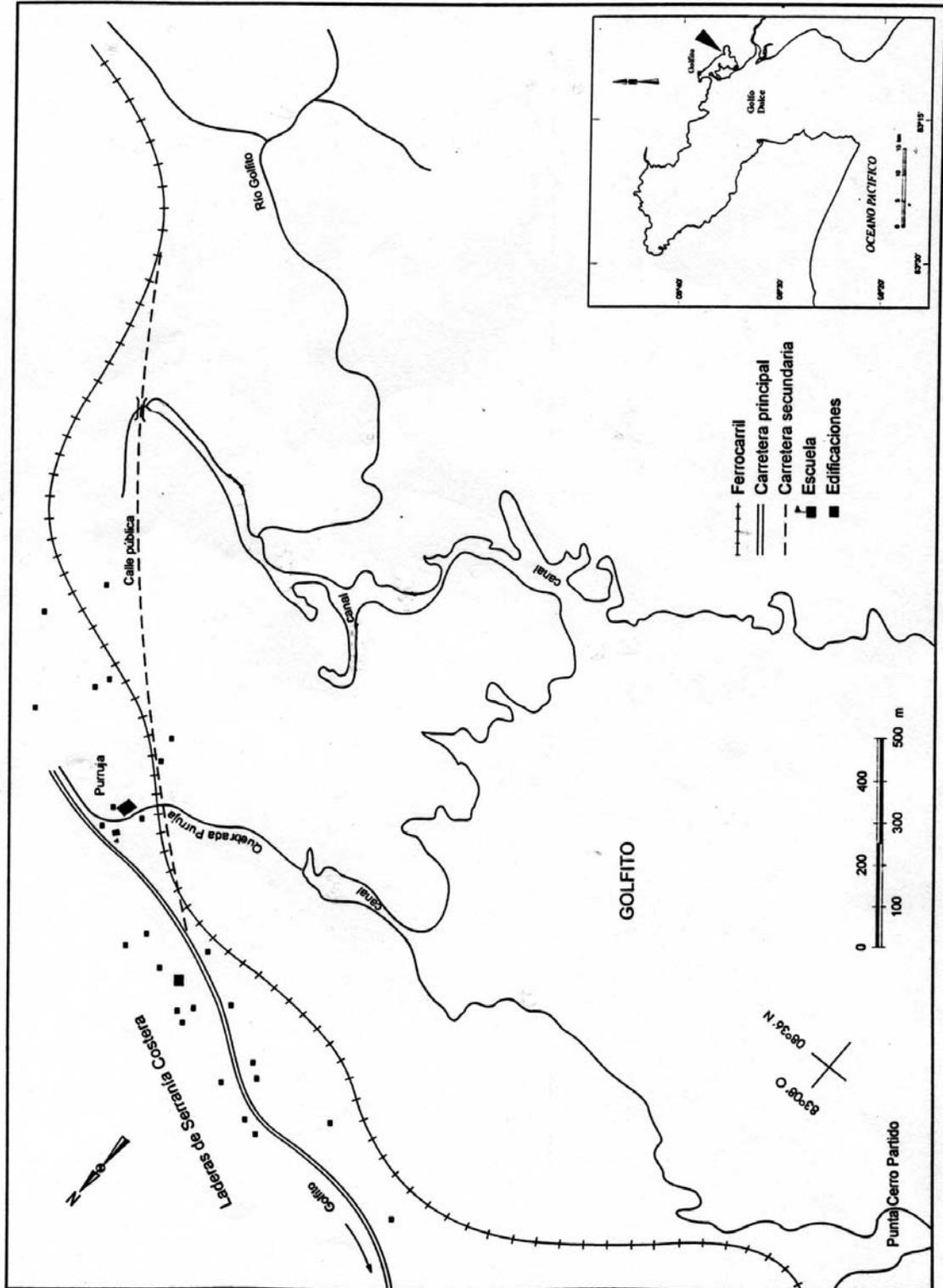


Fig. 1. Mapa del sitio de muestreo. Manglar La Purruja, Golfito. 2000.

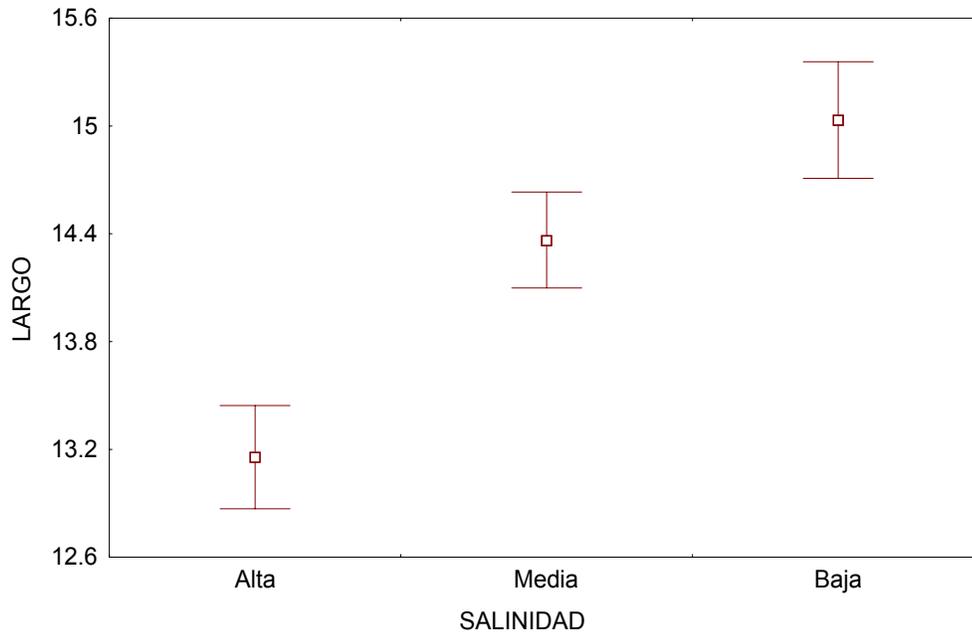


Fig. 2. Promedio \pm desviación estándar del largo (cm.) de las hojas de *R. mangle*, según rango de salinidad, manglar La Purruja, Golfito. 2000.

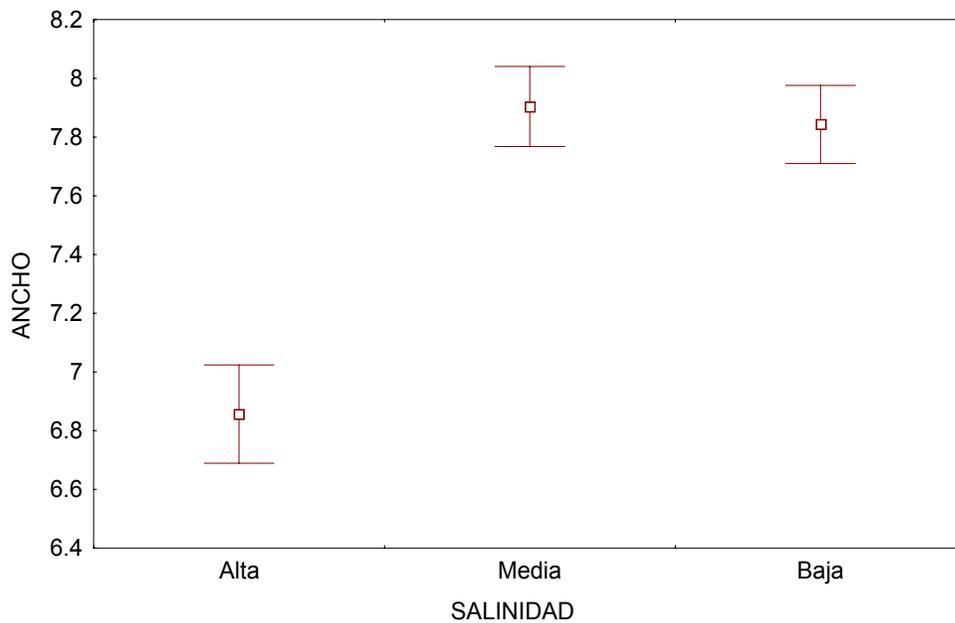


Fig. 3. Promedio \pm desviación estándar del ancho (cm.) de las hojas de *R. mangle*, según rango de salinidad, manglar La Purruja, Golfito. 2000.

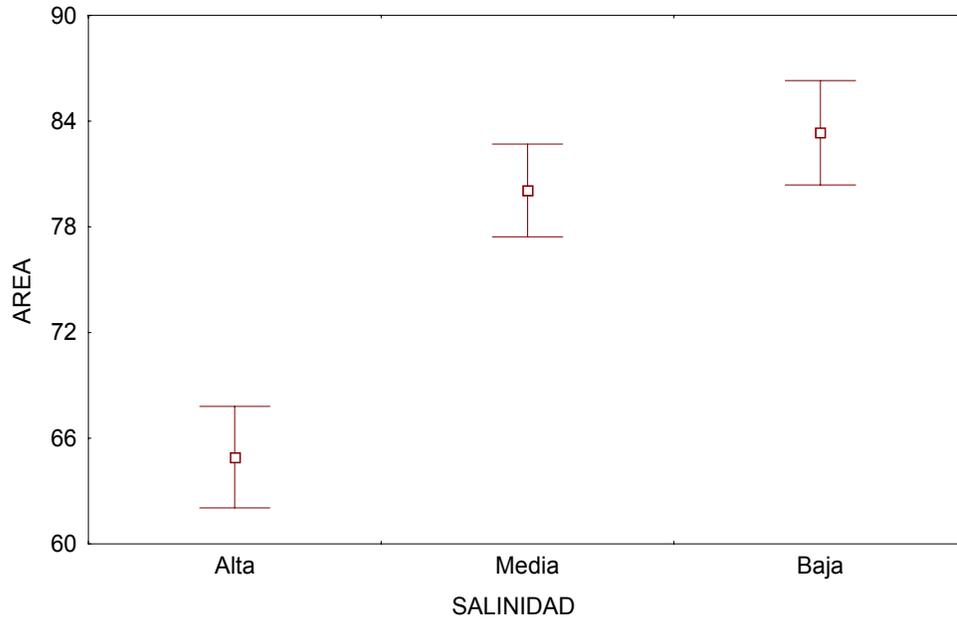


Fig. 4. Promedio \pm desviación estándar del área (cm²) por hoja de *R. mangle*, según rango de salinidad, manglar La Purruja, Golfito. 2000.

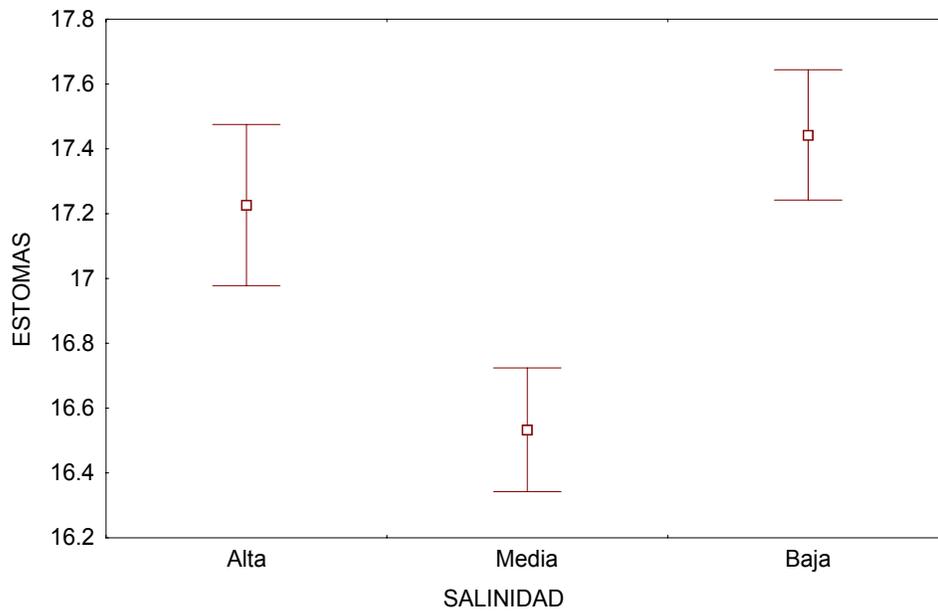


Fig. 5. Promedio \pm desviación estándar del número de estomas por área de alto poder (40X) para hojas de *R. mangle*, según rangos de salinidad, manglar La Purruja, Golfito. 2000.

Selección, seguimiento y tasa de reutilización de especies de plantas para la fabricación de tiendas de murciélagos

Marcela Fernández

La primera vez que se reportó la modificación de hojas de plantas por parte de murciélagos para crear refugios diurnos; fue en un trabajo realizado por Barbour en Panamá, en 1932 (Choe y Timm 1985, Timm 1987, Timm y Lewis 1991, Kunz y McCracken 1996). Desde entonces, se ha ido estimando para el Neotrópico un mínimo de 15 especies de la familia Phyllostomidae con este comportamiento, congregados en seis géneros: *Artibeus*, *Ectophylla*, *Mesophylla*, *Rhinophylla*, *Uroderma* y *Vampyressa* (Kunz et al 1994).

La mayoría de estas tiendas se forman cuando los murciélagos muerden parcialmente las venas o la vena central de hojas, hojuelas, peciolos y en algunos casos los tejidos conectivos; los cuales colapsan a lo largo de las venas debilitadas, formando un espacio oscuro, semiabierto donde uno o más murciélagos perchan durante el día (Kunz et al 1994, Timm y Lewis 1991).

Cerca de 80 especies de plantas vasculares se han encontrado modificadas con tiendas (Kunz et al 1994). Dentro de las plantas seleccionadas que se han reportado más comúnmente en Costa Rica se encuentran *Cocos nucifera* (Timm y Lewis 1991 y Timm 1987), *Anthurium ravenii* (Choe y Timm 1985), *Asterogyne martiana*, *Geonoma congesta*, *G. cuneata*, *Scheelea rostrata* (Foster y Timm 1976), varias especies de *Heliconia* (Timm y Mortimer 1976 y Timm 1987), *Philodendron* (Timm 1984), *Musa x paradisiaca*, *Anthurium caparetum*, *Carludovica palmata*, *C. drudei*, *Calathea insignis* (Timm 1987).

A pesar de los estudios realizados, no deja de ser de gran utilidad determinar qué tan generalizado es el patrón de comportamiento y otros factores que afectan la selección de especie de planta (Foster y Timm 1976). Como también cuándo y cómo las tiendas son construidas, cuánto tiempo diferentes tipos de tiendas permanecen ocupadas (Kunz et al 1994), y cuántas tiendas son utilizadas por murciélagos solitarios o por grupos (Kunz y McCracken 1996).

Debido a la gran variedad de opciones que un murciélago posee para construir su refugio; surge la pregunta de cuál es el criterio utilizado para escoger una especie de planta en dos áreas distintas, cada una con disponibilidad de recurso variada. Se desconoce si otros factores, como el tipo de venación, dureza de la hoja y la densidad de hojas por planta, pueden influir en la selección. Además, se pretende determinar reutilización de una misma planta, el estado de deterioro de la hoja utilizada y dar un seguimiento de las tiendas presentes en un área determinada.

Métodos

El estudio se realizó a mediados del mes de enero del 2000, en dos zonas conocidas como El Naranjal y La Gamba pertenecientes al Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. En ambos sitios, se delimitó un área de 8000 m² mediante cuadrículas de 10 x 20 metros, ubicadas a lo largo y a ambos lados del cauce de la quebrada. En dichas áreas se marcaron todas las plantas con tiendas, con cinta de plástico con la identificación y la fecha. A cada una se le tomó la ubicación y el estado de deterioro de la tienda basado en la siguiente clasificación: A, muy nueva, hoja en perfecto estado con la línea de corte de color verde claro. B, nueva con la línea de corte agujereada y seca, de color café y amarillento. C, vieja con la línea de corte agujereada y de color café, extendiéndose por la lámina foliar. D, muy vieja prácticamente toda la hoja café, con partes ya desprendidas.

La marcación fue hecha en ambos sitios, pero el seguimiento se realizó solamente en el Naranjal durante 10 días, donde se revisaban las tiendas para encontrar murciélagos y para buscar tiendas nuevas. En las que se encontraban ocupadas por murciélagos, se registró la fecha y el número de individuos por tienda. Se trató de determinar la especie, aunque no fue posible capturarlos directamente de la tienda.

Para determinar la disponibilidad de plantas potenciales para la construcción de tiendas; en cada cuadrícula del área total del Naranjal y de la Gamba, se trazaron transectos en el metro 5, 10 y 15 que atravesaran la cuadrícula. En la cuantificación de todas las plantas y hojas viables por planta, se descartaron aquellas con hojas de área pequeña, de poca altura o muy secas. Posteriormente, se realizó la comparación entre lugares, especies y cantidad de hojas con y sin tiendas mediante el Modelo Loglineal (Zar 1996).

También, se determinó el tipo de venación de cada hoja, el cual tubo la siguiente clasificación:

1=Hoja de anturio con la vena central gruesa + venas secundarias que salen de la central + venas delgadas formando enrejado entre las venas secundarias.

2= Hoja de anturio con la vena central gruesa + venas secundarias que salen de la central + venas delgadas y tenues que también salen de la central perpendicularmente.

3=Hoja de sombrilla palmeada con vena central corta + venas secundarias gruesas, cercanas unas de otras dando una estructura plegada a la hoja.

4=Hoja de heliconias con la vena central gruesa + venas secundarias muy delgadas que salen de la central.

5=Hoja de palma bilobulada con vena central + venas secundarias gruesas que salen de la central cercanas unas de otras dando una estructura plegada a la hoja.

6=Hoja de calatea con la vena central gruesa + venas secundarias más o menos delgadas que salen a 45° de la central.

De las plantas cuantificadas se colectaron muestras, algunas de ellas con flor, con el fin de identificarlas con un especialista y compararlas con los ejemplares del Herbario de la Universidad de Costa Rica. Las muestras colectadas se encuentran preservadas en dicho herbario.

Por último, se trató de medir la dureza de las hojas de las distintas plantas cuantificadas, utilizando un artefacto de fabricación casera. Consistía de un recipiente de 15 cm de diámetro con cuatro tachuelas dispuestas en cruz en la parte inferior. Sobre dicho recipiente se colocaba una botella de plástico de 1 1/2 litros marcada cada 45 ml, de esta manera se le iba agregando agua a la botella hasta que sonara que rompiera la hoja. El dato en mililitros se transformó a gramos.

Resultados

Se encontraron 141 tiendas en total distribuidas en cuatro especies de planta (fig. 1). El Naranjal con 97 (0.19%) tiendas, obtuvo la mayor cantidad de estas (interacción 1-3, cuadro 1), pues en la Gamba se encontraron solo 44 (0.11%) tiendas (fig. 1). Curiosamente, la especie de Cyclanthaceae no resultó ser la esperada *Carludovica palmata* sino *Carludovica rotundifolia* nunca antes reportada con tiendas.

La proporción de estados de deterioro de las hojas con tienda, fue diferente en ambos sitios ($X^2=10.66$, $g.l=3$, $p=0.018$), en la Gamba la mayoría de las tiendas estaban muy deterioradas (clase D, 47.7%); mientras que en el Naranjal no tanto (clase D, 23.7%) y su mayoría estuvo en la clase C (36.1%). En el Naranjal el porcentaje de nuevas (clase A) fue de 15.5% y el de la Gamba fue 6.8%. En la figura 2, se observa que la mayoría de las hojas con tiendas ocupadas por murciélagos eran nuevas o muy nuevas, y las desocupadas hojas muy deterioradas.

En total se lograron observar 6 tiendas ocupadas por lo que pareciera ser *Artibeus watsoni* en las plantas de *C. rotundifolia* del Naranjal; de las cuales 3, eran en tiendas ya marcadas como desocupadas uno o dos días anteriores, y en 5 de ellas se observaron los murciélagos perchando solo durante un día. El dato más interesante se obtuvo de una tienda, denominada tienda 9, que se marcó desocupada durante dos días y al tercer día la estaban ocupando 5 murciélagos, cantidad de individuos que continuó observándose en la misma tienda durante tres días. El cuarto día es incierto, al quinto día ya no estaban pero volvieron al sexto y sétimo, con 5 individuos otra vez; sin embargo, ese mismo día fueron espantados y al día siguiente ya no estaban. En general, se observaron tiendas ocupadas por 1 a 7 murciélagos; para un promedio de 4.45 murciélagos por tienda. También se encontraron 2 individuos aparentemente *Artibeus watsoni* en una *Calathea lutea*, pero fuera de la cuadrícula de muestreo y no se incluyó en el análisis.

Una planta puede utilizarse para construir más de una tienda y la tasa de reutilización varía entre las tres especies donde se observaron tiendas ($X^2=15.7$, $g.l=6$, $p=0.015$); sin embargo, la mayoría de las plantas poseían una tienda (cuadro 2). Frecuentemente, se observó que en las plantas con varias tiendas construidas, éstas diferían en el estado de deterioro, indicando diferencias de edad.

La abundancia de las especies de plantas que representaban una oferta para construir tiendas se presenta en el cuadro 3, por medio de la densidad. De la comparación de esa oferta con lo que realmente se utilizó en cada sitio se obtuvo que las especies que escogieron no fueron al azar (cuadro 1). Existen preferencias claras por la construcción de tiendas en ciertas especies y éstas preferencias cambian dependiendo de la abundancia local de las especies (figura 3).

Cada especie de planta posee un número de hojas diferente ($F=15.1$, $g.l=13.8$, $p=0.001$), es decir, cada especie provee a cada una de sus hojas una densidad de hojas que la rodean diferente. Las plantas con tiendas, *C. drudei*, *C. rotundifolia* y *A. martiana* poseen promedios muy parecidos; mientras que especies con muchas o con muy pocas hojas no fueron escogidas para hacer tiendas, con excepción de *A. ravenii* (cuadro 3)

La proporción de hojas con distintos tipos de venación no fue la misma para los dos lugares ($X^2=5537$, $g.l=5$, $p>0.001$), lo cual es de esperarse si en ambos lugares las abundancias y especies fueron diferentes (cuadro 3). Por ejemplo en la Gamba, la venación 5 que corresponde a *A. martiana* y *Geonoma sp* obtuvo el mayor porcentaje (44%) siendo esta última muy abundante y con mayor presencia de tiendas. En el Naranjal el mayor porcentaje la obtuvo la venación 3 (79.5%) por ser de *C. drudei* y *C. rotundifolia*.

Por último, la dureza de las hojas de cada especie, excluyendo *Geonoma sp* y *Calathea crotalifera* por no poseerse el dato, fue diferente ($F=62.2$, $g.l=10$ y 115 , $p=0.001$). Es posible que hallan utilizado más *C. rotundifolia* que *C. drudei* por ser muy dura, pero hojas mucho más suaves como *A. martiana* y *Anthurium ravenii* tuvieron tiendas y algunas durezas de especies no utilizadas no andan tan lejos como *H. latispatha* (cuadro 3).

Discusión

En varias especies de cyclantáceas se ha descrito la construcción de tiendas (Kunz y McCracken 1996). En Costa Rica el fenómeno se ha reportado en cuatro especies, de las cuales *Carludovica drudei* y *C. palmata* han sido reportadas con tiendas ocupadas por *Artibeus watsoni* (Kunz et al 1994 y Timm 1987). Es posible que en alguna de las observaciones de estos autores, exista un error en la identificación y se considere *C. palmata*, siendo *C. rotundifolia*, o este podría ser un nuevo aporte.

Es muy probable que los individuos observados en este trabajo sean *Artibeus watsoni*, no solamente por lo anterior y porque la descripción y distribución concuerda con Reid (1997); sino porque se ha descubierto que esta especie utiliza una gran variedad de plantas y formas de hojas por ser una especie que sólo utiliza este recurso como refugio (Timm 1987). Inclusive se ha observado en *Anthurium ravenii* (Choe y Timm 1985) y en *Asterogyne martiana* (Kunz et al 1994 y Timm 1987). Sin embargo, cabe la posibilidad que una especie de murciélago construya sólo un tipo de arquitectura de tienda y use otros estilos, sólo cuando estén desocupadas por los otros fabricantes (Kunz et al 1994). Por otro lado, la identificación de los murciélagos con *Artibeus watsoni* se confirma por las observaciones realizadas por Rodríguez (1995) en el Naranjal y por Arias y Stoner (1997) en la Gamba.

Según Timm y Lewis (1991) los murciélagos usualmente escogen hojas con edades o estados de deterioro específicos y que las tiendas ocupadas y desocupadas varían en edad, tendiendo las ocupadas a ser hojas jóvenes. Con las pocas tiendas ocupadas se observa algo parecido (fig. 2). Esto puede ser a que las hojas jóvenes son más fáciles de modificar, serán refugios más duraderos, están más lejos del suelo, menos accesibles a depredadores y más sensibles al aproximarse uno de estos (Timm y Lewis 1991). Depende también de la especie porque hay palmas que aparentan un buen estado aún después de 8 meses, pero ninguna parece tener buena condición después de un año (Kunz et al 1996).

Si en la Gamba existen menos cantidad de tiendas y más viejas y ninguna se encontró ocupada, es posible que halla sido zona de tiendas ocupadas por un tiempo pasado, pues Weinstein (1998) sugiere que como la disponibilidad de frutos en el dosel varía espacio-temporalmente de forma predecible, la construcción de tiendas cerca del recurso es una adaptación para reducir los costos de viaje por parte de estos pequeños frugívoros. Este autor incluye a los *Ficus* como un recurso predecible y precisamente cerca del Naranjal habían varios árboles de estos, cargados de frutos.

Según Timm (1987) *Artibeus watsoni* se ha encontrado en la misma tienda o tiendas cercanas durante dos o tres días sucesivos. Además, el mismo autor señala que los murciélagos perturbados vuelan a otra tienda cerca o intenta regresar a la inicial. Sin embargo, los murciélagos solitarios o en grupos que fueron espantados accidentalmente no regresaron en ningún día de observación, sólo los de la tienda 9 mostraron fidelidad y volvieron a ocuparla. Esto puede deberse a que era un grupo de 5 individuos y se ha observado que murciélagos solitarios muestran menos fidelidad que los grupos (Kunz y McCracken 1996). El hecho que se encontraran tiendas ocupadas en tiendas ya marcadas como desocupadas, da lugar a dos hipótesis: están alternando entre diferentes tiendas simultáneamente como sugieren Kunz y McCracken (1996) y Timm y Lewis (1991); o están usurpando tiendas fabricadas por otros individuos e inclusive otras especies.

El promedio de individuos por tienda fue parecido al encontrado para *Uroderma bilobatum* de 5.2 individuos (Timm y Lewis 1991). Se dice que las hembras tienden a perchar en grupos con un macho y que los solitarios son machos adultos (Kunz et al 1994).

En tiendas de *Uroderma bilobatum* en *Cocos nucifera* se ha encontrado plantas con más de una tienda, 2 por lo general, y solamente una vez se observó más de una tienda ocupada en una planta (Timm y Lewis 1991). De acuerdo a los resultados del presente estudio es posible, que los murciélagos reutilicen una planta tiempo después y no tanto que construyan dos tiendas en una planta en un mismo momento.

Se ha concluido que los murciélagos seleccionan especies de plantas específicas para la construcción de tiendas (Timm 1987), aunque en sitios de zonas secas no hay esa selección específica, sino una limitada al número de refugios disponibles (Timm y Lewis 1991). Golfito no fue el caso pues la selección fue independiente de la abundancia (fig. 3), y en la Gamba prefirieron *A. martiana*, habiendo disponible *C. rotundifolia*, la especie preferida en el Naranjal y otras reportadas en la literatura (cuadro 3).

Es posible que la selección se halla basado en el número de hojas por planta. Especies con muchas hojas (cuadro 3) que se disponen muy juntas de otras, no fueron seleccionadas; pues se cree que el volumen de espacio libre debajo de una hoja aparenta ser el criterio de selección más importante (Kunz y McCracken 1998) pues así las tiendas tiene una entrada y salida accesible, sin obstáculos (Kunz y McCracken 1996). Inclusive se ha observado que *A. watsoni* escoge hojas con esa característica (Choe y Timm 1985). Plantas con muy pocas hojas no son escogidas pues se puede reducir el efecto de camuflaje y las posibilidades de alerta de un depredador (Timm 1984). Por lo tanto, se tiende a preferir plantas con 8 a 15 hojas aproximadamente, como lo son las especies de plantas encontradas con tiendas.

Probablemente la venación y la dureza influyan en la selección de especie, pues los murciélagos modifican la hoja mordiendo las venas en la parte superior de la hoja y el tejido por debajo de esta (Kunz y McCracken 1996). En nuestras observaciones, las hojas con tiendas consistían de venas secundarias no tan delgadas, que le dan esa forma plegada a la hoja y de dureza alta, con excepción de *A. martiana* (cuadro 3). Ese tipo de venación y dureza pueden ser ventajosos para la

consistencia, durabilidad de la hoja y mejor soporte del peso de murciélagos. Pero, puede ser que si existen hojas plegadas y relativamente duras y otras plegadas pero más suaves, prefieran estas últimas para reducir el costo al cortar las venas y en parte, por eso *A. martiana* fue más utilizada más en la Gamba. Por la misma razón, *C. drudei* casi no fue ocupada y por tener la lámina foliar mucho más dividida que *C. rotundifolia*, pues implica menos protección contra factores como la lluvia (Foster y Timm 1976).

Bibliografía

- Arias, H. y K. Stoner. 1997. Algunos factores que influyen en la escogencia de tienda por el murciélago *Artibeus watsoni* en la palma *Asterogyne martiana*. En F. Bolaños y J. Lobo (eds). Curso de Biología de Campo, Golfito, Puntarenas. p 58-60.
- Choe, J.C., R.M. Timm. 1985. Roosting sites selection by *Artibeus watsonii* (Chiroptera:Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1:241-247.
- Foster, M.S., R.M. Timm. 1976. Tent-Making by *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera:Phyllostomidae) with comments of Plants Used by Bats for Tents. *Biotrópica* 8(4):265-269.
- Kunz, T.H., M.S. Fujita, A.P Brooke y G.F. McCracken. 1994. Convergence in Tent Architecture and Tent-Making Behavior Among Neotropical and Paletropical Bats. *Journal of Mamm. Evol.* 2(1):57-78.
- Kunz, T.H. y G.F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent.making bats. *Journal of Tropical Ecology.* 12:121-137.
- Kunz, T.H. y G.F. McCracken. 1998. Roosting Ecology and Social Organization in the Tent-Making Bat *Artibeus cinereus*. 11th International Research Conference, Abstracts, Pirenópolis-GO. Universidade de Brasília. Brazil. p 53.
- Timm, R.M. 1984. Tent Construction by *Vampyressa* in Costa Rica. *Jour. Mamm.* 65(1):167
- Timm, R.M. 1987. Tent Construction by Bats of the Genera *Artibeus* and *Uroderma*. En B.D Patterson y R.M Timm (eds). *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in Honor of Philip Hershkovitz. Fieldiana: Zoology, New Series, No 39. Museum of Nat. Hist.* p 187-212
- Timm, R.M. y J. Mortimer. 1976. Selection of roots sites by Honduran Bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Ecology* 57(2):385-389.
- Timm, R.M. y S.E. Lewis. 1991. Tent Construction and Use by *Uroderma bilobatum* in Coconut Palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. *Boletin Amer. Mus. Of Nat. His.* 251 p.
- Reid, F.A. 1997. *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico.* Oxford University Press. EEUU. 334p.
- Rodriguez, B. 1995. Observaciones sobre Abundancia y Distribución de Tiendas construídas en *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae) por *Artibeus watsonii* (Chiroptera) en Golfito, Costa Rica. En F. Bolaños y D. Briceño (eds). *Curso de Biología de Campo, Golfito, Puntarenas.* p 169-174.
- Weinstein, B. 1998. Tent-Making Bats – A Study in Social Architecture. 11th International Research Conference, Abstracts, Pirenópolis-GO. Universidade de Brasília. Brazil. p 14.
- Zar, J.H. 1996. *Bioestadistical Analysis. Tercera Edición.* Prentice Hall. EEUU. 509-512 p.

Cuadro 1. Resultados de la prueba del Modelo Loglineal para la cantidad de hojas observadas con y sin tiendas fabricadas por murciélagos, según el sitio y la especie de planta, Reserva de Vida Silvestre Golfito, enero 2000

	G.I	X ²	Probabilidad
Sitio (1)	1	190.6	>0.001
Especie de Planta (2)	7	8189	>0.001
Presencia/Ausencia	1	10605	>0.001
Tiendas (3)			
Interacción 1-2	7	7.199	>0.001
Interacción 1-3	1	6.03	=0.01
Interacción 2-3	7	90.3	>0.001

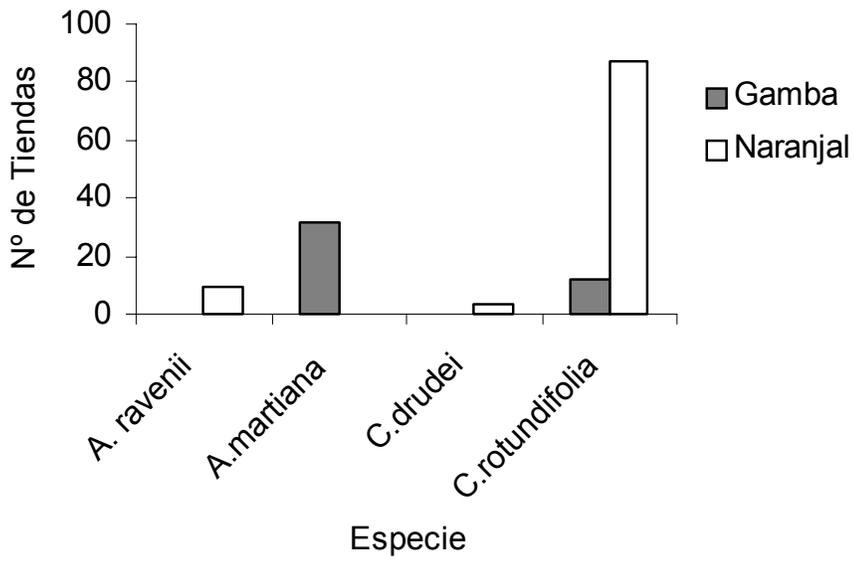


Fig 1. Abundancia de Tiendas en cuatro especies de plantas en dos sitios diferentes, Golfito enero, 2000

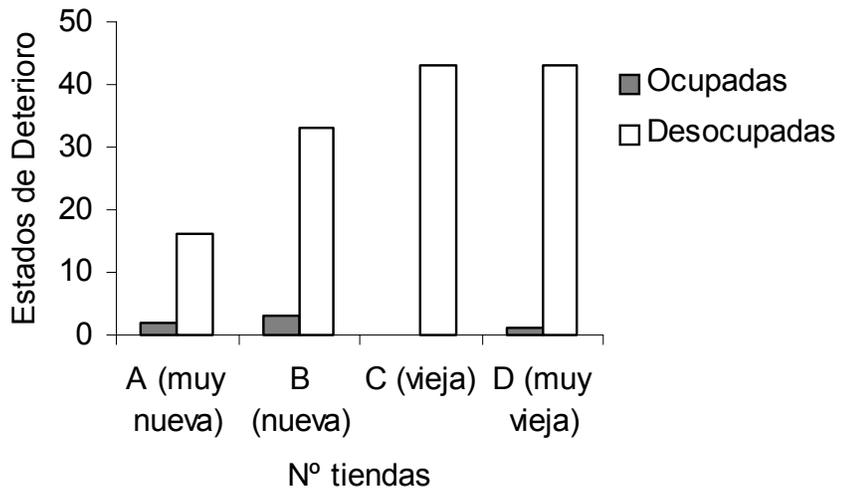


Fig 2. Abundancia de Tiendas desocupadas y ocupadas por murciélagos según el estado de deterioro de la hoja, Golfito, enero 2000

Cuadro 2. Distribución del número de plantas con una o más tiendas en tres especies del sotobosque, Reserva de Vida Silvestre Golfito, enero 2000

Nº de tiendas	Especie de planta			Total
	C. rotundifolia	A. ravenii	A. martiana	
1	65*	7	14	86
2	12**	1	3	16
3	2	0	4	6
4	1	0	0	1
Total	80	8	21	109

* 5 de ellas ocupadas por murciélagos

** 1 de ellas ocupada por murciélagos

Cuadro 3. Densidad y Características analizadas de las hojas de las especies de plantas disponibles para la construcción de Tiendas, en dos sitios de la Reserva de Vida Silvestre Golfito, enero 2000

SITIO	ESPECIE	DENSIDA D ind/ 100m ²	PRESEN CIA DE TIENDAS	TIPO DE VENACIÓ N	Nº DE HOJAS POR PLANTA	DUREZA DE LA HOJA (g)
GAMBA N=5391	Anthurium caperatum (Araceae)	0.462	-	1	4.0± 2.57	238± 90.6
	A.ravenii	0.487	-	2	5.65± 2.55	172± 51.2
	Asterogyne martiana (Palmae)	27.7	X	5	16.0± 6.85	128± 32.6
	Geonoma sp (Palmae)	0.75	-	5	6.69± 2.39	-
	Carludovica rotundifolia (Cyclanthaceae)*	7.74	X	3	8.89± 7.70	372± 47.3
	Calathea lutea (Marantaceae)*	2.94	-	6	8.93± 6.24	116± 27
	C.crotalifera *	2.86	-	6	22.9± 17.9	-
	Heliconia stilesii (Musaceae)	0.637	-	4	25.5± 4.95	234± 14.1
	H.imbricata	22.4	-	4	19.0± 21.6	216± 62.6
	H.latispatha	0.175	-	4	4.42± 2.94	142± 20.0
	H.wagneriana *	0.0375	-	4	4.17± 1.54	69.2± 19.9
	NARANJAL N=4020	Anthurium caperatum	0.387	-	1	-
A.ravenii		3.19	X	2	-	-
Asterogyne martiana		0.2	-	5	-	-
Geonoma sp		0.337	-	5	-	-
Carludovica rotundifolia *		29.1	X	3	-	-
C.drudei (Cyclanthaceae)		10.6	X	3	8.09± 5.97	546± 136
Calathea lutea		1.97	X	6	-	-
H.imbricata		6.25	-	4	-	-
H.latispatha		0.987	-	4	-	-
H.wagneriana *		0.9	-	4	-	-

* Especies que no se han encontrado modificadas con tiendas en la literatura

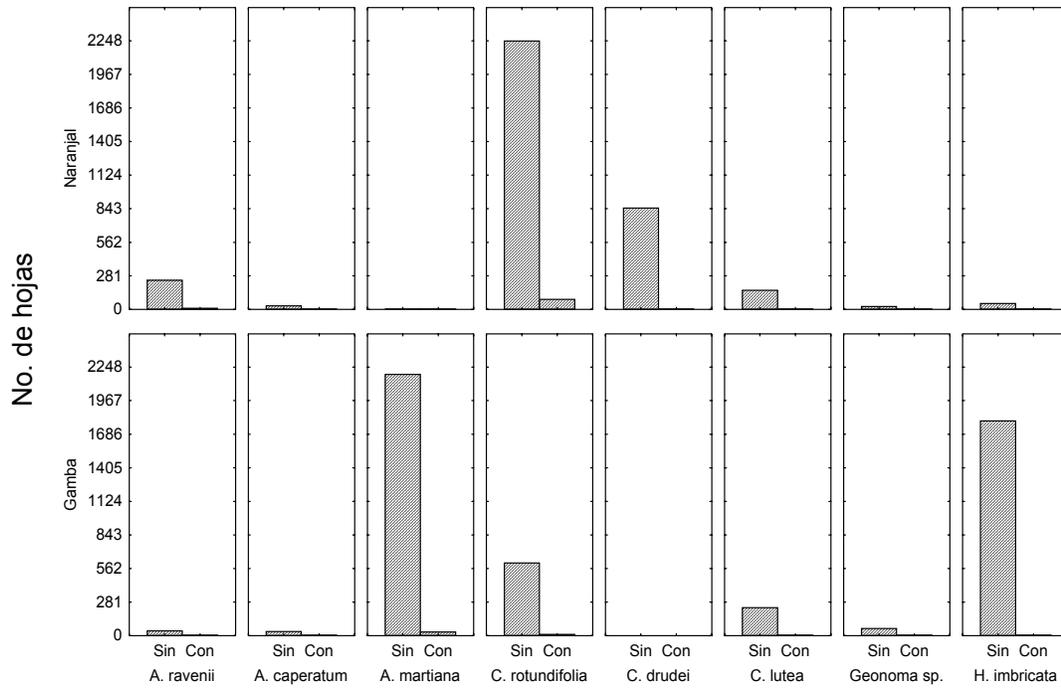


Fig 3. Abundancia de hojas observadas con y sin tiendas fabricadas por murciélagos, según el sitio y la especie de planta, Reserva de Vida Silvestre Golfito, enero 2000

Actividad de forrajeo y variación del tipo y composición de cargas en *Trigona fulviventris* y *Oxytrigona mellicolor* (Apidae: Meliponinae)

Ricardo González

Los integrantes de la tribu Meliponini conocidos como abejas sin aguijón son individuos altamente eusociales que se caracterizan por establecer colonias permanentes compuestas por miles de abejas llegando a ser incluso un grupo más diverso que la tribu Apini en donde se incluye la abeja mielera *Apis mellifera* (Michener 1974).

Las abejas del género *Trigona* al que pertenecen los subgéneros *Trigona* y *Oxytrigona* se caracterizan por ser especies generalistas en cuanto al tipo de flores que visitan e incluso el traslape entre estas especies son comunes durante la explotación de un mismo recurso (Hubbell y Johnson 1978).

Se ha observado que en el caso específico de *Trigona fulviventris* su actividad de forrajeo inicia desde el amanecer y puede llegar a extenderse hasta el anochecer sin embargo es común para todos los melipónidos incluyendo a *Oxytrigona mellicolor*, que la intensidad en la actividad de forrajeo disminuya durante las horas de la tarde a partir del mediodía, además se ha registrado una enorme variación en tipo de cargas que llevan estas abejas al nido que van desde polen hasta resina y materiales de construcción como barro, hongos y heces (Johnson 1991).

Incluso se ha observado abejas que recolectan sustancias azucaradas secretadas por individuos de las familias Coccidae y Membracidae comportamiento exclusivo en el trópico para los subgéneros *Trigona* y *Oxytrigona* (Salt *et al* en Roubik 1989).

Con base en lo anterior el objetivo de este trabajo consiste en analizar la actividad de forrajeo para las especies *T. fulviventris* y *O. mellicolor* así como determinar la variación que presentan en cuanto al tipo de material que recolectan, y las diferencias entre estas especies de acuerdo a la composición de las cargas de polen para lograr establecer algunas consideraciones sobre su comportamiento de forrajeo.

Métodos

El estudio se realizó durante el mes de enero del año 2000 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito ubicado en la parte sur de la provincia de Puntarenas, Costa Rica.

De acuerdo a la clasificación de Holdridge esta zona se incluye dentro del Bosque Muy Húmedo Tropical que se caracteriza por presentar una precipitación promedio anual de 4500mm y una temperatura superior a los 25°C (Hartshorn 1991).

Para cada una de las especies en estudio se trabajó con dos colonias ubicadas en dos sitios diferentes. La primer colonia de *T. fulviventris* y *O. mellicolor* se localizaron en los alrededores de la zona del Aeropuerto cerca de los límites del bosque El Naranjal, mientras que las otras dos colonias se ubicaron en la zona de la Cañaza a una distancia aproximada de 800m del sitio anterior. La principal diferencia entre estos sitios es el grado de cobertura vegetal el cual es mayor para el área de la Cañaza (Fig. 1).

Para determinar la actividad de forrajeo de *T. fulviventris* y *O. mellicolor* para cada colonia se cuantificó el número de abejas que salían y el número que entraban por periodos de 30 minutos desde las 5:00 hasta las 13:00hr. Tanto para el número de salidas como para el de entradas el conteo se realizó durante periodos de observación de 5 minutos.

En el caso del número de entradas el conteo se separó de acuerdo al tipo de material recolectado por las abejas para lo que se establecieron las categorías de polen, resina y materiales de construcción y por último individuos que entraban al nido sin ningún tipo de material. Esto con el fin de establecer la variación en el tipo de cargas para las especies en estudio durante el periodo de actividad analizado así como las diferencias entre ellas y entre los sitios seleccionados.

Para el análisis de la composición de las cargas de polen se recolectaron individuos directamente de la entrada de los nidos. En el caso de *T. fulviventris* la recolecta se realizó con el uso de pinzas atrapando a la abeja por el área del tórax para evitar la pérdida de las cargas, para el caso de *O. mellicolor* debido a su alto grado de agresividad y a su comportamiento de defensa en masa se procedió a sellar la entrada del nido con una cubierta plástica, posteriormente con el uso de una red entomológica se atrapaban los individuos que llegaban al nido e inmediatamente después se introducía la red dentro de una bolsa con éter finalmente se retiraba la cubierta para evitar alterar excesivamente a la colonia.

Para cada individuo colectado se retiró las cargas de polen ubicadas exclusivamente en el área de la corbícula y se fijaron en un medio de gelatina - fucsina (Dafni 1992).

La descripción de las cargas de polen se realizó en el ámbito de morfotipo, utilizando como referencia la guía de polen y esporas para la Isla de Barro Colorado publicada por Roubik y Moreno (1991). Para el análisis del material se utilizó un microscopio de luz marca Olympus modelo CH30RF100.

Para establecer las diferencias en la actividad de forrajeo para cada una de las especies así como entre los sitios se utilizaron pruebas de Kolmogorov-Smirnov de una y dos muestras, mientras que para las variaciones en la composición de las cargas de polen entre las especies se analizaron con pruebas de X^2 y G.

Resultados

Se registró un total de 9102 individuos para *T. fulviventris* de los cuales 6528 fueron salidas mientras que para *O. mellicolor* este total fue de 5126 individuos con un número de 3523 salidas.

Para el análisis de la actividad de forrajeo se obtuvo que para la colonia de *T. fulviventris* ubicada en la zona del aeropuerto (Fig. 2A) la actividad inicia a partir de las 5:30hr, sin embargo la intensidad en esta actividad para el número de salidas se da a partir de las 6:00hr alcanzando su punto máximo a las 7:00hr, posteriormente de las 11:00hr en adelante la actividad empieza a disminuir hasta llegar a su punto mínimo entre las 12:30 y 13:00hr. Este aumento en la actividad también se observa en el número de entradas que llega a su punto máximo a las 7:30hr disminuyendo a partir de las 11:30hr, durante todo el periodo de actividad el número de salidas fue mayor que el de entradas ($D_{\max}=0.05$, $n_1=3787$ $n_2=1256$, $p<0.05$).

Para este mismo sitio la colonia de *O. mellicolor* (Fig. 2B) inicia su actividad entre las 5:30 y 6:00hr y al igual que en *T. fulviventris* el máximo número de salidas se registró a las 7:00hr, y la disminución en la actividad se da a partir de las 11:00hr con puntos mínimos entre las 12:30 y 13:00hr. Para el número de entradas el punto máximo se dio a las 7:30hr y la disminución en la actividad abarca de las 11:00 hasta las 13:00hr, además el número de salidas fue mayor que el de entradas ($D_{\max}=0.16$, $n_1=1980$ $n_2=774$, $p<0.05$).

En el caso de las colonias ubicadas en la Cañaza para ambas especies tanto en el número de salidas como de entradas muestran los mismos picos de actividad que en la zona del aeropuerto, tanto para *T. fulviventris* ($D_{\max}=0.09$, $n_1=2741$ $n_2=1318$, $p<0.05$) como *O. mellicolor* ($D_{\max}=0.18$, $n_1=1543$ $n_2=829$, $p<0.05$) el número de salidas fue mayor que el de entradas (Fig. 2C y D).

Al comparar las distribuciones del número de salidas y entradas a largo del periodo analizado con una distribución uniforme se obtuvo que estos picos representan un aumento significativo en la actividad de las abejas para ambas especies (Cuadro 1).

Al comparar el número de salidas para las colonias de *T. fulviventris* de acuerdo al sitio de ubicación se encontró que no varió significativamente ($D_{\max}=0.03$, $n_1=3787$ $n_2=2741$, $p>0.05$) mientras que se observó un mayor número de entradas en el área del aeropuerto ($D_{\max}=0.13$, $n_1=1256$ $n_2=1318$, $p<0.05$) (Fig. 2A y C).

En el caso de las colonias de *O. mellicolor* en las figuras 2B y D se puede observar que tanto el número de salidas ($D_{\max}=0.11$, $n_1=1980$ $n_2=1543$, $p<0.05$) como entradas ($D_{\max}=0.18$, $n_1=774$ $n_2=829$, $p<0.05$) fueron mayores en el área del aeropuerto.

Por otra parte al comparar el número de salidas y entradas para las colonias de un mismo sitio se observó para el área del aeropuerto que el número de salidas varió significativamente entre las especies ($D_{\max}=0.10$, $n_1=3787$ $n_2=1980$, $p<0.05$) mientras que hubo un mayor número de entradas para *T. fulviventris* ($D_{\max}=0.13$, $n_1=1256$ $n_2=774$, $p<0.05$) (Fig. 2A y B). En la Cañaza estas diferencias se mantienen observando un número mayor de salidas ($D_{\max}=0.05$, $n_1=2741$ $n_2=1543$, $p<0.05$) y de entradas ($D_{\max}=0.11$, $n_1=1318$ $n_2=829$, $p<0.05$) para *T. fulviventris* (Fig. 2C y D).

Para el análisis de la variación del tipo de carga para *T. fulviventris* se registró un total de 962 individuos con polen, 528 con resina y otros materiales de construcción y 1084 sin carga, para *O. mellicolor* estos valores fueron de 502, 231 y 870 individuos respectivamente.

De acuerdo con los datos se observó que para la colonia de *T. fulviventris* ubicada en el área del aeropuerto el número de individuos con polen y resina alcanzaron su punto máximo a las 7:30hr mientras que el número de individuos sin carga se mantuvo constante, en el caso de la colonia ubicada en la Cañaza el número mayor de individuos con polen se observa entre las 7:30 y 8:00hr, sin embargo el número de individuos con resina no varió durante el periodo mientras el número de individuos sin carga se incrementó entre las 11:00 y 11:30hr (Fig. 3A y C).

Al comparar el número de individuos entre los sitios tanto para el caso del polen ($D_{\max}=0.04$, $n_1=563$ $n_2=399$, $p>0.05$) como para resina junto a materiales de construcción ($D_{\max}=0.010$, $n_1=291$ $n_2=237$, $p>0.05$) no se encontraron diferencias, sin embargo el número de individuos sin carga fue mayor en el área del aeropuerto ($D_{\max}=0.23$, $n_1=402$ $n_2=682$, $p<0.05$) (Fig. 3A y C).

En el caso de las colonias de *O. mellicolor* el número de individuos con polen y resina para el área del aeropuerto fue mayor entre las 9:30 y 10:30hr al igual que en la Cañaza a diferencia que nuevamente para este sitio el número de individuos con resina se mantuvo constante. Para los individuos sin carga el número máximo se registró a las 7:30hr para la colonia del aeropuerto mientras que en La Cañaza este máximo se observó a las 11:00 y 13:00hr.

Al comparar el número de individuos entre los sitios se observa que para individuos con polen ($D_{\max}=0.29$, $n_1=383$ $n_2=119$, $p<0.05$) y sin carga ($D_{\max}=0.17$, $n_1=201$ $n_2=669$, $p<0.05$) el número fue mayor en el área del aeropuerto, mientras

que en el caso de individuos con resina y materiales de construcción no varió ($D_{\max}=0.10$, $n_1=190$ $n_2=41$, $p>0.05$) (Fig. 3B y D).

La significancia de los picos de actividad para ambas especies de acuerdo al tipo de material colectado en ambos sitios se presenta en el cuadro 2.

Al comparar el número de individuos por especie que colectan el mismo tipo de material para el mismo sitio se obtuvo que en las colonias del aeropuerto el número de individuos con polen ($D_{\max}=0.21$, $n_1=563$ $n_2=383$, $p<0.05$) y con resina u otros materiales de construcción ($D_{\max}=0.15$, $n_1=291$ $n_2=190$, $p<0.05$) fue mayor para *T. fulviventris*, mientras que el número de individuos sin cargas fue igual para ambas especies ($D_{\max}=0.10$, $n_1=402$ $n_2=201$, $p>0.05$) (Fig. 3A y B).

Para el caso de las colonias de la Cañaza al igual que en el aeropuerto el número de individuos con polen ($D_{\max}=0.50$, $n_1=399$ $n_2=119$, $p<0.05$) y con resina y materiales de construcción ($D_{\max}=0.31$, $n_1=237$ $n_2=41$, $p<0.05$) fue mayor para *T. fulviventris*, sin embargo el número de individuos sin carga fue mayor para *O. mellicolor* ($D_{\max}=0.09$, $n_1=682$ $n_2=669$, $p<0.05$) (Fig. 3C y D).

Por último el análisis de la composición de las cargas de polen se realizó para un total de 30 individuos para cada especie incluyendo representantes de todas las colonias. Se identificaron un total de 19 morfotipos los cuales se presentan en el apéndice 1.

Al analizar el número de individuos de ambas especies para cada morfotipo se encontró que en general el morfotipo más frecuente fue el 3, mientras que los morfotipos 11 y 16 fueron los menos comunes ($X^2=253.27$, $gl=18$, $p<0.05$) (Fig. 4).

Cuando estos se separan por especie se observa que para *T. fulviventris* el morfotipo 3 fue el más frecuente en las cargas mientras que los morfotipos 11 y 17 estuvieron ausentes ($X^2=175.60$, $gl=18$, $p<0.05$). En el caso de *O. mellicolor* el morfotipo más frecuente fue el 5 mientras que los morfotipos 14, 15, 16 y 19 estuvieron ausentes ($X^2=161.25$, $gl=18$, $p<0.05$) (Fig. 5).

Para establecer las diferencias entre las especies de acuerdo a la composición de las cargas de polen se utilizaron tres categorías cargas compuestas por 1, de 2 a 4 y 5 o más morfotipos. En la figura 6 se puede observar que la mayoría de los individuos de *T. fulviventris* presentan de 2 a 4 morfotipos en sus cargas, mientras que para *O. mellicolor* la mayoría presenta 5 o más morfotipos ($G^2=14.09$, $gl=2$, $p<0.05$). Es importante resaltar que de los 60 individuos en total sólo 2 abejas de *T. fulviventris* presentaron cargas compuestas por un solo morfotipo que en ambos casos correspondió al morfotipo 19.

Discusión

El número total de individuos que se cuantificaron durante el estudio para *T. fulviventris* y *O. mellicolor* concuerda con el tamaño promedio de las colonias de melipónidos las que en general pueden ir de varios miles hasta diez mil individuos (Johnson 1991).

El aumento en el número de salidas y entradas durante las primeras horas de la mañana esta relacionado al hecho de que la mayoría de las flores, tanto nectaríferas como poliníferas, que visitan *T. fulviventris* y *O. mellicolor* realizan su antésis en las primeras hora del día en donde ofrecen la mayor cantidad de recurso (Espinosa y Ordex 1983). Muy relacionado a este fenómeno la disminución de la actividad hacia el final de la mañana y cerca del mediodía se debe a que para estas horas la mayor parte del recurso presente en las flores visitadas ha sido totalmente explotado y como consecuencia los forrajeadores invierten más tiempo en cada una de sus salidas y tienden a pasar menos tiempo en cada flor (Johnson 1991).

En lo referente al comportamiento de forrajeo Johnson y Hubbell (1975) han encontrado que para el caso específico de *T. fulviventris* esta especie tiende a forrajear tanto en forma solitaria como en pequeños grupos con mayor tendencia a visitar flores aisladas y espaciadas entre sí. Sin embargo este comportamiento en el tipo de forrajeo está presente en la mayoría de los melipónidos incluyendo a *O. mellicolor*, en las cuales el tamaño de los grupos puede aumentar (Roubik 1989).

Con base en estas diferencias en el tipo de forrajeo Johnson (1983) describe para comunidades de melipónidos en Costa Rica ocho tipos diferentes de comportamiento durante el forrajeo que representan las estrategias que han desarrollado los individuos para tener acceso al recurso.

A pesar de la posibilidad de que en una misma especie puedan presentarse varios de estos comportamientos para las especies en estudio el comportamiento más asociado a su tipo de forrajeo es el llamado comportamiento de oportunismo en el cual una colonia grande forrajea por lo general con individuos solitarios pero cuando alguno de ellos detecta una buena fuente de recurso pueden reclutar más individuos rápidamente.

Esta capacidad de reclutamiento puede explicar las diferencias entre el número de individuos que salen en relación con los que entran que se mantuvieron para las dos especies en las colonias del área del aeropuerto y la Cañaza.

Además de esto otro factor que determina esta actividad de forrajeo es la competencia y agresividad entre las especies, tanto en función de la explotación de un mismo recurso como al espaciamiento y ubicación entre las diferentes colonias (Johnson y Hubbell 1974, 1977). En relación con esto Johnson (1983) ha observado que individuos de *T. fulviventris*

que se caracterizan por detectar una determinada fuente de recurso en muy poco tiempo, una vez que llegan a esta fuente son desplazados por individuos de la especie *T. silvestriana*. Lo interesante es que *T. silvestriana* no detecta esta misma fuente sino muchas horas después por lo que existe la posibilidad que esta especie explote los recursos seleccionados por *T. fulviventris*, lo que determina la actividad de forrajeo en ambas especies.

Las diferencias en la actividad de forrajeo entre las especies en estudio puede relacionarse al hecho que *T. fulviventris* tiende a detectar con mayor rapidez las fuentes de recurso y además presenta un nivel de comunicación que favorece el reclutamiento de los individuos (Wille 1965, Hubbell y Johnson 1978).

Este mecanismo de comunicación en los melipónidos esta basado en la producción de señales de sonido, se ha encontrado que para *T. fulviventris* existe una correlación directa entre la duración de estas señales y la distancia del recurso (Biesmeyer 1965).

En cuanto a la variación del tipo de cargas, se sabe que en general para los melipónidos y específicamente para *T. fulviventris* transportan una enorme variedad de materiales durante todo su periodo de actividad (Roubik 1989, Johnson 1991).

El hecho de que el número de individuos que transportan resina y otros materiales de construcción se mantuviera constante en ambos sitios para las dos especies se asocia a la importancia de este tipo de material para el mantenimiento estructural del nido (Roubik 1989). Es importante señalar que a pesar de que no se incluyó, se observó individuos de *T. fulviventris* y *O. mellicolor* transportando fuera del nido un tipo de material llamado cerumen compuesto por una mezcla de ceras y resinas, y que según Roubik (1989) es transportado de una colonia a otra para construcción y mantenimiento del nido.

La diferencia entre la cantidad de morfotipos en las cargas polen para las especies en estudio sugieren la enorme variedad de fuentes de recurso que visitan así como la importancia que tienen en los mecanismos de polinización (Espinosa y Ordex 1983). En el caso de *T. fulviventris* Johnson (1991) ha reportado que esta especie puede transportar hasta 20 tipos diferentes de polen en un solo día. El hecho que *O. mellicolor* transporte cargas de polen compuestas en su mayoría por 5 o más morfotipos, a diferencia de *T. fulviventris* que presenta un máximo de 4 morfotipos se asocia a la preferencia de esta última por fuentes de recurso fijas mientras que aparentemente en el caso de *O. mellicolor* es lo contrario (Roubik 1989).

Con base en los resultados obtenidos se resalta la importancia del comportamiento en *T. fulviventris* y *O. mellicolor* en la determinación de la actividad de forrajeo de estas especies así como las características propias que presentan las fuentes del recurso seleccionadas. Se observa que *T. fulviventris* presenta un mayor grado de actividad que *O. mellicolor* lo que puede deberse que esta especie detecta rápidamente una fuente de recurso y cuenta con un nivel adecuado de comunicación para desarrollar un mejor reclutamiento; además se comprueba la variación en el tipo de material colectado así como la visita a diferentes fuentes de recurso durante las salidas lo que se representan en la composición de las cargas de polen para cada una de estas especies.

Bibliografía.

- Biesmeyer, K. 1965. Sound: An element common to communication of stingless bees and to dance of Honey bees. *Science* 149: 320-321.
- Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology: A practical approach*. Ed. Oirl Press University of Oxford. EEUU. pp 59-90.
- Espinosa, D y G, Ordex. 1983. *Flora apícola tropical*. 1^{era} ed. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 406p.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. En: Janzen, D. Ed. *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. pp 119-189.
- Hubbell, S y L, Johnson. 1978. Comparative foraging behavior of six stingless bee species exploiting a standardized resource. *Ecology* 59(6): 1123-36.
- Johnson, L y S, Hubbell. 1974. Agression and competition among stingless bees: field studies. *Ecology* 55: 120-127.
- Johnson, L y S, Hubbell. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology* 56(6): 1398-1406.
- Johnson, L y S, Hubbell. 1977. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. *Ecology* 58: 949-63.
- Johnson, L. 1983. Foraging strategies and the structure of stingless bee communities in Costa Rica. En: Jaisson, P. *Social Insects in the tropics*. Ed. Universidad de Paris. pp 31-58.
- Johnson, L. 1991. *Trigona fulviventris*. En: Janzen, D. *Historia Natural de Costa Rica*. Ed. Editorial de la Universidad de Costa Rica. pp 785-787.
- Michener, C. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. 2^{da} ed. Harvard University Press. EEUU. 404p.
- Roubik, D. 1989. *Ecology and Natural History of tropical bees*. 1^{era} ed. Cambrigde University Press. EEUU. 514p.
- Roubik, D. y J, Moreno. 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. Ed. Missouri Botanical Garden. EEUU. 269p.
- Wille, A. 1965. Las abejas atarrá de la región mesoamericana del género y subgénero *Trigona* (Apiade: Meliponini). *Rev. Biol. Trop.* 13(2): 271-291.

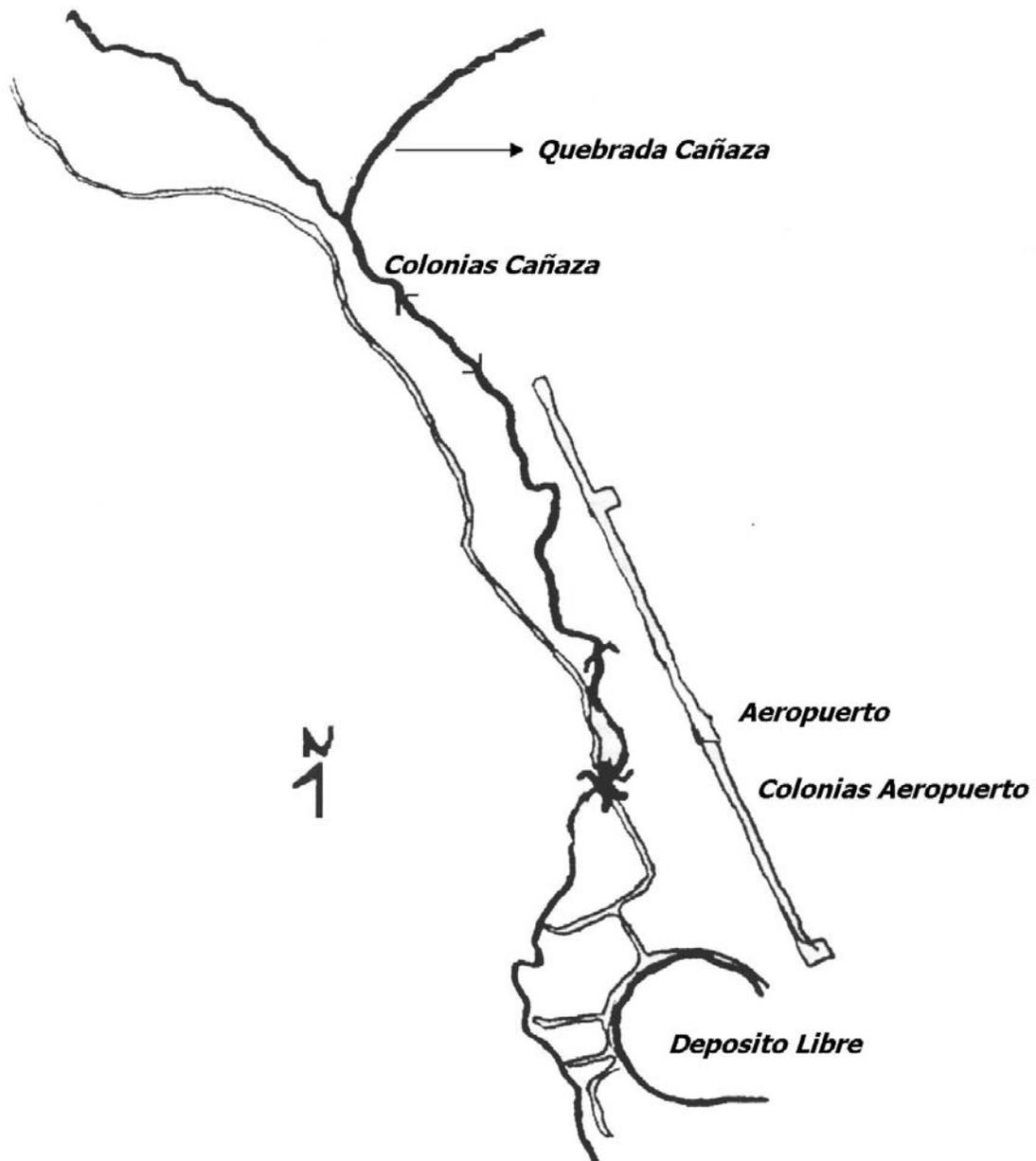


Figura 1. Diagrama de la ubicación de las colonias para *Trigona fulviventris* y *Oxytrigona mellicolor*. Golfito, 2000.

Cuadro 1. Valores de D_{max} y tamaño de la muestra según prueba de Kolmogorov-Smirnof para la significancia de los picos de actividad de entradas y salidas para las especies en estudio. Golfito, 2000.

Especie	Aeropuerto				Cañaza			
	Salidas		Entradas		Salidas		Entradas	
	Dmax	N	Dmax	N	Dmax	N	Dmax	N
<i>T. fulviventris</i>	0.12	3787	0.10	1256	0.12	2741	0.12	1318
<i>O. mellicolor</i>	0.17	1980	0.20	774	0.15	1543	0.17	829

* Para todos los casos $p < 0.05$.

Cuadro 2. Valores de D_{max} y tamaño de la muestra según prueba de Kolmogorov-Smirnof para la significancia de los picos de actividad de acuerdo al tipo de material colectado para las especies en estudio. Golfito, 2000.

Especie	Aeropuerto						Cañaza					
	Polen		Resina		Nada		Polen		Resina		Nada	
	Dmax	N	Dmax	N	Dmax	N	Dmax	N	Dmax	N	Dmax	N
<i>T. fulviventris</i>	0.10	563	0.12	291	0.09*	402	0.10	399	0.12*	237	0.20	682
<i>O. mellicolor</i>	0.10	383	0.22	190	0.18	201	0.10	119	0.24*	41	0.17	669

* Unicos casos en los cuales $p > 0.05$.

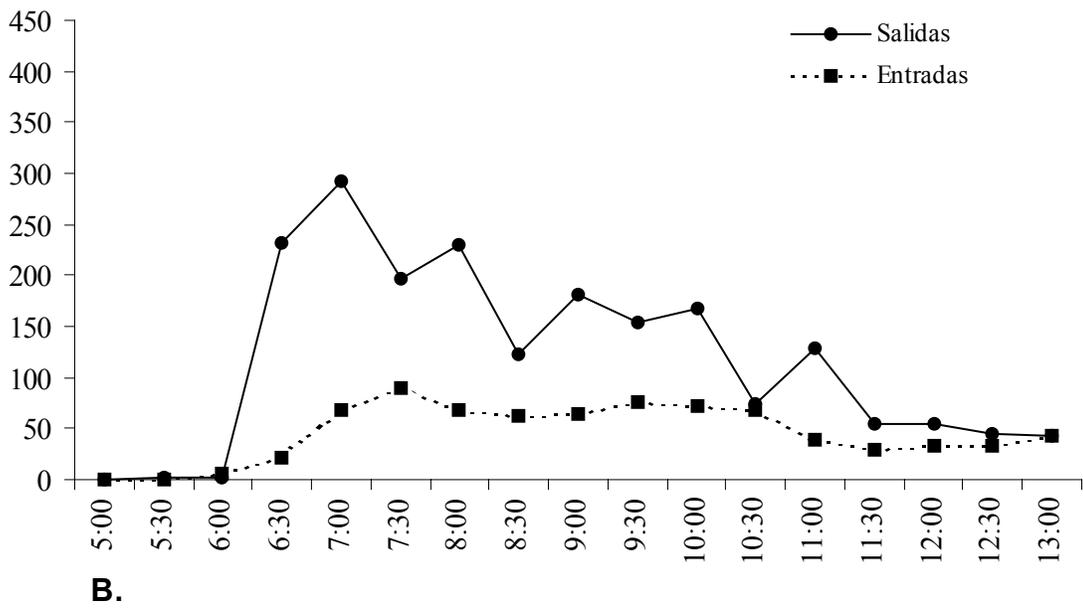
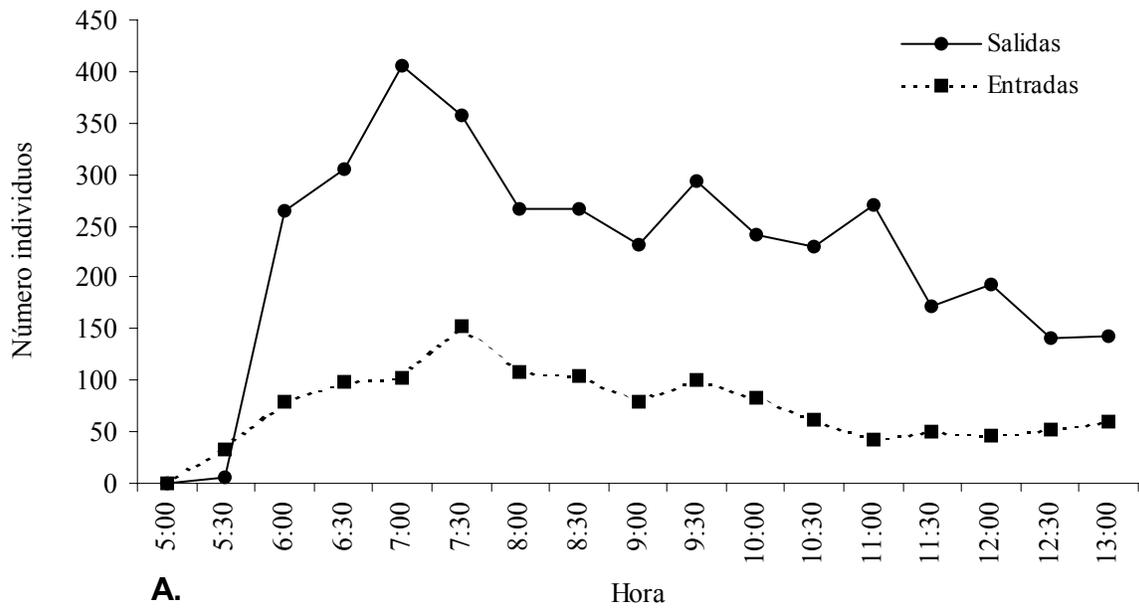
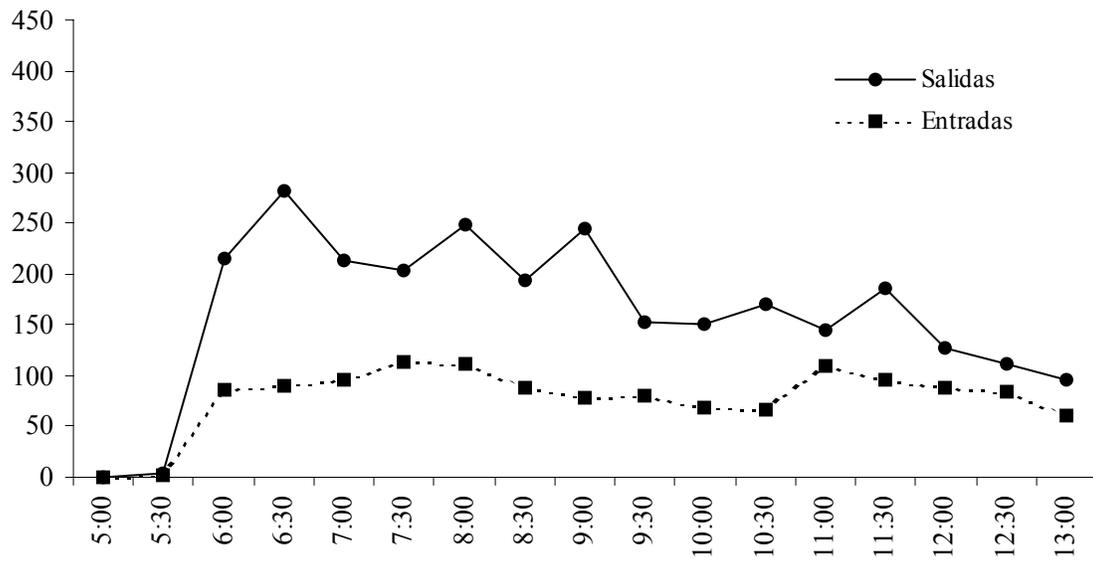
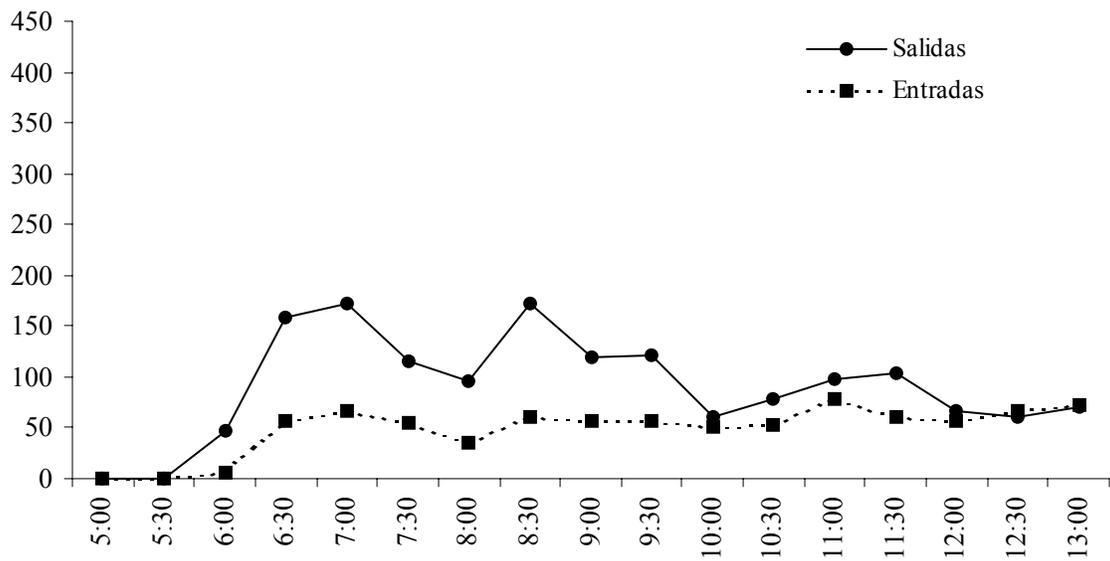


Figura 2.



C.



D.

Figura 2. Número de salidas y entradas durante el periodo de actividad estudiado. *T. fulviventris* A.= Colonia Aeropuerto, C.= Colonia Cañaza; *O. mellicolor* B.= Colonia Aeropuerto, D.= Colonia Cañaza. Golfofito 2000.

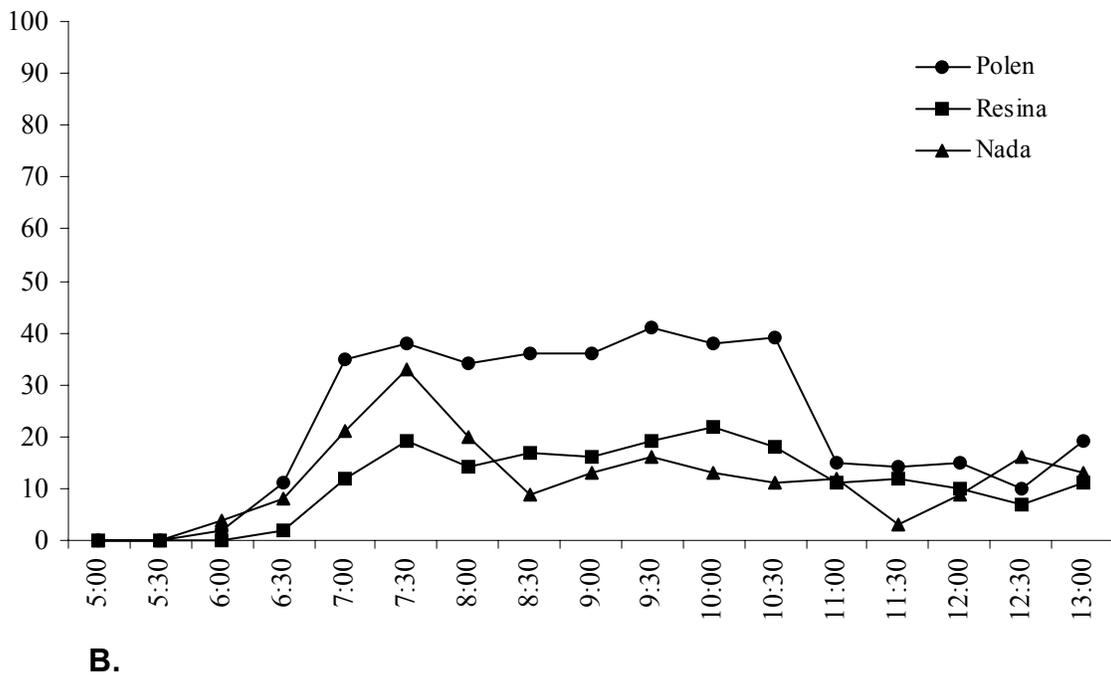
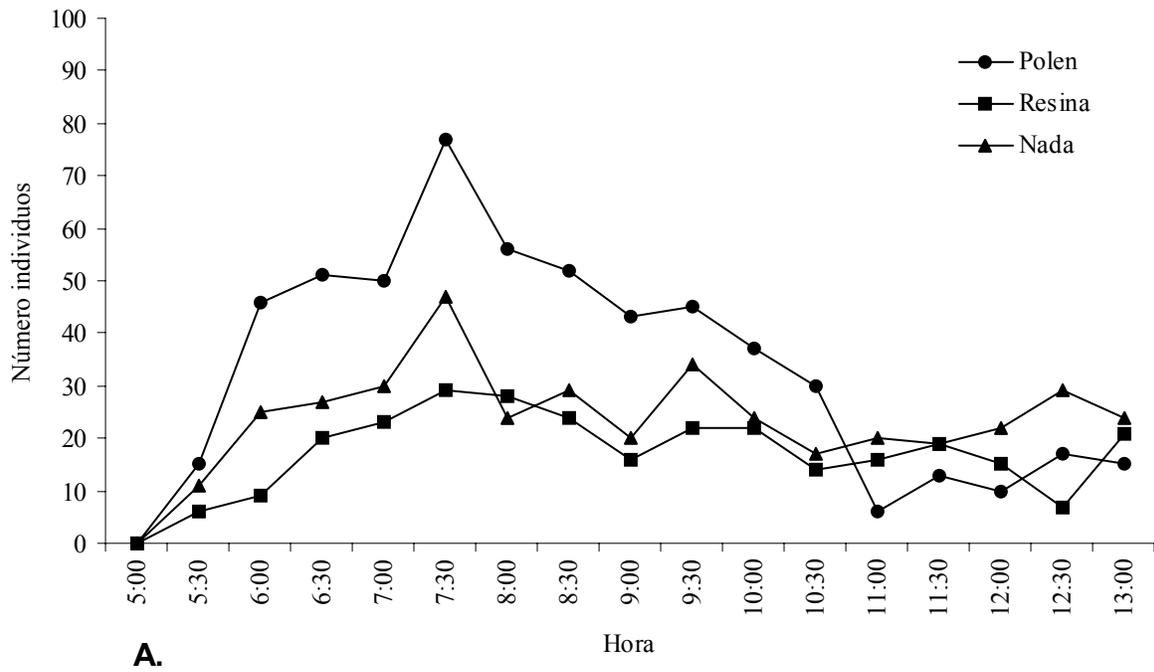
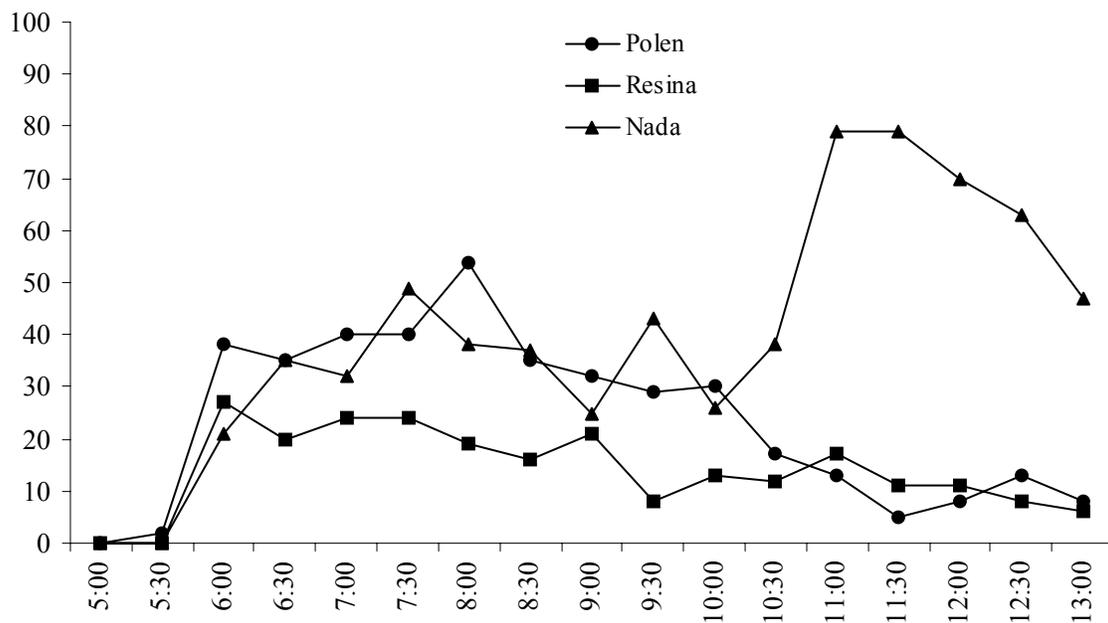
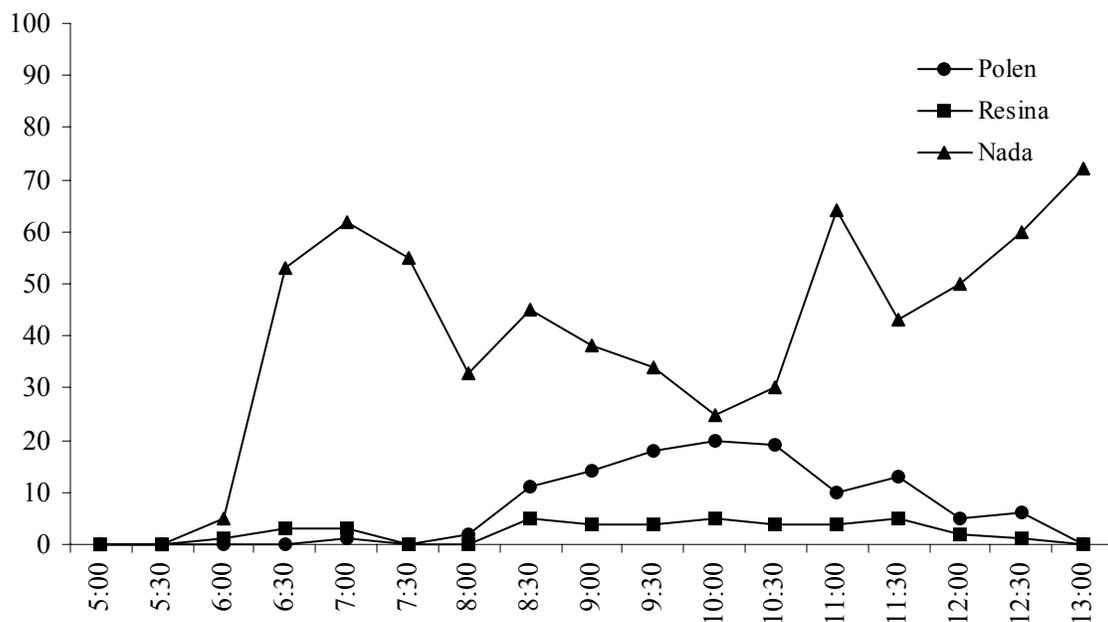


Figura 3.



C.



D.

Figura 3. Número de individuos según el tipo de carga durante el periodo de actividad estudiado. *T. fulviventris* A.= Colonia Aeropuerto, C.= Colonia Cañaza; *O. mellicolor* B.= Colonia Aeropuerto, D.= Colonia Cañaza. Golfito 2000.

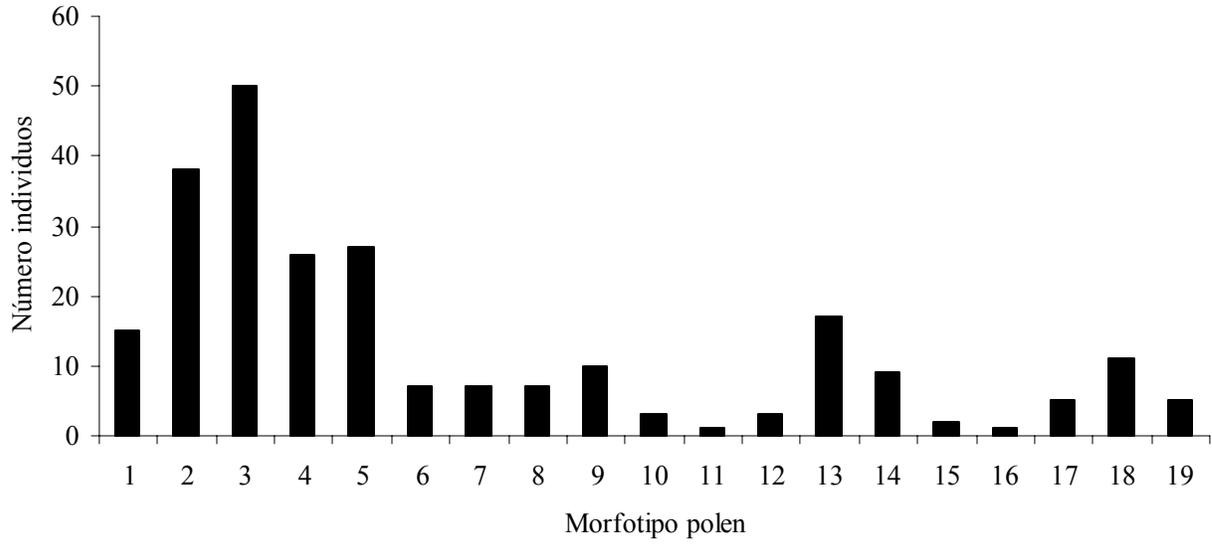


Figura 4. Número total de individuos para cada morfotipo de polen. Golfito 2000.

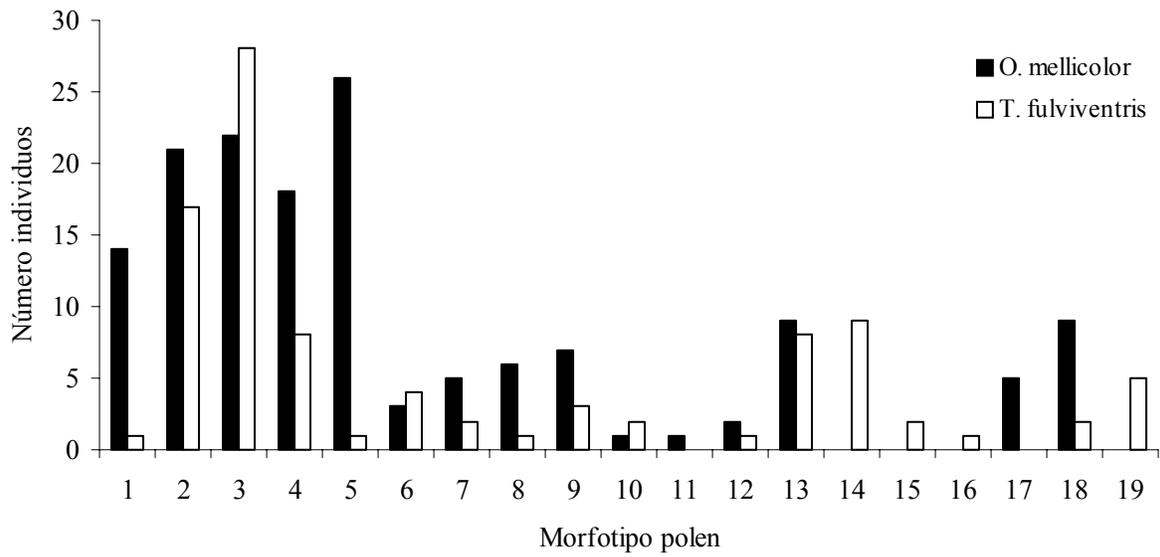


Figura 5. Número de individuos por especie según morfotipo de polen. Golfito 2000.

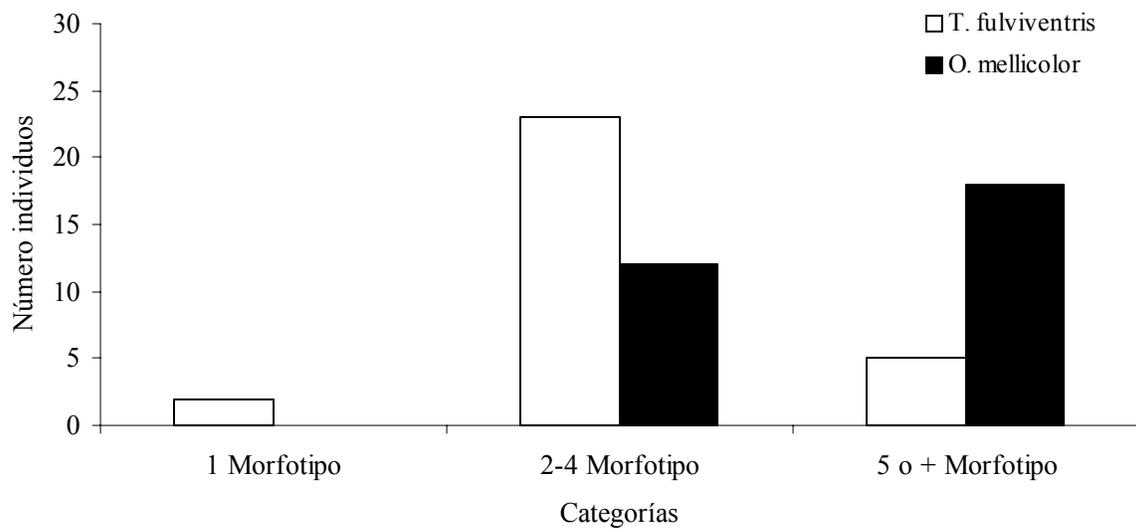
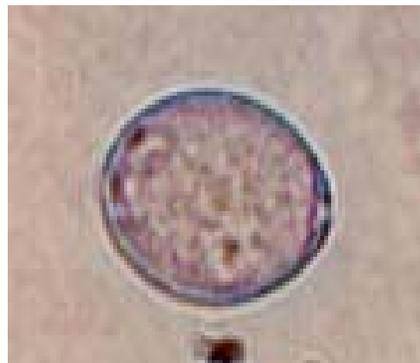


Figura 6. Número de individuos por especie según categoría de morfotipos de polen por carga. Golfito 2000.

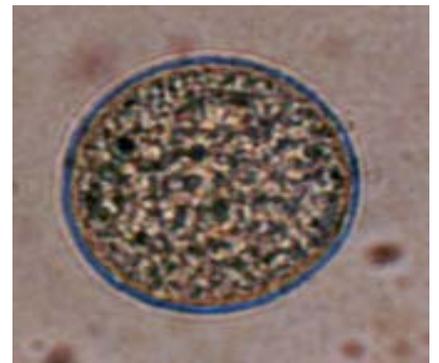
Apéndice 1. Morfotipos utilizados para el análisis de la composición de las carga de polen en *T. fulviventris* y *O. mellicolor*. Golfito, 2000.



Morfotipo 1



Morfotipo 2



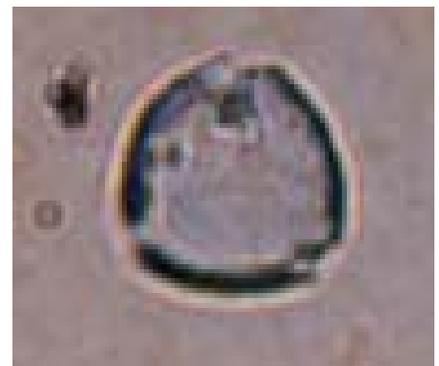
Morfotipo 3



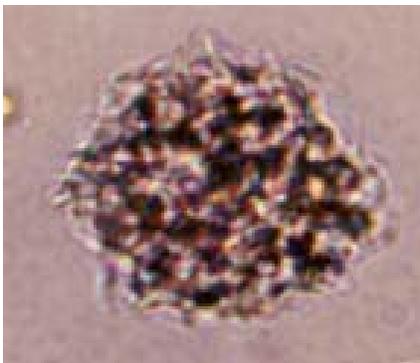
Morfotipo 4



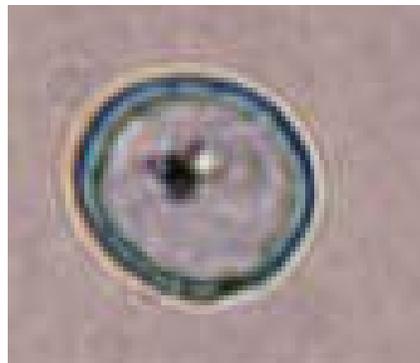
Morfotipo 5



Morfotipo 6



Morfotipo 7



Morfotipo 8



Morfotipo 9



Morfotipo 10



Morfotipo 11



Morfotipo 12



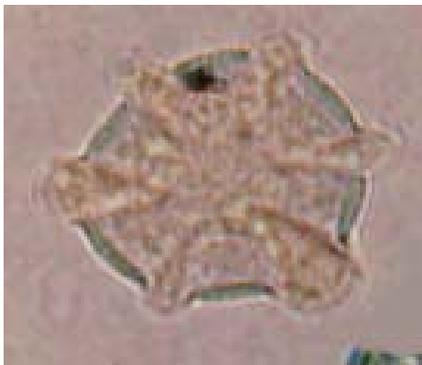
Morfotipo 13



Morfotipo 14



Morfotipo 15



Morfotipo 16



Morfotipo 17



Morfotipo 18



Morfotipo 19

Selección de frutos y dispersión de semillas por murciélagos frugívoros

Lucía López

La alteración y destrucción de los ecosistemas naturales, por lo general, implica una reducción en la diversidad de los organismos. La destrucción continua de los bosques del neotrópico no es ajena a Costa Rica. La actividad humana ha alterado desde la abundancia hasta la distribución de muchas de las especies de organismos, tanto en Costa Rica como en cualquier parte del planeta (Araujo *et al* 1998). El conocimiento de las diferentes comunidades de organismos nos ayuda a elucidar las consecuencias de alteraciones en un ecosistema, producidas por la introducción, la remoción de especies o la manipulación de factores ambientales (López 1996).

Muchas especies de la fauna silvestre mantienen una dinámica de intercambio entre ecosistemas naturales y los ambientes alterados, donde actúan como polinizadores, dispersores de semillas o depredadores de insectos, entre otros (Araujo *et al* 1998). En cada uno de estos ambientes la riqueza de especies es diferente, debido a que cada comunidad se encuentra expuesta a diversas condiciones (Krebs 1985). La dispersión de semillas es de gran importancia en los bosques tropicales y se refleja en la diversidad y abundancia de las plantas que son dispersadas por animales (Levey *et al* 1994). Estos dispersores de semillas no solo mantienen la diversidad de los hábitats naturales sino que también contribuyen en la regeneración natural de los bosques y en la restauración de los espacios abiertos (Mora 2000).

En el neotrópico la frugivoría es una de las categorías tróficas de mayor importancia, particularmente entre las comunidades de murciélagos (Levey *et al* 1994). Por tanto, el proceso de dispersión de semillas por murciélagos puede ser evaluado mediante la frugivoría. Lo anterior, por cuanto la elección alimentaria y la conducta de forrajeo de los murciélagos son críticas para el establecimiento exitoso de muchas plantas arbustivas de la sucesión secundaria en los bosques tropicales (López 1996). La dispersión de las semillas se ve mayormente favorecida en algunas especies, ya que los murciélagos tienden a seleccionar aquellas especies que se encuentran disponibles todo el año. Es decir, aquellas que son predecibles en cuanto a su disponibilidad, pero además los murciélagos complementan su dieta con otros tipos de alimento menos estables espacial y temporalmente (Fleming 1988 citado en López 1996).

El conocimiento de los procesos de regeneración del bosque tropical es vital para la conservación y restauración de estos ecosistemas. Por tal motivo, uno de los objetivos del presente trabajo es determinar si los murciélagos frugívoros son dispersores de las semillas de los frutos consumidos. Dispersión desde áreas de bosque a áreas abiertas o viceversa, que contribuya, por tanto, a la regeneración natural del bosque. Otro objetivo es evaluar la diversidad de plantas dispersadas y si existe preferencia o selección de algunos frutos por parte de los murciélagos frugívoros.

Métodos

El trabajo se llevó a cabo durante los días 12, 16 al 19, 23 al 26, 30 y 31 de enero y del 1 al 3 de febrero del 2000, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Costa Rica. Para el estudio se ubicaron dos zonas, bosque y zona abierta. La zona boscosa es bosque maduro; se hicieron muestreos en dos sitios del bosque situados a 250 m uno del otro. El primer sitio (Bosque abajo) se encontraba a una altitud de 145 msnm y el segundo (Bosque arriba), a 185 msnm. Por otro lado, la vegetación del área abierta estaba constituida desde charrales hasta partes con crecimiento secundario temprano. Para cubrir una mayor variabilidad se seleccionaron dos sitios, uno constituido mayormente por charrales (Lechería) y un segundo sitio (Naranjal), con charrales en sucesión temprana. Estos estaban ubicados aproximadamente a 2 km de distancia uno del otro.

Para la zona boscosa se llevó a cabo un muestreo de tres noches consecutivas de capturas. Mientras, que en el área abierta, se hizo un muestreo de dos días en cada uno de los sitios (cuatro noches en zona abierta). En cada lugar, se utilizaron una o dos redes de niebla, de nueve y seis metros. El período de captura estuvo comprendido entre las 17:30 horas a las 20:30 horas.

Para evaluar si los murciélagos eran dispersores de semillas se colectaron las heces de los individuos capturados. Para esto, se colocó a cada murciélago en una bolsa de tela donde cada uno estuvo entre una y dos horas y luego se liberaron. Se recogieron las heces depositadas en las bolsas y se colocaron en sobres de papel para su posterior análisis. Todos los individuos capturados se sexaron y se identificaron mediante el uso de una clave dicotómica (Timm y La Val 1998).

La mayor parte del estudio consistió en trabajo de laboratorio, donde se analizó cada una de las muestras de heces, mediante el empleo de un estereoscopio. Las muestras de heces se colocaron en placas de petri, por separado y se disolvieron en agua, esto con el fin de separar todas las semillas presentes en ellas. En cada muestra se identificó y contó los diferentes tipos de semillas presentes, con el fin de determinar si hay dispersión de éstas de una zona a otra, y además se consideró los restos de artrópodos presentes en ellas.

El alimento potencialmente disponible en el campo se evaluó mediante una colecta de frutos y semillas que se encontraron en las zonas muestreadas, y que posiblemente podrían estar consumiendo los murciélagos. En la zona boscosa el área estudiada fue de 3650 m², mientras que en zona abierta el área fue de 3200 m². En estas áreas se hizo una estimación de la abundancia de frutos disponibles que podrían ser consumidos y para determinar preferencia. Para hacer la estimación se contó el número de frutos por rama o inflorescencia y el número total de ramas. Las semillas y frutos colectados se colocaron en alcohol al 75% para preservarlas, y posteriormente cada muestra fue identificada. Las colectas permitieron identificar algunas de las semillas presentes en las heces depositadas por los murciélagos.

Se calculó la diversidad de murciélagos para cada sitio para lo cual se utilizó el Índice de Shannon (H, en logaritmo base diez), y el Shannon máximo (H_{máx}) para determinar si en ambas zonas los individuos estaban igualmente distribuidos (Brower y Zar 1977). Los anteriores valores se utilizaron para calcular la equidad (E), es decir, la proporción de igualdad, con el fin de saber si en ambos sitios se alcanza la máxima diversidad posible. Por último, se realizó una prueba T modificada para índices de diversidad (Brower y Zar 1977), para determinar si las diversidades entre ambos sitios diferían. Por otra parte, se calculó el Índice de Morisita (Krebs 1985) entre las dos zonas, para determinar que tan semejantes eran las dos comunidades con respecto a las especies. Entre Lechería, Naranjal, Bosque abajo y Bosque arriba también se calculó Morisita, con el fin de ver semejanzas con respecto a la ocurrencia de semillas en las heces de los murciélagos capturados en cada uno de estos sitios. Lo anterior, se resumió en un Análisis de Grupos de unión simple, basado en el mismo índice de Morisita.

Para determinar si los murciélagos capturados tienen preferencia por algún tipo de alimento, se utilizó el índice de IVEV (K_i). Este índice, también llamado Índice de Elección, se calcula al comparar el porcentaje del tipo de alimento en el total de alimento ingerido en una muestra con el porcentaje del tipo de alimento en el total de alimento potencialmente disponible. El índice tiene valores entre +1 y -1, el primero indica selección positiva completa, y el último un rechazo total del tipo de alimento. Un índice de 0 no indica ni preferencia (ingerido en mayor proporción que su presencia), ni rechazo (ingerido en menor proporción que su presencia) (Mora 1986). El índice de elección se calculó únicamente para aquellas especies de plantas que se pudieron identificar en las heces de los murciélagos.

Resultados

Se capturaron 138 murciélagos, pertenecientes a 17 especies, la mayoría frugívoros (Cuadro 1). El mayor número de individuos capturados fue en zona abierta (119), en 12 especies, donde *Carollia perspicillata* y *C. castanea* fueron los más comunes. En el bosque solo se encontraron 19 individuos distribuidos en 9 especies, lo cual resulta en un valor mayor del índice de Shannon (Cuadro 1). Tanto para el bosque como para zona abierta los individuos no están repartidos en forma equitativa en las diferentes especies. Por último, se determinó que en zona abierta se alcanza el 72% de la diversidad máxima, mientras que en el bosque se alcanza un 85%. Sin embargo, los índices de Shannon no son significativamente diferentes ($T = 0.290$, $gl = 28.330$, $p = 0.774$). El índice de similitud entre las dos comunidades de murciélagos fue de 0.541.

La mayor cantidad de frutos se encontró en zona abierta, donde las especies *Lantana camara* y *Piper hispidum* tuvieron un mayor número de frutos. En bosque, la mayoría de frutos encontrados son de especies arbóreas, en donde *Calophyllum longifolium* y *Davilla nitida* presentaron mayor cantidad de frutos (Cuadro 2). El 83.3% de estas especies posiblemente son usadas como fuente de alimento por los murciélagos frugívoros.

De los 138 murciélagos capturados, 89 depositaron heces en las bolsas de tela, 76 de éstas eran de los individuos capturados en zona abierta y solamente 13 de los de zona boscosa. En el análisis de las heces se encontraron 12 tipos diferentes de semillas y en algunos casos restos de artrópodos (Cuadro 3). Solamente fue posible identificar 9 tipos de semillas y entre estas las más abundantes fueron semillas de *Piper spp.* Lo anterior permitió determinar que *Piper hispidum*, *P. friedrichsthalii*, *Piper sp 1* y *Piper sp 4*, que son especies que se encuentran mayormente en zona abierta, si son trasladadas por los murciélagos al bosque u otras áreas abiertas (Cuadro 3). Mientras, que del resto de las semillas solo la Muestra A estaba presente en las heces de ambas comunidades de murciélagos. Las semillas restantes, como no fue posible identificarlas, no se pueden determinar si son de bosque o zonas abiertas como para saber si son trasladadas de un lugar a otro.

El Análisis de Grupos de unión simple entre sitios, de acuerdo a la ocurrencia de semillas en las heces de los murciélagos, pone como más semejantes a la Lechería y al Naranjal. Mientras, que de los sitios del bosque el más relacionado con la zona abierta es Bosque abajo (Fig. 1).

Con relación a la preferencia de alimento se encontró que en el caso de *Piper hispidum* se nota que hay un rechazo ($K_i = -0.228$), es decir, es poco consumido a pesar de su abundancia. Mientras, que *Piper friedrichsthalii* ($K_i = 0.563$), *Witheringia asterotricha* ($K_i = 0.720$) y *Piper sp 1* ($K_i=0.640$) tienen valores del índice positivos que indican que a pesar de la baja frecuencia de los frutos en las zonas, los murciélagos tienden a buscarlos.

Discusión

La fauna de murciélagos en un lugar está relacionada con la diversidad de la vegetación, aún más cuando ésta provee recursos alimentarios o de refugio (Fenton 1992). Por esto, se dice que la mayor diversidad de especies de murciélagos se encuentra en hábitats naturales, principalmente porque encuentran más sitios para refugiarse. Sin embargo, lo anterior no implica que no se encuentre murciélagos en zonas abiertas o sitios alterados. Reid (1997), cita que los murciélagos pueden ser encontrados prácticamente en cualquier hábitat, desde áreas urbanas a bosques y desiertos. Lo anterior explica la presencia de los murciélagos en la zona abierta y su abundancia probablemente esta relacionada con la disponibilidad del alimento. Con respecto a esto, Hayes (1997) menciona que las comunidades de los murciélagos se sitúan principalmente alrededor de los recursos, particularmente el alimento.

No obstante, el índice de diversidad es más bajo para la zona abierta, lo cual tiene que ver con el número de individuos por especie (Cuadro 1). Es decir, una comunidad tiene alta diversidad cuando tiene un alto número de especies así como una gran abundancia y equidad de estas (Brower y Zar 1977). Lo anterior, no se cumple para la zona abierta, ya que especies como *Carollia perspicillata*, *C. castanea* y *Sturnira lilium* son las que tienen un mayor número de individuos. Mientras, que otras especies como *Glossophaga commissarisi* y *Platyrrhinus helleri* solo tienen un individuo por especie. En el bosque no es tan significativo la diferencia en el número de individuos por especie (Cuadro 1).

No todos los ambientes comparten las mismas especies. Esto debido a que cada ecosistema tiende a ser muy heterogéneo en sus componentes. Es decir, están habitados por animales, poblaciones y comunidades diferentes (Araujo *et al* 1998). Lo anterior, se refleja en el 54% de semejanza que se encontró entre el bosque y la zona abierta. La similitud se debe principalmente a que hay muchas especies que utilizan el bosque como refugio, pero salen a alimentarse a zonas abiertas. Por otro lado, hay especies de murciélagos que son exclusivos del bosque y no salen de este (Reid 1997), por ejemplo las especies de *Micronycteris*, *Myotis* y el *Tonatia* capturados, lo que conlleva a las diferencias entre las zonas.

Más del 95% de las plantas son polinizadas por animales y la mayoría de estas plantas también cuentan con animales para dispersar sus semillas (Reid 1997). Los murciélagos juegan un papel importante tanto como polinizadores como dispersores de semillas. Esto evidencia que el 83% de las plantas que se encontraron con frutos, tanto en el bosque como en zona abierta, sean probablemente consumidos por murciélagos (Morales com. pers.).

De acuerdo a los resultados que se obtuvieron del análisis de las heces, se ve que los murciélagos frugívoros consumen muchas clases diferentes de frutos (Cuadro 3). El consumo de una alta variedad de especies de frutos se debe a que los murciélagos visitan plantas diferentes debido a que algunas tienen pocos frutos o bien bajo contenido proteico (Fenton 1992). Incluso se menciona que los murciélagos buscan frutos que tengan diferentes cantidades de azúcares (sacarosa, glucosa y fructuosa, por ejemplo) (Herrera 1999). Además, los murciélagos pueden complementar su dieta con insectos, polen u otros recursos proteicos, que resultan importantes para su sobrevivencia diaria (Levey *et al* 1994). Lo anterior, se refleja en el hecho de que en algunas de las heces de murciélagos frugívoros se encontraron restos de artrópodos (por ejemplo en *C. perspicillata*). También, la dieta puede variar producto de las variaciones temporales de los frutos durante un año.

Por lo tanto, el hecho de que las especies de murciélagos visiten diferentes tipos de plantas, los lleva a desplazarse de un lugar a otro en busca de éstas, contribuyendo por tanto a la dispersión de semillas. Sin embargo, la deposición de las semillas se da principalmente en los sitios de alimentación. Pero, siempre el alimentarse mayoritariamente de especies como *Piper spp*, que son especies pioneras ayuda grandemente a la regeneración tanto del bosque como de espacios abiertos o zonas alteradas. Lo anterior a pesar de que algún porcentaje de las semillas de los frutos consumidos no son viables después de pasar por el tracto digestivo de los murciélagos (Fleming y Sosa 1994).

La presencia de especies como *Piper spp* y algunas solanáceas (Solanaceae) en las heces de los murciélagos determinan las semejanzas entre los sitios, como el determinado entre la Lechería y el Naranjal (Fig. 1). Este hecho podría estar relacionado a que plantas de este tipo (*Piper spp*) son muy comunes en áreas alteradas (Fleming 1983), y estaban presentes en ambos sitios. Por otra parte, Bosque abajo es el más semejante a la zona abierta, probablemente debido a que estaban cerca uno del otro y a los murciélagos les es fácil desplazarse entre estos lugares. Además, es posible encontrar en el sotobosque arbustos de *Piper spp* y *Psychotria spp*, como los encontrados en zonas abiertas que los murciélagos pueden aprovechar (Hartshorn y Hammel 1994). Fleming (1983), por su parte menciona que *Piper spp* tiende a ser común en claros del bosque, pero dentro del bosque no llega a ser tan abundante como en áreas abiertas. Lo anterior, se puede reflejar en las diferencias en cuanto a semillas en las heces de los murciélagos capturados en Bosque arriba con respecto a los demás lugares (además de su lejanía).

El consumo por un determinado fruto puede que no sea al azar. Esto se nota en los resultados, donde excepto *Piper hispidum* que probablemente es consumido debido a su abundancia y no porque lo prefieren, el resto de frutos a pesar de ser escasos son buscados por los murciélagos. Lo cual conduce a pensar que efectivamente, los murciélagos buscan determinados frutos, en particular podrían ser aquellos que proporcionen mayor contenido nutricional (Herrera 1999).

En general, se concluye que tanto bosques como zonas abiertas son importantes para el mantenimiento de determinadas especies. Las interrelaciones que se establecen en estas áreas, como la dispersión de semillas o la polinización, contribuyen a la regeneración del bosque y zonas alteradas (Reid 1997). Por otra parte, el papel que juegan los

murciélagos en la dispersión de semillas es muy importante. A pesar de que no todas las semillas que pasan a través del tracto digestivo de los murciélagos son viables, por lo menos un gran porcentaje si lo son y ayudan a mantener la diversidad de especies de plantas (Fleming y Sosa 1994). Lo anterior, permite además el surgimiento de nuevas áreas con vegetación que pueden brindar nuevos hábitats, no solo para el mantenimiento de los murciélagos, sino de varias otras especies faunísticas.

Bibliografía

- Araujo, Y., D. Bonilla, E. Dalmau, E. García, M. Moreta, Y. Nava, R. Rodríguez y S. Swales. 1998. Análisis de la Dinámica de la Fauna de Aves y Murciélagos para la Evaluación de las Interrelaciones entre Dos Tipos de Ecosistemas. En: M. E. Swishe y J.M. Mora (Eds.) Memorias del Curso de Agroecología 98-7. OET. San José, C. R. Pp. 35-42.
- Brower, J.E. y J.H. Zar. 1977. Field y Laboratory Methods for General Ecology. 2ª Ed. Brown Company Publishers. Iowa. 226 p.
- Fenton, M.B. 1992. Bats. Facts On File. New York. 207 p.
- Fleming, T.H. 1983. *Piper*. En: D.H. Janzen (Ed.). Costa Rica Natural History. The University of Chicago Press. Chicago. Pp. 303-304.
- Fleming, T.H. 1988. The short – tailed fruit bat. The University of Chicago Press. Chicago. 365 p.
- Fleming, T.H., and V.J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. J. Mammal. 75: 845-851.
- Hartshorn, G.S. y B.E. Hammel. 1994. Vegetation Types and Floristic Patterns. En: L.A. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespeneide y G.S. Hartshorn (Eds.). La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press. Chicago. Pp. 73-89.
- Hayes, J. 1997. Temporal variation in activity of bat and the desing of echolocation – monitoring studies. J. Mammal. 78: 514-524.
- Herrera, L.G. 1999. Preferences for different sugars in Neotropical nectarivorous an frugivorous bat. J. Mammal. 80: 683-688.
- Krebs, C. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia. 2ª Ed. Editorial Harla. Mexico. 753 p.
- Levey, D.J., T.C. Moermond y J.S. Denslow. 1994. Frugivory: An Overview. En: L.A. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespeneide y G.S. Hartshorn (Eds.). La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press. EEUU. Pp. 282-294.
- López, J.E. 1996. Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros y su participación en la dispersión de semillas, en Bosques Secundarios Húmedos, de Costa Rica. Tesis de Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado en Biología. Universidad Nacional. 73 p.
- Mora, J.M. 1986. Alimentación y crecimiento corporal del garrobo, *Ctenosaura similis* Gray, en su primer año de vida. Tesis de Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado en Biología. Universidad de Costa Rica. 99 + XVI p.
- Mora, J.M. 2000. Los mamíferos silvestres de Costa Rica. Editorial EUNED. En prensa.
- Reid, F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast México. Oxford University Press. New York. 354 p.
- Timm, R.M., y R.K. La Val. 1998. A field key to the bats of Costa Rica. University of Kansas Natural History Museum. Kansas. 23 p.

Cuadro 1: Especies, gremio alimentario y número de individuos presentes en bosque y zona abierta, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica, 2000

Especie	Alimentación	N° Individuos	
		Abierta	Bosque
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro	2	1
<i>Artibeus phaeotis</i>	Frugívoro	4	0
<i>Artibeus watsoni</i>	Frugívoro	3	0
<i>Carollia brevicauda</i>	Frugívoro	10	1
<i>Carollia castanea</i>	Frugívoro	30	7
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	42	1
<i>Glossophaga commissarisi</i>	Nectarívoro	1	0
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro	2	0
<i>Micronycteris brachyotis</i>	Frug - Insec	0	1
<i>Micronycteris microtis</i>	Frug - Insec	0	4
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	Frug - Insec	0	1
<i>Myotis albescens</i>	Insectívoro	0	1
<i>Lonchophylla mordax</i>	Nectarívoro	2	0
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Frugívoro	1	0
<i>Sturnira lilium</i>	Frugívoro	19	0
<i>Tonatia saurophila</i>	Insectívoro	0	2
<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoro	3	0
Total		119	19
Indice de Shannon		0.782	0.809
Equidad		0.007	0.002

Cuadro 2: Frecuencia de frutos en distintas especies de plantas encontradas en un área de 3650 m² en bosque y 3200 m² en zona abierta, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, 2000

Familia	Especie	Zona	
		Abierto	Bosque
Menispermaceae	<i>Anomospermum reticulatum*</i>		225
Clusiaceae	<i>Calophyllum longifolium</i>		1300
	<i>Symphonia globulifera</i>		40
Moraceae	<i>Ficus sp 1</i>	4000	
	<i>Ficus sp 2</i>		75
	<i>Sorocea cufodontisii</i>		115
Arecaceae	<i>Iriartea deltoidea*</i>		724
Caricaceae	<i>Carica caulliflora</i>		1
Melastomataceae	<i>Conostegia sp</i>	6156	
	<i>Miconia argentea</i>		832
Dileniaceae	<i>Davilla nitida</i>		2100
Olecaceae	<i>Heisteria concinna</i>		175
Apocynaceae	<i>Lacmellea panamensis</i>		205
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	31281	
	<i>Tectona grandis*</i>	1812	
Rubiaceae		3344	
	<i>Genipa americana</i>		3
	<i>Psychotria grandis</i>	840	
Piperaceae	<i>Psychotria sp 1</i>	2394	
	<i>Piper friedrichsthalii</i>	1734	
	<i>Piper hispidum</i>	14154	
	<i>Piper sp 1</i>		155
	<i>Piper sp 2</i>	47	
Myrtaceae	<i>Photomorphe peltata*</i>	54	
			27
Solanaceae	<i>Psidium guajava</i>	65	
	<i>Solanum sp</i>	285	
	<i>Witheringia asterotricha</i>	46	
Fabaceae	<i>Andira inermis*</i>		119
Myristicaceae	<i>Virola sp</i>		236
	Total general	66212	6332

*Probablemente no son fuente de alimento

CUADRO 3: Total de apariciones de semillas de las diferentes especies de plantas y restos de artrópodos en las heces de murciélagos frugívoros, capturados en bosque y zona abierta, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Enero 2000

Especie	Abierto			Bosque		
	Lechería	Naranjal	Total	Bosque abajo	Bosque arriba	Total
<i>Piper hispidum</i>	41	16	57	3	3	6
<i>Piper friedrichsthalii</i>	25	16	41	3		3
<i>Piper sp 1</i>	4		4	1		1
<i>Piper sp 3</i>	1		1			
<i>Piper sp 4</i>				1		1
<i>Ficus sp 3</i>		1	1			
<i>Psychotria sp 2</i>	2	1	3			
<i>Witheringia asterotricha</i>	1	1	2			
<i>Solanaceae</i>		1	1			
Muestra A	3	4	7	1		1
Muestra B	2		2			
Muestra C	1	1	2			
Artrópodos	6	6	12	3	4	7
Total	86	47	133	13	7	19

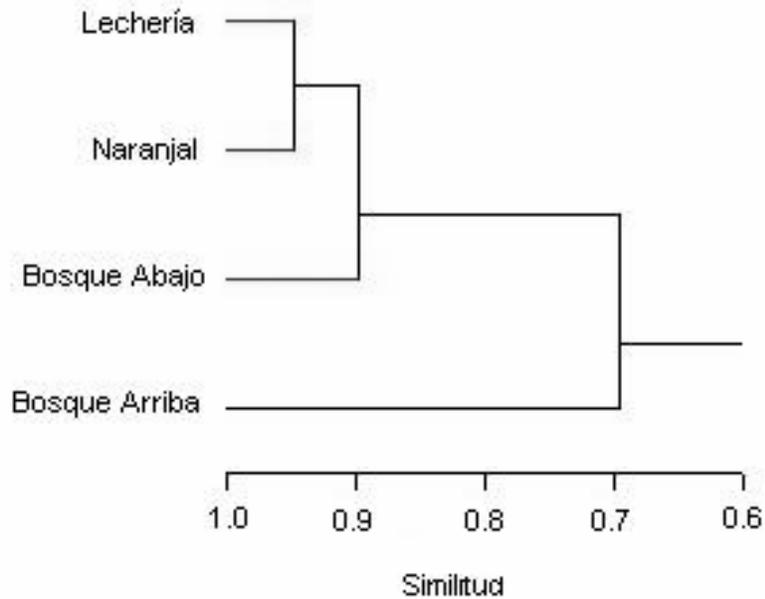


Fig. 1: Análisis de Grupos de unión simple basado en el índice de Morisita de acuerdo a la ocurrencia de semillas en las heces de los murciélagos entre sitios, para bosque y zona abierta en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica, 2000

Daños por herbivoría en *Rhizophora mangle* L.

Luis Andrés Loría

Los manglares están dispersos en regiones tropicales y subtropicales, creciendo en zonas salinas entre mareas protegidas por la costa (Hogg y Gillan 1984). Ahí en las regiones bajas se muestra la transición del bosque tropical con una alta diversidad de especies de árboles, a un bosque de manglar, de relativamente pocas especies (Ball 1996).

Una especie tradicionalmente reconocida en el manglar es una angiosperma vivípara (Smith y Snedaker 1995) llamada mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) cuya distribución está completamente ligada a la influencia del agua de mar y sólo accidentalmente, algunos individuos se encuentran fuera de la zona de mareas (Jiménez y Soto 1985).

R. mangle comprende la mayor parte de la biomasa vegetal y alcanza los mayores índices de importancia en los sitios donde se encuentra, además presenta la mayoría de adaptaciones que caracterizan a la vegetación del manglar, como la tolerancia a altas concentraciones salinas, raíces aéreas y glándulas secretoras de sal (Jiménez y Soto 1985).

Algunos de los patrones y procesos de herbivoría han sido identificados mediante trabajos en la variabilidad de plantas hospederas y sus efectos en poblaciones de herbívoros. Esto se refleja en los diferentes modelos de daño (inductores de agallas, minadores y masticadores) provocados por los fitófagos (Ernest 1989).

Los bosques costeros de manglar presentan un sistema de fácil acceso para el estudio de la dinámica de herbivoría (Famsworth y Ellison 1991). Estudios realizados en los últimos años indican que la diversidad e importancia de la fauna de insectos asociada a manglares es mucho mayor de lo que se creía; además se han encontrado cerca de 70 especies de artrópodos asociados de una u otra forma a *R. mangle* (Feller y Mathis 1997).

El presente trabajo fue realizado para continuar una serie de estudios hechos en años anteriores sobre la herbivoría en el manglar La Purruja y el objetivo es determinar que tipos de daños están presentes en *Rhizophora mangle* y cuantificarlos según la edad de la hoja y la distribución de esta especie a lo largo del manglar.

Métodos

El trabajo se realizó en el mes de enero del 2000 en el manglar La Purruja, con un área de 70 Ha y a una altura de 10 m, el más importante del Distrito Central de Golfito, provincia de Puntarenas.

Como área de estudio se escogieron tres sitios a lo largo del Canal Mayor (fig.1) tratando de abarcar toda la distribución de *Rhizophora mangle*, siguiendo un rumbo perpendicular a la línea de marea baja.

Dentro de cada sitio fueron recolectados, al azar, aproximadamente 35 cúmulos de hojas (las hojas se encuentran agrupadas al final de cada ramita), en un círculo de no más de 5 metros de diámetro ubicado cerca del Canal Mayor. Todos los cúmulos se ubicaron en el subdocel y sobre la línea que marcaba la marea alta, con el fin de reducir factores que influyeran en la herbivoría.

Debido a que no todos los cúmulos poseían hojas de todas las edades, se escogieron al azar 15 conjuntos para cada sitio, y de cada uno de ellos, una de las hojas más viejas (hojas opuestas), una de edad intermedia y una de las más jóvenes, a las cuales se les determinó, por observación, el tipo de daño causado, ya fuera por minadores, masticadores o agallas, o bien, sin daño.

De las 45 hojas que quedaron para cada sitio, se hizo la separación según su tipo de daño y se midió el área de la hoja sin daño (asd) y, reparando el daño, el área total (at) en cm², con un medidor de área foliar modelo 3100 Li-Color. Luego se obtuvo el área dañada (daño): at – asd y que proporción (p) significaba esta de la hoja: daño/at.

Resultados

Los datos muestran que los daños producidos en *Rhizophora mangle* por los diferentes tipos de herbívoros no se distribuyen en proporciones similares para los tres sitios ($\chi^2= 11.04$, $gl=4$, $p<0.05$). En el sitio C el daño provocado por las agallas es mayor que en los otros dos (fig.2).

Además se obtuvo que para las diferentes edades los daños se mantienen en las mismas proporciones en todos los sitios ($\chi^2= 6.55$, $gl= 4$, $p>0.05$). Sólo en el sitio B se encontró preferencia, pero no significativa, por las hojas de edad media; para el resto de los sitios las hojas viejas fueron las que tenían mayor daño.

En la figura 4 se muestra la variación en las proporciones de daño causado por los diferentes tipos de herbívoros según la edad de la hoja ($\chi^2= 27.9$, $gl= 4$, $p<0.05$). La diferencia se da por la mayor proporción de daño causada por los minadores en las hojas nuevas.

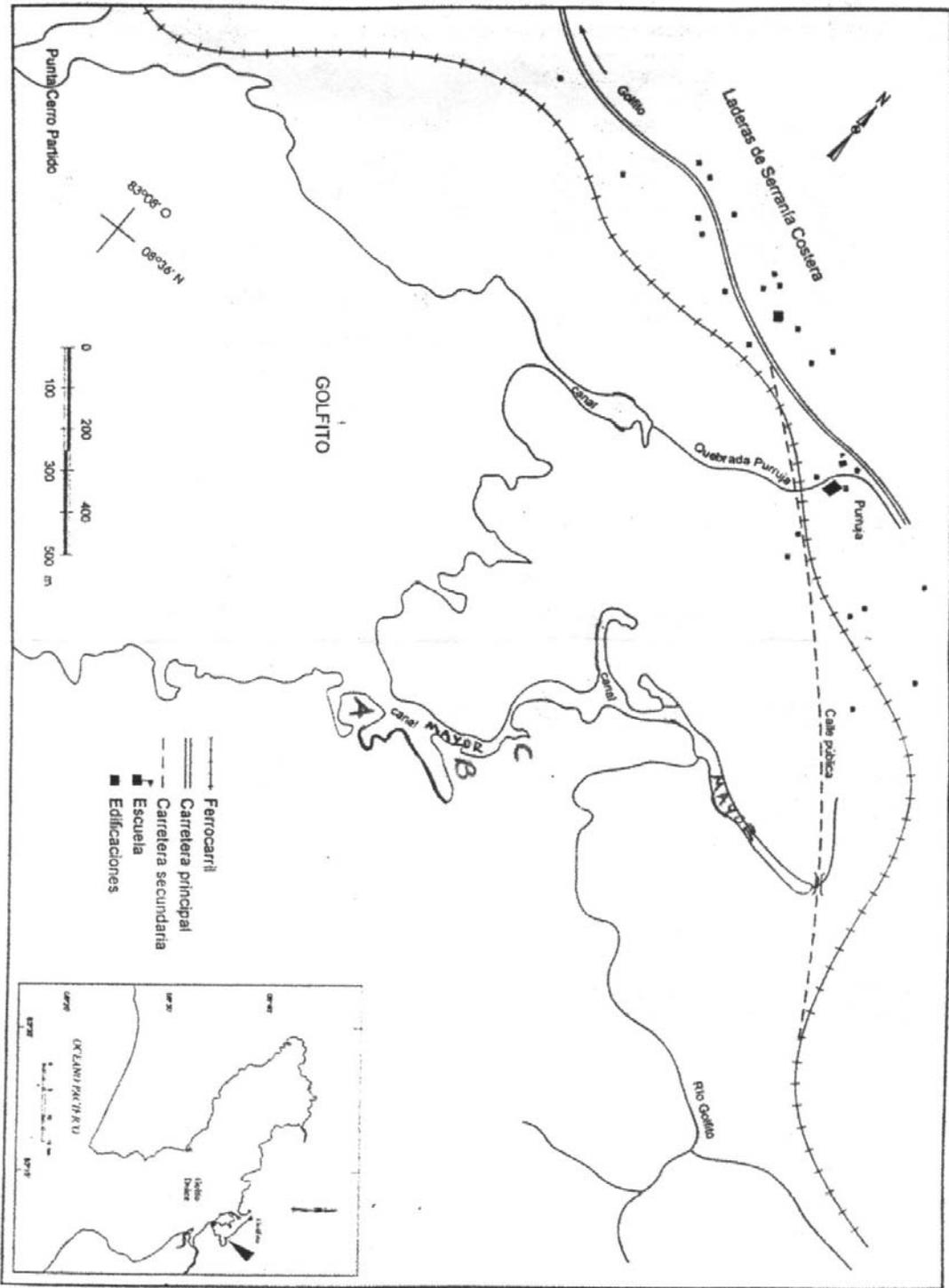


Fig. 1. El manglar de Purujá mostrando los sitios de muestreo.

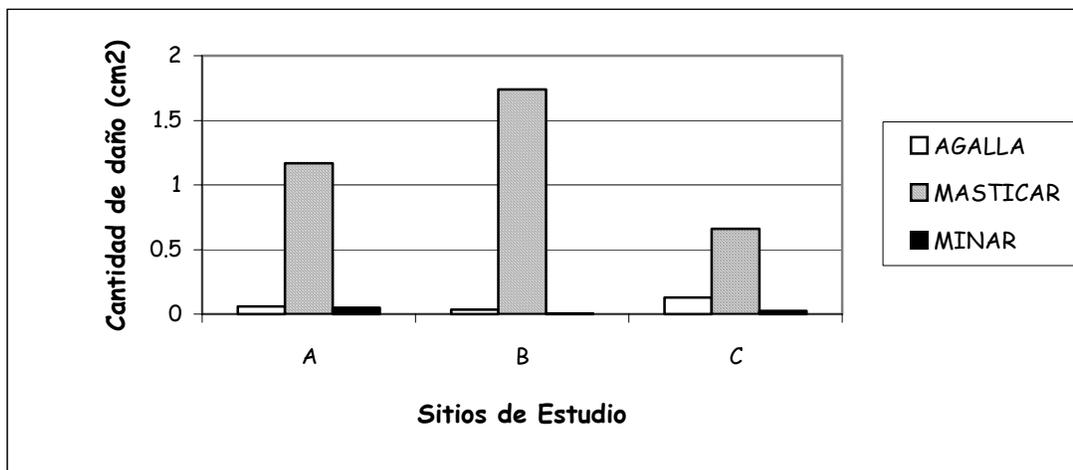


Figura 2. Daños provocados a las hojas, por los tipos de herbívoros, en los diferentes sitios de estudio.

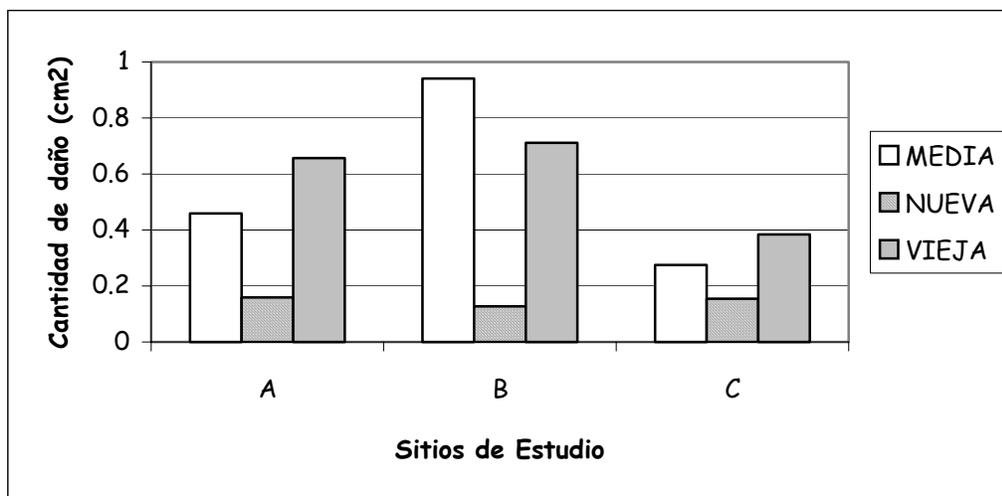


Figura 3. Cantidad de daño provocado en las diferentes edades de las hojas en los tres sitios de estudio.

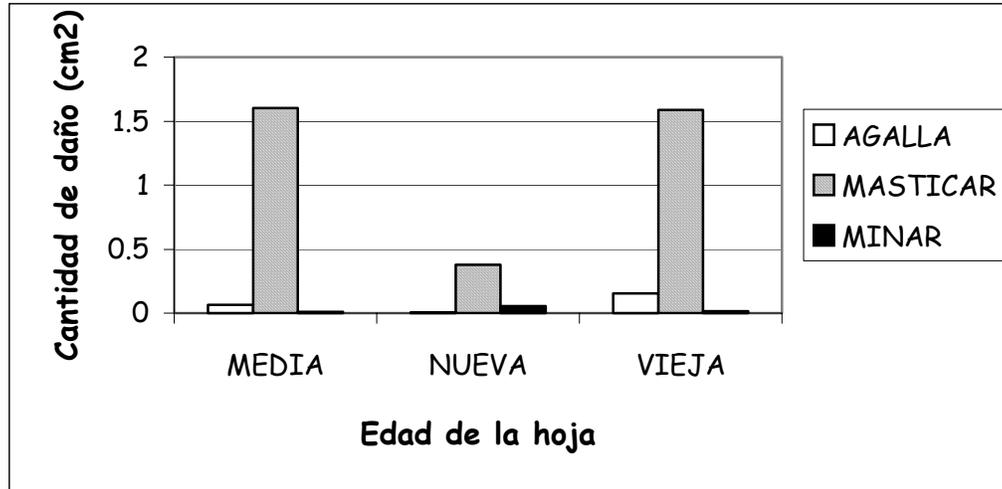


Figura 4. Daño provocado en las hojas por los tipos de herbívoros en las diferentes edades de las hojas.

Discusión

Es importante tomar en cuenta la herbivoría de *Rhizophora mangle* y del manglar en general, porque estos daños se encuentran en todos los sitios y pueden sustancialmente influir en la productividad de las plantas (Famsworth y Ellison 1991).

El mayor daño en las hojas de *R. mangle* provocado por masticadores, como se observa en las figuras 2 y 4, puede deberse a que algunas especies que se alimentan de estas son de un tamaño relativamente grande, y requieren una cantidad considerable de alimento, como es el caso de *Aratus pisonii* un cangrejo omnívoro oportunista porque además de hojas de mangle y algas filamentosas, se alimenta de peces (Díaz y Conde 1989).

Se puede pensar que los masticadores se distribuyen en mayor cantidad en la región más cercana a la playa (Sitio A), por lo que el riesgo que corren los productores de agallas de ser devorados junto a las hojas, en las zonas más alejadas, es menor; por eso la distribución de frecuencias en la figura 2.

La uniformidad de la salinidad a lo largo del transecto de estudio, por encontrarse el manglar La Purruja en una zona de clima lluvioso y con varios afluentes de agua dulce (Com. Per. Margarita Silva) puede ser una de las causas que no se encuentren diferencias entre las proporciones de daño para las diferentes edades de las hojas en los tres sitios; la otra puede ser que *R. Mangle* exuda su sal por las raíces y en sus hojas contiene muy poca sal (Famsworth y Ellison 1991) por lo que los herbívoros podrían consumir en cualquier región del manglar sin que les afecte la concentración de sal en las hojas.

El daño producido por los minadores en las hojas nuevas, produce diferencias en las proporciones de daño, según la edad de la hoja. Esto puede ser porque el daño por minadores es apreciable durante edades tempranas, mientras el producido por agallas y masticadores, requiere de cierta madurez de la hoja para poder cuantificarse. La preferencia de las hojas viejas puede deberse a diferencias en características químicas y nutricionales que se encuentran en las hojas de diferentes edades (Ernest 1989), o por acumulación de daños con el tiempo, como se citó anteriormente.

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 Thompson Publishing Company. N.Y. pp: 461-496.
- Díaz, H. y Conde, J.E. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of Marine Science*. 45(1): 148-163
- Ernest, K.A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: Effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21(3): 194-199.
- Famsworth, E.J. y Ellison, A.M. 1991. Patterns of herbivory in Belizean mangrove swamps. *Biotropica* 23(4b): 555-567.
- Feller, I.C. y Mathis, W.N. 1997. Primary herbivory by wood-boring insects along an architectural gradient of *Rhizophora mangle*. *Biotropica* 29 (4): 440-451.
- Feller, I.C. y Mathis, W.N. 1997. Primary herbivory by wood-boring insects along an architectural gradient of *Rhizophora mangle* L. *Biotropica* 29(4): 440-451

- Hogg, R.W. y Gillian, F.T. 1984. Fatty acids, sterols and hydrocarbons in the leaves from eleven species of mangrove. *Phytochemistry* . 23 (1): 93-97.
- 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. Bio. Trop.* 33(1): 25-37.
- Smith, S.M. y Snedaker, S.C. 1995. Salinity responses in two populations of viviparous *Rhizophora mangle* L. seedlings. *Biotropica*. 27(4): 435-440.

Actividad de una comunidad de abejas atraídas a una fuente de alimento artificial y el efecto de algunos depredadores

Robert Puschendorf

Las abejas de la familia Meliponidae habitan la mayor parte de la América Tropical. El hecho de que una gran variedad de especies sean polinizadores muy generalistas, crea una situación de traslape en el cual se presenta competencia intra e interespecífica (Hubbel y Johnson, 1978). Por ejemplo, se sabe que en *Trigona fulviventris* existe una relación entre la calidad de la fuente de alimento y la cantidad de abejas que lleguen y su comportamiento por el mismo. En el caso de alimentos con un valor energético alto, es muy común que se presente un reclutamiento y lleguen cientos de abejas de una misma colmena a forrajear (Johnson, 1983c). Además que se da una fuerte competencia interespecífica lo cual prueban Hubbel y Johnson (1977), que descubrieron que *T. fulviventris* evita recursos que han sido marcados con feromonas de especies de mayor tamaño como *T. silvestriana*. De hecho, se sabe que las limitaciones más grandes en el hábitat de estas especies esta dada por factores alimenticios, y no por deficiencias en lugares de anidación o depredación (Hubbel y Johnson, 1977).

Johnson (1983a), sugiere que en este grupo de abejas, las diferentes estrategias de forrajeo son las que les permite compartir las mismas fuentes, explotándolas durante momentos distintos o aprovechándolas en lugares en las que ocurren en densidades diferentes.

La depredación sobre las abejas normalmente ocurre en lugares en donde se dan congregaciones como en la entrada de los nidos o en los parches de floración. Entre los depredadores se tienen reportes de reduvidos, hormigas, moscas asesinas, arañas, mantodeas, avispas, ranas, culebras pequeñas y pájaros (Roubick, 1992). Es obvio que existen muchos diferentes taxa que depredan a las abejas, pero poco se sabe si es que existe una selección de especie o si la depredación es completamente al azar. Margalef (1980) menciona que es muy probable que se encuentre una fluctuación regular en la relación depredador, presa y la mayoría de los modelos en los que se tiende a expresar esta regularidad, lo hacen porque simplifican el sistema.

En el presente estudio se tuvieron básicamente dos depredadores, hormigas del género *Ectatomma* y chinches asesinas del género *Apiomerus*.

Schatz y colaboradores (1999) dicen que las hormigas del género *Ectatomma* tienden a tener colonias pequeñas, y prueban que *E. ruidum* posee una memoria espacio temporal muy desarrollada para forrajear.

Johnson (1983b), menciona que las chinches asesinas depredan sobre todo tipo de insecto, incluyendo ortópteros, otras chinches asesinas, hormigas y abejas.

Durante el presente estudio se quiso comparar la actividad de las abejas en dos sitios distintos, además de cuantificar la depredación sufrida sobre las mismas al aglomerarse alrededor de una carnada artificial.

Métodos

El presente trabajo se realizó durante el mes de enero del año 2000 en la fila La Gamba, Golfito. Se tomaron dos sitios en la fila, uno 100 m sendero adentro (sitio 1) y el otro a unos 800 m (sitio 2), para así poder observar la depredación en dos comunidades diferentes de Melipónidos. Se utilizó un cebo compuesto de 25% miel, 25 % de Sirope y 50% agua, con el cual se cubrió un parche de vegetación de unos 5 m². La primera aplicación ocurría a las siete y treinta de la mañana, y se repasaba cada hora, para que así la oferta a las abejas fuera siempre constante y no pudiera ser un factor limitante en cuanto a su presencia en el lugar.

La toma de datos se iniciaba a las ocho de la mañana. Se contaba el número de abejas posada en veinte hojas, clasificándolas según especie. Durante el primer día se colectaron diferentes especímenes para compararlos con una colección que había sido creada por el profesor Jorge Lobo durante el curso y poder así confirmar su identificación. Seguidamente se contaba el número de depredadores que ocurrían en el parche al que se le había aplicado el cebo. Esta toma de datos se realizaba cada media hora hasta las doce medio día en la cual la actividad general tendía a decaer. En cuanto a los datos de depredación, se registraba la hora exacta a la que ocurría, aunque para el análisis se estandarizó, redondeando a la media hora más cercana, tal y como se hizo con los datos del número de abejas por hora.

Se mantuvieron varios individuos de la chinche asesina (*Apiomerus* sp) en cautiverio, con las que se realizó un experimento en el que se les ofrecieron diferentes especies de abejas, para ver cuales se aceptaban. Además se hizo una prueba de abejas comida por día, para ver cual era el máximo que estos insectos lograban consumir.

Se analizaron las actividades por día de todas las especies y se compararon por un análisis de varianza de Kruskal-Wallis para ver si se presentaban diferencias entre los patrones de actividad. Además se realizó una correlación de Spearman para ver el grado de asociación entre la actividad de diferentes especies de abejas realizando el análisis en los

dos sitios por separado, debido a que en el sitio 1 solo se encontraron 5 especies y en el sitio 2 fueron 7, y todas con abundancias distintas. Con los datos de depredación se realizó una chi cuadrado para ver si los depredadores escogían a las especies o la depredación era al azar.

Resultados

Se encontraron varias especies en los dos sitios, entre ellas *Trigona fulviventris*, *Trigona silvestriana*, *Apis mellifera*, *Plebeia flavoscutellata*, *Tetragona lurida*, *Melipona fasciata* y *Oxytrigona mellicolor*. En el sitio 1 se identificaron cinco especies y en el sitio 2 se encontraron 7. Las actividades de las diferentes abejas se analizaron de forma diaria y tanto para el día 1 ($H=78.32$; $p=0.000$), día 2 ($H=33.06$; $p=0.001$) y día 3 ($H=67.69$; $p=0.000$) no se presentó ningún patrón similar entre el total de especies observadas (figuras 1-3).

Realizando el análisis por sitio, si se presentaron ciertas interacciones claras, por ejemplo *Plebeia flavoscutella* y *Tetragona lurida* parecen tener asociación negativa ($R=-0.7986$, $t(N-2)=-12.79$, $P=3.18E-22$), lo cual podría explicarse en la alta agresividad que tiende a presentar *Tetragona lurida* que podría estar desplazando a *Plebeia flavoscutella*. Otra interacción muy importante en el sitio 1, es la de *Trigona silvestriana* y *Plebeia flavoscutella* ($R=0.785$, $t(N-2)=12.22$, $p=4.66E-21$), especies que presentan un patrón muy parecido y son ellas las únicas que sufren depredación en este lugar (cuadro 1).

En el sitio 2 llegan 2 especies más, *Oxytrigona mellicolor* y *Melipona fasciata*, las cuales presentaron la interacción negativa más evidente ($R=-0.891$, $t(N-2)=-14.053$, $p=3.66E-19$). Esto concuerda con las observaciones en campo, en la que *Oxytrigona mellicolor* desplaza a *Melipona fasciata* durante los 2 primeros días en los que aparece (cuadro 1).

En el sitio 2 se presentan otra serie de interacciones como la de *Tetragona lurida* y *Plebeia flavoscutella*, que aunque no es significativa durante las pruebas generales ($r=-0.07$, $t(N-2)=-0.527$, $p=0.6$), si fue muy evidente que ocurrió un desplazamiento de *Plebeia flavoscutella* por *Tetragona lurida* en el día 3, al igual que en el sitio 1 (cuadro 2).

Si se observan los datos en los cuadros 1 y 2 podemos observar algunos patrones que caracterizan a las diferentes especies. Por ejemplo, *Trigona silvestriana* y *Trigona fulviventris* son las primeras que detectan en el primer día en ambos sitios. *Trigona fulviventris* desaparece pocas horas después, mientras que *Trigona silvestriana* continua aumentando en número y al acercarse al medio día comienza a decaer.

Apis mellifera es una especie poco común en el bosque que presenta patrones muy variados que nunca aumenta mucho en número y se mantiene en forma constante a través del día forrajeando. *Oxytrigona mellicolor* parece ser una especie que aparece, a partir de las 10:00 AM, y durante el tercer día no se encontró ningún individuo en el lugar (cuadro 2).

Solamente se pudo observar depredación en el sitio 1, en el cual las hormigas del género *Ectatomma* consumieron individuos de la especie *Plebeia flavoscutella* y *Trigona silvestriana*. Estas parecen haber sido seleccionadas entre las otras especies presentes en el sitio ($\chi^2=21.38$, $gl=4$, $p=0.00027$), seguramente por su tranquilidad y lentitud a la hora de forrajear. Se observaron varios intentos de captura por parte de *Ectatomma* hacia *Apis mellifera*, los cuales fallaron debido a las rápidas reacciones que esta abeja posee. Finalmente es evidente que tanto la actividad como el número de capturas decae hasta llegar a un mínimo de actividad en la posible área de forrajeo en el día 3 (cuadro 1).

Discusión

En la familia Meliponidae la mayoría de las especies presenta poca especialización en cuanto al tipo de alimento con el que forrajean, lo cual se hace muy evidente en este trabajo en el cual se llegaron a observar 7 especies diferentes alimentándose en el mismo lugar. Johnson (1983a), menciona que la estrategia evolutiva más acertada para este grupo es el de presentar patrones de forrajeo distintos, lo cual no excluye que se presente un traslape y se dé competencia intra e interespecifica. Por ejemplo, que *Plebeia flavoscutella* sea desplazada por *Tetragona lurida* no es extraño, ya que esta última especie se considera como agresiva (Roubick, 1992). Esta interacción se hace muy evidente durante el tercer día en el sitio 2, en el que aparece *Tetragona lurida* alrededor de las 10:00 AM en forma masiva y desaparece *Plebeia flavoscutella* (cuadro 2). En el campo nunca se logró observar un combate directo, entre estas y las demás especies, por lo que podría estar ocurriendo es un tipo de combate químico, en el que *Plebeia flavoscutella* evita lugares marcados con feromona de *Tetragona lurida*, lo cual Hubbel y Johnson (1977), lograron comprobar con *Trigona silvestriana* y *Trigona fulviventris*. Sería interesante montar un experimento parecido al de ellos, en el que se tome hojas marcadas con feromonas de *Tetragona lurida* y se le presente a *Melipona fasciata*, para ver si estas las evitan.

Que *Trigona silvestriana* y *Plebeia flavoscutella* presenten la única correlación positiva podría tener la misma explicación de porqué son las únicas especies depredadas. Las dos parecen ser especies lentas y tranquilas, al menos a la hora de forrajear y no se pudo observar si se presentaba competencia alguna. *Trigona silvestriana* es una especie de tamaño grande que parece convivir muy bien con *Plebeia flavoscutella*, la cual presenta un tamaño mucho menor.

El hecho de que las dos sitios sean tan diferentes, en muchos casos hasta en la actividad de las mismas especies (cuadros 1 y 2), demuestra lo complejo que son las interacciones entre una comunidad de abejas. Hubbel y Johnson

(1977) mencionan que ya dentro de la misma especie las interacciones son complejas, ellos describen el caso de *Trigona fulviventris*, la que suele sufrir una agresión fuerte al intentar establecer una nueva colonia, muy cerca de una ya establecida. Ellas marcan sus territorios con feromona, lo que da como resultado, que al menos este grupo de especies en el cual también se encuentra *Trigona silvestriana*, presente una distribución uniforme en sus nidos.

El hecho de que se presenten un incremento en la actividad de la media mañana en adelante (cuadros 1 y 2) parece estar influenciado por la intensidad de la luz. Johnson (1983c) dice que en Guanacaste las colmenas que se localizan a la orilla de los bosques se activan hasta un cuarto de hora antes que las que están en medio del bosque. Esto se notaba por igual en los dos sitios de estudio, en donde la cobertura boscosa no permitía un aumento sustancial de la intensidad en el sotobosque como hasta las 9:00 AM.

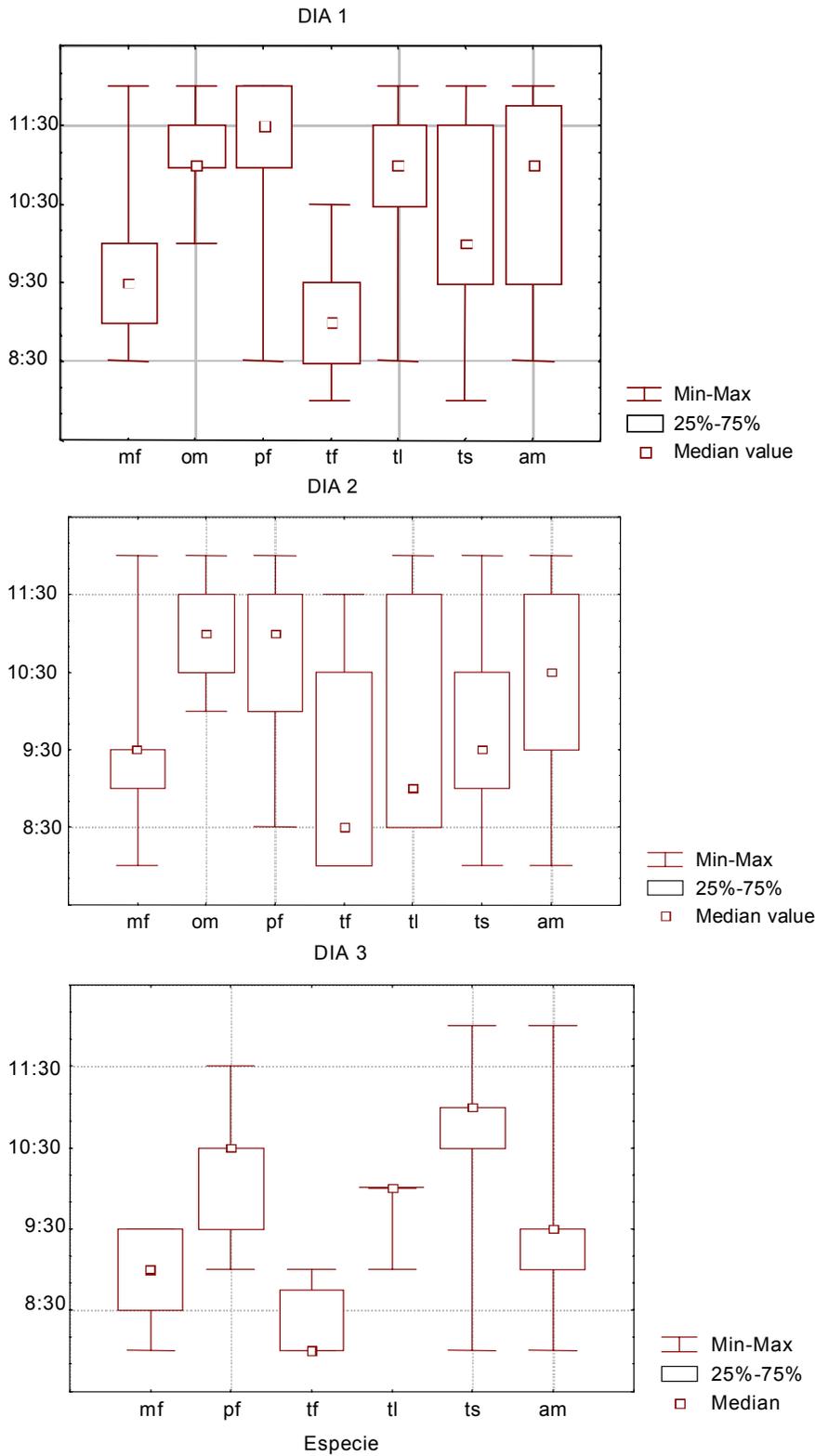
Ya se explicó la posible causa de porqué *Ectatomma* escoge a *Trigona silvestriana* y a *Plebeia flavoscutella*, hipótesis que se refuerza si se observa en el cuadro 1, en el que se nota que la otra abeja que fue muy común durante los días de forrajeo de las hormigas fue *Apis mellifera*. Parte de la razón de porqué esta abeja no es depredada radica en su tamaño y fuerza, se observaron varios intentos por parte de *Ectatomma* de capturar un individuo de *Apis mellifera*, los cuales no tuvieron ningún éxito, debido a la velocidad de reacción de la abeja.

Schatz y colaboradores (1999) mencionan que el género *Ectatomma* tiende a presentar un número muy bajo de individuos por nido, lo cual explicaría la baja actividad en el día 3 (cuadro 1), seguramente la gran cantidad de abejas modifica el comportamiento de la hormiga alejándola del recurso.

En cuanto al chinche, este presenta un comportamiento de depredación que a veces pareciera ser algo lento y torpe, pero cuando captura a una presa es fulminante (Johnson, 1983b). En las pruebas en cautiverio, en donde tuvieron más cuidado capturando a la presa fue con *Apis mellifera* y con la abeja del género *Euglossa*. Con *Oxytrigona mellicolor*, que podría haber sido una de las especies poco apetecidas, por el ácido fórmico, no hubo problema alguno, seguramente el reduviido depreda en una forma tan rápida que no permite a la abeja que secrete el ácido. Una característica curiosa de estos insectos, es que presentan dos banderines anaranjados en la parte final de la cola, de la cual no se conoce función alguna.

Bibliografía

- Johnson, L.K. 1983a. Foraging Strategies and Structure of Stingless Bee Communities in Costa Rica. En: Social Insects of the Tropics. 2 ed. P. Jaisson. Université Paris-Nord. 31-58.
- Johnson, L.K. 1983b. *Apiomerus pictipes*. En Historia Natural de Costa Rica. D. Janzen. The University Chicago Press. 684-687.
- Johnson, L.K. 1983. *Trigona fulviventris*. En Historia Natural de Costa Rica. D. Janzen. The University Chicago Press. 770-772.
- Rettenmeyer, C.W. ; Chadab-Crepet, R.; Naumann, M.G.; Morales, L. 1983. Comparative foraging by Neotropical Ants. En: Social Insects of the Tropics. 2 ed. P. Jaisson. Université Paris-Nord. 62-73.
- Roubick, D.W. 1992. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. 48 p.
- Hubbel, S.P.; Johnson, L.K. 1977. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. Ecology 58: 949-963.
- Hubbel, S.P.; Johnson, L.K. 1978. Comparative foraging behavior of six stingless bee species exploiting a standardized resource. Ecology 59: 1123-1136.
- Schatz, B.; Lachaud, J.P.; Beugnon, G. 1999. Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum*. The Journal of Experimental Biology. 202: 1897-1907.
- Margalef, R. 1980. Ecología. Editorial Omega S.A. Barcelona, España. 951p



Figuras 1-3. Mediana, mínimo y máximo de la hora de actividad de. *Trigona fulviventris* (tf), *Trigona silvestriana* (ts), *Apis mellifera* (am), *Plebeia flavoscutellata* (pf), *Tetragona lurida* (tl), *Melipona fasciata* (mf) y *Oxytrigona mellicolor* (om).

Cuadro 1. Actividad de abejas durante los 3 días de estudio en el sitio 2.

Día 1		ACTIVIDAD				DEPREDACIÓN		
Hora	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>	<i>Ectatomma sp.</i>	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>		
08:00	0	0	0	0	0	0		
08:30	6	3	0	2	0	0		
09:00	14	5	0	4	1	0		
09:30	17	2	0	4	4	0		
10:00	11	2	0	6	2	0		
10:30	9	2	0	4	1	0		
11:00	16	0	30	9	5	6		
11:30	43	0	53	5	4	4		
12:00	25	0	65	0	0	0		
Total	141	14	148	34	17	10		
Día 2		ACTIVIDAD					DEPREDACIÓN	
Hora	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>	<i>Tetragona lurida</i>	<i>Ectatomma sp.</i>	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>
08:00	7	1	0	0	0	5	2	0
08:30	13	1	2	4	4	5	1	1
09:00	17	0	1	18	0	2	1	2
09:30	10	0	1	5	1	2	0	6
10:00	10	0	3	27	0	4	0	3
10:30	8	2	0	24	0	7	0	2
11:00	7	0	3	43	0	5	0	3
11:30	5	1	7	41	0	2	1	2
12:00	12	0	6	12	0	1	0	1
Total	89	5	23	174	5	33	5	20
Día 3		ACTIVI-DAD						
Datos	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>	<i>Tetragona lurida</i>	<i>Ectatomma sp.</i>		
08:00	5	3	4	0	0	0		
08:30	5	1	3	0	0	0		
09:00	17	3	30	4	1	1		
09:30	17	0	26	4	1	0		
10:00	22	0	4	0	0	0		
10:30	83	0	2	0	0	0		
11:00	102	0	1	0	0	1		
11:30	110	0	1	2	0	1		
12:00	25	0	1	0	0	0		
Total	386	7	72	10	2	3		

Cuadro 2. Actividad de abejas durante 3 días de estudio en el sitio 2.

Día 1		ACTIVIDAD				DEPREDACIÓN		
Hora	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>	<i>Ectatomma sp.</i>	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>		
08:00	0	0	0	0	0	0		
08:30	6	3	0	2	0	0		
09:00	14	5	0	4	1	0		
09:30	17	2	0	4	4	0		
10:00	11	2	0	6	2	0		
10:30	9	2	0	4	1	0		
11:00	16	0	30	9	5	6		
11:30	43	0	53	5	4	4		
12:00	25	0	65	0	0	0		
Total	141	14	148	34	17	10		
Día 2		ACTIVIDAD					DEPREDACIÓN	
Hora	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>	<i>Tetragona lurida</i>	<i>Ectatomma sp.</i>	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>
08:00	7	1	0	0	0	5	2	0
08:30	13	1	2	4	4	5	1	1
09:00	17	0	1	18	0	2	1	2
09:30	10	0	1	5	1	2	0	6
10:00	10	0	3	27	0	4	0	3
10:30	8	2	0	24	0	7	0	2
11:00	7	0	3	43	0	5	0	3
11:30	5	1	7	41	0	2	1	2
12:00	12	0	6	12	0	1	0	1
Total	89	5	23	174	5	33	5	20
Día 3		ACTIVI-DAD						
Datos	<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Plebeia flavoscutella</i>	<i>Tetragona lurida</i>	<i>Ectatomma sp.</i>		
08:00	5	3	4	0	0	0		
08:30	5	1	3	0	0	0		
09:00	17	3	30	4	1	1		
09:30	17	0	26	4	1	0		
10:00	22	0	4	0	0	0		
10:30	83	0	2	0	0	0		
11:00	102	0	1	0	0	1		
11:30	110	0	1	2	0	1		
12:00	25	0	1	0	0	0		
Total	386	7	72	10	2	3		

Efecto de la fragmentación sobre las comunidades de abejas euglossinas transportadoras de polinarios y orquídeas que visitan

Andrea Quesada

Las orquídeas a pesar de ser plantas herbáceas y epífitas (Gentry.1996), poseen flores con una reproducción sumamente elaborada y diversificada (Arditti. 1966 ; Dressler. 1981; Real 1983; Endress. 1998). Las orquídeas son polinizadas por la mayoría de los grupos de polinizadores (no se han reportado la polinización por mamíferos) (Raven et al 1992; Endress. 1998); pero alrededor del 60% son polinizadas por abejas o avispas (Dressler. 1981). Uno de los grupos más estudiados de abejas son los miembros de la tribu Euglossini (Allen citado por Arditti.1966; Dressler.1968a y b; Dressler 1982; Janzen. 1971; Janzen et al. 1982).

Este grupo llama la atención porque los machos visitan las flores para extraer fragancias en al menos 30 géneros de orquídeas (Dressler. 1968b; Dressler 1982. Evoy y Jones 1971.Janzen. 1971. Williams y Dodson.1972; Barth. 1991). Se cree que las fragancias juegan un papel importante en la reproducción de este grupo, pero no se conoce específicamente como son utilizadas (Dressler. 1968b; Evoy y Jones 1971.Williams y Dodson.1972. Williams y Whitten.1983). Se han identificado y extraído ciertas de estas fragancias, y se ha llegado a la conclusión que cada especie de orquídeas posee una combinación propia de fragancias y una morfología característica que hace que se presenten relaciones específicas entre ciertas especies de abejas y ciertas orquídeas dentro de cada hábitat (Dressler. 1981)

Dentro de los estudios de estas comunidades que han tomado importancia en los últimos años son aquellos que tratan de observar el efecto de la fragmentación sobre estas abejas (Powell y Powell. 1987; Becker et al. 1991). La fragmentación y deforestación de los bosques varía significativamente la composición vegetal; como consecuencia la dinámica de los bosque y las comunidades dentro de este cambian completamente (Primack 1993; Whitmore.1997; Laurence et al 1998).

Los diferentes grupos se ven afectados de diferente manera pero en ciertos estudios se ha visto que las comunidades de insectos cambian como consecuencia de este fenómeno (Didham.1997). Este cambio también puede que afecte las comunidades de orquídeas, ya que se ha visto que la abundancia, distribución y reproducción de estas epífitas es afectada por el hábitat y microclima donde crecen (Murren y Ellison. 1996).

El efecto de la fragmentación en relaciones tan específicas puede ser bidireccional y que finalmente afecte ambos grupos. Este estudio pretende determinar si existen relaciones específicas entre ciertas especies de abejas con ciertos géneros de orquídeas. Observar si existe un efecto de la fragmentación sobre las comunidades de abejas con polinarios y las orquídeas floreadas; y en las relaciones entre estos dos grupos.

Métodos

Se escogieron cuatro sitios con un grado de fragmentación del bosque y aislamiento diferente (Fig.1). Dentro de cada sitio se realizaron dos submuestreos en sitios y días diferentes, durante enero y la mitad de febrero del 2000. Los dos primeros sitios de muestreo fueron dentro del Refugio de Vida Silvestre, en el sector del Naranjal. El primer día se colocaron los atrayentes de las 0800 hr a 12:53 arriba de la primera catarata. Para el otro submuestreo se trabajó en el sendero a la izquierda de la entrada de 0932 hr. a 1310 hr.

El segundo muestreo dentro del bosque continuo se realizó en el sendero de la Fila La Gamba (Fig 1). El primer submuestreo se llevó a cabo a unos 500 m de la entrada, los atrayentes se expusieron de 0853 hr. a 1230 hr. En la segunda visita se trabajo a unos 2 km del primer sitio de las 0818 hr a 1157 hr; es importante aclarar que este día estaba bastante nublado.

Los dos fragmentos muestreados tenían el mismo tamaño pero la composición boscosa era diferente porque uno había sido explotado con fines madereros. El primer parche de bosque fragmentado escogido fue una finca de 20 ha cerca del pueblo de Río Claro (Fig.1).Esta se encuentra rodeada de potreros, pero en la cual no se ha extraído madera. El primer submuestreo se realizó sobre la Quebrada de 0945 hr a 1240hr. El segundo, se realizó de 0910 hr a 1151 hr arriba en el cause de la misma quebrada.

El último sitio fue una finca de 20 ha cerca de la comuna de La Gamba (Fig 1) con bosque más fragmentado y alterado, debido que se ha extraído madera (hasta hace 2 años). Se trabajo sobre la trocha principal subiendo a la fila, y ambos sitios se encontraban separados por aprox. 1.5km. En el primer sitio las fragancias se colocaron de 1005 hr a 1230 hr y en el segundo de 910 hr a 1200 hr.

Los euglossinos fueron atraídos utilizando cuatro fragancias atrayentes: 1,8-cineol, eugenol, vanillina (disuelta en acetona) y Salicato de Metilo (en forma de unguento de COFAL). Estas fragancias ya han sido probadas en varios estudios donde se ha demostrado su eficacia Janzen et al 1982; Williams y Whitten 1983). Estos atrayentes fueron colocados sobre

bolas de gasa de unos 5 cm. de diámetro, las cuales se colgaban entre 1,5 y 2 metros sobre el suelo. En cada sitio de muestreo se colocaron dos bolas con cineol, dos con eugenol, una con vanillina y una con Saliciato de Metilo separadas unos 30 cm.

Las abejas que llegaban a las bolas con fragancias se atraparon y se revisaron para ver si tenían polinios. Aquellas que tenían polinios se llevaron al laboratorio para identificarlas. Cada individuo se identificó a especie utilizando las claves de Dressler y Bonilla-Gomez y Nates-Parra (1992). Se identificó el tipo de polinio hasta donde fue posible; además se anotó el lugar donde se encontraba adherido. Se tomó como posición 1: cabeza antes de los ocelos, 2: centro escutelo, 3: derecha del escutelo, 4: izquierda del escutelo, 5: principio del abdomen (primer ternito), 6: torax ventral, 7: cara ventral, 8: principio del torax (Protorax), 9: cabeza antes de las mandíbulas.

La relación entre la especie de abeja, el polinio que cargaba y la fragancia que visitó fue analizado mediante una prueba de G. Se utilizó la misma prueba para ver la relación entre el tipo de polinio y la posición donde se colocaba.

El número de Euglossinios atrapados con polinio y la proporción de estos del total atrapados por embolsada se comparó entre los sitios utilizando Kruskal-Wallis. Para la diversidad de especies de abejas y de polinios por sitios se obtuvo el índice de diversidad de Shannon (base 10), estos fueron comparados mediante una t-de Shannon (Zar 1996) donde se controló el alfa usando la corrección de Bonferroni. Para ambas variables se calculó el índice de similitud de Morisita entre los tres sitios. Además, se determinará si existe un efecto del sitio sobre la relación entre el tipo de polinario y la especie de abeja mediante un prueba de G.

Resultados

Se capturaron un total de 147 machos euglossinios con polinios. De estas abejas únicamente cuatro individuos poseían poseían dos tipos de polinarios de géneros diferentes. Se identificaron un total de 10 géneros de polinarios (Fig 2) pertenecientes a los géneros de orquídeas: *Coriantes*, *Gongora*, *Macroclinium*, *Morfo 1*, *Morfo 2*, *Mormodes*, *Notylia*, *Stanhopea cirrhata*, *Tricocentum* y *Vainilla* (Cuadro 1). De las abejas que llegaron a alguno de los cuatro sitios (cuadro 2) se identificaron un total de 8 especies de abejas: *Euglossa allostricta*, *E. championi*, *E. cybelia*, *E. dodsoni*, *E. flammea*, *E. imperialis*, *E. sapphirina* y *E. tridentata*. Tres individuos de las abejas no pudieron ser identificadas y se clasificaron como especies 1,2 y 3.

Cada especie de abejas cargaba diferentes polinarios (Cuadro 3) y en cada una se ve un cierto grado de relación con algún género o géneros específicos (como es el caso de *E.sapphirina* y los polinarios de *Macroclinium*). La mayoría de las abejas fueron atraídas al cineol (70%), mientras que únicamente un 16% llegaron al saliciato de metilo, un 4% al eugenol y un 10% a la vanillina ($G= 168.29$, $g.l= 21$, $p< .001$, Cuadro 3). A pesar de ello, existe una diferencia el tipo de fragancia que visitaban y el tipo de polinario que cargaban las abejas ($G= 157.26$, $g.l = 27$, $p< .001$, Cuadro 3).

La posición donde se coloca el polinario depende del género de orquídea ($G= 444.824$, $g.l = 72$, $p< .001$, Cuadro 4). Ciertas abejas presentaron muchos polinarios, pero se puede ver que existen ciertas tendencias a cierta especialización. Por ejemplo, la mayoría de los polinios de *Gongora* se encontraron debajo del escutelo en las dos especies de abejas grandes: *E. imperialis* e *E. flammea* y sólo en abejas que visitaron el cineol.

Las especies de abejas tienden a visitar diferentes fragancias y a cargar polinarios específicos en posiciones específicas. Por ejemplo, *E.sapphirina* solo presentó polinios de *macroclinium* ventralmente y la mayoría visitaron el cofal. Los polinarios de *Trichocentrum* se encontraron adheridos antes de los ocelos únicamente en individuos de *E.tridentata* los cuales llegaron al cineol o a la vanillina. En *Coryanthes* la mayoría de los polinios encontradas están adheridos al principio del abdomen de individuos de *E.flammea* o *E.flammea* atrapados en cineol. *S. cirrata* muestra una situación muy similar, todos los polinios se encuentran debajo del escutelo de tres especies de abejas colectoras de cineol (la mayoría se encontraban en *E.imperialis*). *E.championi* solamente cargaban dos tipos diferentes de polinarios (la mayor parte de ellos eran de *Mormodes* adheridos en el protorax) y fueron capturadas únicamente en cineol.

El número de abejas promedio por embolsada (con su desv.est.) en el Naranjal fue de 1.05 ± 0.22 , en La Gamba 1.22 ± 0.74 , en Río Claro de 1.18 ± 0.39 y en Frag. La Gamba 1.12 ± 0.58 . La proporción de abejas con polinarios del total embolsado no es diferente entre los sitios ($H=5.027$, $g.l=3$, $p=0.170$). En el bosque continuo se observa como para el Naranjal un 47% promedio de las abejas tenían polonio y en la Gamba un 40%. En el caso de los fragmentos en Río Claro un 57% de las abejas embolsadas tenían polinarios y en La Gamba un 51%.

La diversidad de especies en el Naranjal ($H=2.3587$, $H_{max}=3.000$) y la fila la Gamba ($H=2.4109$, $H_{max}= 2.8079$) no fue muy diferente entre sí (Cuadro 1 y 5). En estos dos sitios incluso se capturaron casi que las mismas especies de abejas (Cuadro 1 y 6) con excepción de *E.allostricta*. Es importante notar que *E.dodsoni* sólo se encontró cargando polinios en estos dos sitios. Estos dos sitios muestran una mayor diversidad que en los fragmento de Río Claro

($H= 1.7034$, $H_{max}=2.3219$) y del Fragmento La Gamba ($H=1.9193$, $H_{max}=2.3219$) (Cuadro 1 y 5). En cuanto a las especies encontradas, se observa como Río Claro difiere considerablemente de los dos sitios de bosque continuo; mientras que el Fragmento la Gamba no resultó tan diferente (Cuadro 1 y 5.). Los fragmentos a su vez presentan

diversidades diferentes entre sí (Cuadro 5), pero se encontraron relativamente las mismas especies de abejas (Cuadro 1 y 6).

Al igual que las especies, para la diversidad de polinarios encontrados por sitio se observa que no existe una diferencia entre los sitios del bosque continuo o entre los parches pero sí entre los dos primeros sitios y los segundos (Cuadro 2 y 7). Además de tener diversidades muy parecidas el Naranjal ($H=2.5157$, $H_{max}=3.1699$) y la Fila la Gamba ($H=2.4821$, $H_{max}=2.5850$); muestran casi los mismos géneros de polinarios (Cuadro 2 y 7). El fragmento Río Claro resultó tener la composición de especies diferente que la de los otros sitios (Cuadro 8) y únicamente se parece un poco al otro fragmento (Cuadro 2). Por el contrario, a pesar de la diferencia en diversidades el fragmento de La Gamba todas las especies capturadas en este sitio estuvieron presentes en el bosque continuo (Cuadro 2 y 8).

La especies de abejas y el tipo de polinario que cargaban eran diferentes entre los cuatro sitios ($G=499.21$, $g.l=339$, $p<.001$, Fig 3). El número de abejas de *E. imperialis* con polinarios de *Stanhopea* aparentemente tiende a disminuir conforme aumenta la fragmentación (Fig 3). Por el contrario, se capturan más *E. tridentata* con polinarios de *Trichocentrum* en los fragmentos que el bosque continuo. En el caso de *E.sapphirina* no se observa una diferencia marcada entre los sitios. Se puede observar como las relaciones entre una especie de abejas y un género de polinario tienden a mantenerse entre los sitios (por ejemplo *E.sapphirina*). En *Gongora*, se puede ver como en el bosque continuo la mayor proporción de estos polinios se encontraba en *E.imperialis* pero en los fragmentos tiende a encontrarse más en *E.flammea* (la cual a su vez en el bosque se muestra como un polinizador no tan específico) (Fig.3). A su vez, *E.imperialis* muestra una mayor incidencia de polinarios de *S.cirreata* dentro del bosque que en los fragmentos (Fig.4).

Discusión

Muchas de las especies encontradas con polinios habían sido reportadas para la Reserva de Golfito en estudios anteriores (Weng. 1997; Muñoz. 1998). Ciertas especies como *E.sapphirina* mostraron los polinios de *Macroclinium*, *E.championi* con *Mormodes*, *E.tridentata* con *Triconcentrum* y *E. imperiales* con *Gongora* posiciones similares que los encontrados en el presente estudio.

Estudios realizados en el Parque Nacional Corcovado muestran resultados similares

(Cuadro 1. Janzen et al 1982), donde especies como *E.championi*, *E. cybelia*, *E. allostricta*, *E. flammea*, *E. imperiales* son atraídas en su mayoría al cineol y *E.sapphirina* llega al saliciato de metilo. Las orquídeas producen gran cantidad de fragancias, muchas de estas son componentes básicas de las fragancias de muchos grupos de orquídeas (Williams y Witthen. 1983). El 1,8-cineol, es uno de estos compuesto, esto explica su efectividad como atrayente de una gran cantidad de individuos y especies (Williams y Dodson. 1972; Janzen et al 1982; Williams y Witthen. 1983). Por el contrario el saliciato de metilo no se encuentra en muchas orquídeas (Williams y Witthen. 1983) y resulta ser un atrayente muy específico de abejas como *E.sapphirina*.

En el caso del eugenol, parece que la efectividad del atrayente varía de un sitios a otro

(Williams y Dodson. 1972; Janzen et al 1982). Esta variación puede que sea causada por la diferencia en las especies de abejas presentes y las comunidades de orquídeas del sitio, pero en los estudios realizados en Corcovado (Janzen et al. 1982) se observa una mayor efectividad que la encontrada en el presente estudio (Cuadro 1), lo que sugiere que quizá el compuesto pudiera estar alterado. Por último, la vanillina no ha sido reportada para como un compuesto de las fragancias (Williams y Witthen. 1983) pero en este estudio resulta ser un importante atrayente de *E.tridentata* (especialmente aquellas con polinios de *Trichocentrum*) lo que sugiere que tal vez puede que se parte de las fragancia presentes en las flores de este género.

Las orquídeas pueden atraer un gran número de abejas, pero gracias a los mecanismos tan complejos de colocación del polinario, en algunos grupos la remoción únicamente se da cuando la relación de tamaño es la correcta (Dressler. 1968 ayb). Los diferentes géneros encontrados en este estudio muestran esta fidelidad a la posición donde se coloca el polinario (Cuadro 2). Estas posiciones incluso se apegan a las observaciones realizadas por Dressler (1968b) de los mecanismos exactos de colocación en géneros como *Coryanthes*, *Gongora*, *Stanhopea* y *Mormodes*.

El que el número de abejas trasportadoras de polinios es muy similar entre los sitios, y la proporción de estas del total que llegaban no difiere entre los sitios sugiere que tal vez la fragmentación no presenta un efecto directo sobre el número de abejas (Becker et al. 1991 Quesada. 2000). La capacidad de vuelo de estas abejas es muy grande (Janzen 1971; Williams y Dodson. 1972; Roubik. 1989), por lo que al colocar atrayentes generalistas se logra muchas de las abejas que se pueden encontrar en el sitio o bien de lugares aledaños.

El efecto de la fragmentación no se vea en cantidad de abejas sino en el tipo de abejas y polinario que transportan. En este caso se observa que la mayor diversidad ocurre en los sitios de bosque continuo. Al igual que los estudios realizados (Powell y Powell 1987; Becker et al. 1991.) la presencia y abundancia de ciertas especies tienden a cambiar dependiendo del grado de fragmentación. Se apoya el hecho que la fragmentación no induce únicamente a la pérdida de especies (Didham. 1997), esto debe tomarse en consideración cuando se realizan este tipo de estudios ya que pueden llevar a una mala interpretación de los datos que haga pensar que la fragmentación es beneficiosa para las comunidades del

bosque. Es importante aclarar que se observó un grado de similitud del Fragmento de la Gamba con los otros sitios que quizá se deba a la cercanía de este sitio a la Reserva y a Río Claro (Fig 1).

En el caso de las orquídeas, no se han realizado estudios que demuestren el efecto de la fragmentación sobre estas comunidades. En este estudio los datos sugieren que existe tanto un efecto de la fragmentación como un efecto de sitio. Aun así la mayor diversidad y similitud se encontró en los sitios dentro del bosque continuo. Las relación abeja-polinario se ve como son diferentes en cuatro sitios y entre el bosque continuo y los fragmentos. Se encontraron ciertas tendencias que quizá sean resultado tanto del efecto de la fragmentación sobre las abejas (como el caso de *Gongora*) y sobre las orquídeas (como es el caso de *Trichocentrum*).

El efecto de sitio y distribución se hace muy claro con estos resultados ya que el fragmento de Río Claro resulta ser más diferente a la situación del bosque continuo que el Fragmento de La Gamba. Se podría pensar que por la cercanía del Fragmento La Gamba a la Reserva (Fig 1) este quizá formó parte de este en algún momento, pero como ha sido madereado la abundancia de las orquídeas haya cambiado por cambios microclimáticos (Murren y Ellison. 1996). En el caso de Río Claro, puede que este fragmento estuviera unido a bosque con una composición de orquídeas diferente. Por ende, se recomienda estudiar las comunidades de orquídeas en cada sitio.

Bibliografía

- Arditti, J. 1966. Orchids. Sc. Am. 214 (1): 70-78.
- Barth, F. 1991. Insects and Flowers: The Biology of Partnership. Princeton University Press. EEUU. 408 p .
- Becker, P. ; J. Moure y F. Peralta. 1991. More about Euglossine Bees in Amazonian Forest Fragments. Biotropica 23 , Pp 586-91.
- Bonilla-Gómez, M.A. y G. Nates- Parra. 1992. Abejas Euglossinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae) I. Claves Ilustrada. Cladesia 17 (1): 149.172.
- Didham, R. 1997. The influence of Edge Effects and Forest Fragmentation on Leaf Litter Invertebrates in Central America. En: W.Laurence y R. Bierregaard (eds.). Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press. EEUU. Pp 55-70.
- Dressler, R. 1968a. Pollination Euglossine Bees. Evolution 22: 202-210.
- Dressler, R. 1968b. Observations on Orchids and Euglossine Bees in Panama and Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 15 (1) Pp 143-183.
- Dressler, R. 1981. The Orchids Natural History and Classification. Harvard University Press. 332p.
- Dressler, R. 1982. Biology of the Orchid Bees (Euglossini). Ann. Rev. Ecol. Syst. 13 Pp 373-94.
- Dressler, R. Field Guide to the Male Euglossine Bees of Panama and Costa Rica. (Mimeografiado)
- Endress, P. 1998. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press. Inglaterra. 511 p .
- Evoy, W y B. Jones. 1971. Motor Patterns of Male Euglossine Bees Evoked by Floral Fragrances. Anim. Behav. 19: 583- 588
- Janzen, D. 1971. Euglossine Bees as Long-Distance Pollinators of Tropical Plants. Science 171: 203-205.
- Janzen, D. ; P.J DeVries; M. Higgins y L.S. Kimsey. 1982. Sesonal and Site Variation in Costa Rican Euglossine Bees at Chemical Baits in Lowland Deciduos and Evergreen Forests. Ecology 63 (1): 66-74.
- Laurence, W. ; L. Ferreira; J. Rankin-De Merona y S. Laurence. 1998. Rain Forest Fragmentation and the Dynamics of Amazonian Tree Communities. Ecology 79 (6): 2032-2040.
- Murren, S y R. Ellison. 1996. Effects of habitat, plant size, and floral display on male and female Reproductive success in *Brassavola* . Biotrópica 28 (1): 30-41.
- Muñoz, C. 1998. Abejas Euglossinas (Hymenoptera: Euglossininae) como transportadoras de polinarios de orquídeas. Briceño, D., Lobo, J. y Stoner, K. (ed). Curso de Biología de Campo Enero-Febrero de 1998. Universidad de Costa Rica.
- Powell, H. y G. Powell. 1987. Population Dynamics of Male Euglossine Bees in Amazonian Forest Fragments. Biotropica 19 (2): 176-179.
- Primack, R. 1993. Essentials of Conservation Biology. Sinauer Associates Inc. EEUU. 564 p .
- Quesada, A. 2000. Efecto de la fragmentación del bosque sobre comunidades de abejas Euglossinidae y Meliponidae. En Bolaños, F y Lobo, J. (ed). Curso de Biología de Campo Enero-Febrero de 2000. Universidad de Costa Rica.
- Raven, P.; R.Evert y S. Eichhorn. 1992. Biology of Plants. Worth Publishers Inc.. EEUU. 791 p.
- Real, L. 1983. Pollination Biology. Academic Press Inc.. EEUU. 338 p .
- Roubik, D. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. Reino Unido. 514 p .
- Weng. 1997. Atracción química y transporte de polinarios de orquídeas por abejas euglosinas (Hymenoptera: Euglossininae). En Bolaños, F., Briceño, D. y Lobo, J. (ed). Curso de Biología de Campo Enero-Febrero de 1997. Universidad de Costa Rica.

- Whitmore, T.C. 1997. Tropical Forest Disturbance, Dissapearance, and Species Loss. En: W.Laurence y R. Bierregaard (eds.). Tropical Forest Remmanants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press. EEUU. Pp 3-12.
- Williams, N. y M. Whitten . 1983. Orchid Floral Fragrances and Male Euglossine Bees: Methods And Advances in the Last Sesquidecade. Biol. Bull 164: 84-95.
- Williams, N y C. Dodson. 1972. Selective Attraction of Male Euglossine Bees to Orchid Floral Fragrances and its importance in Long-Distance Pollen Flow. Evolution 26: 84-95.
- Zar, J. 1996. Bioestatalistical Analysis. Prentice Hall. EEUU. 662 p.

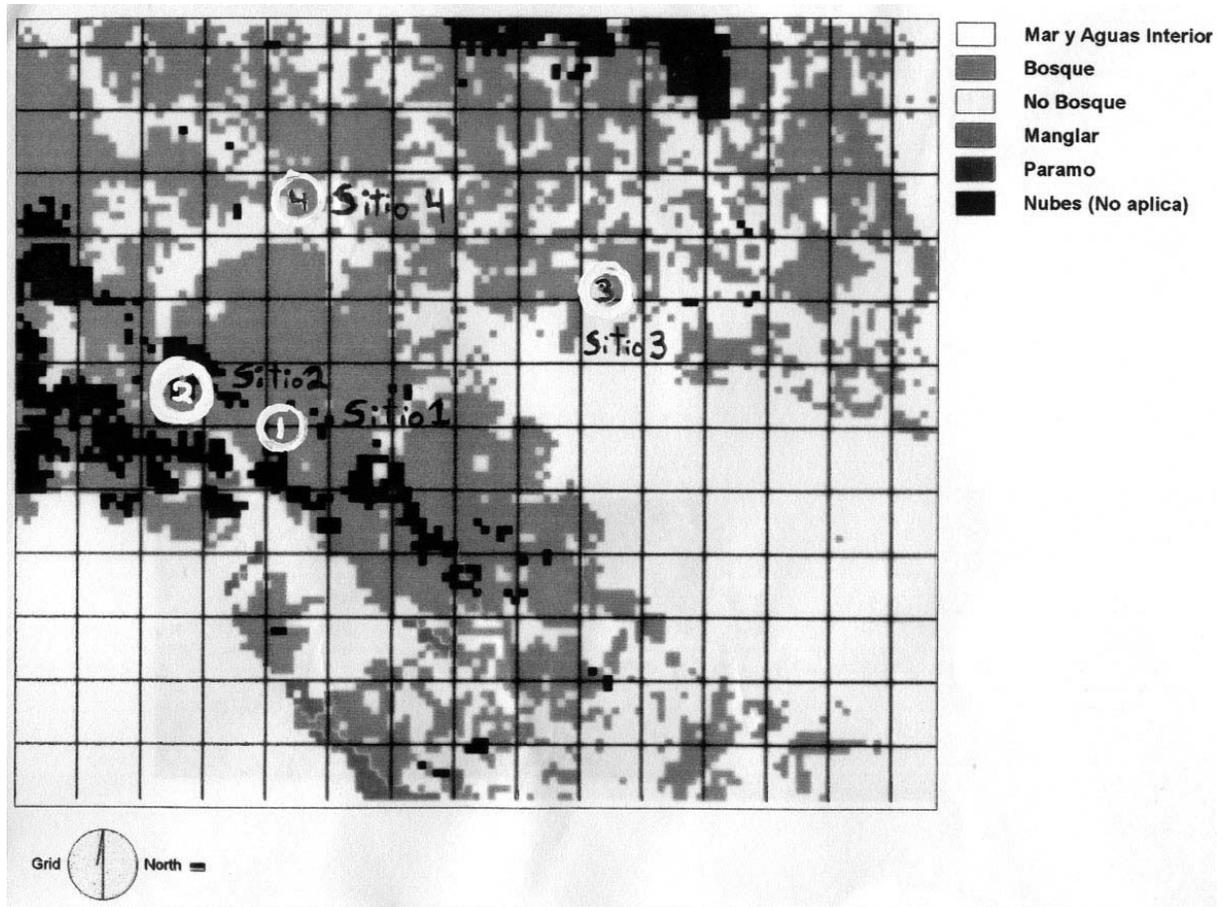


Fig. 1: Ubicación de los sitios de muestreo. Sitio 1: El Naranjal, Sitio 2: La Gamba, Sitio 3: Fragmento de Río Claro, y Sitio 4: Fragmento La Gamba. Golfito 2000.

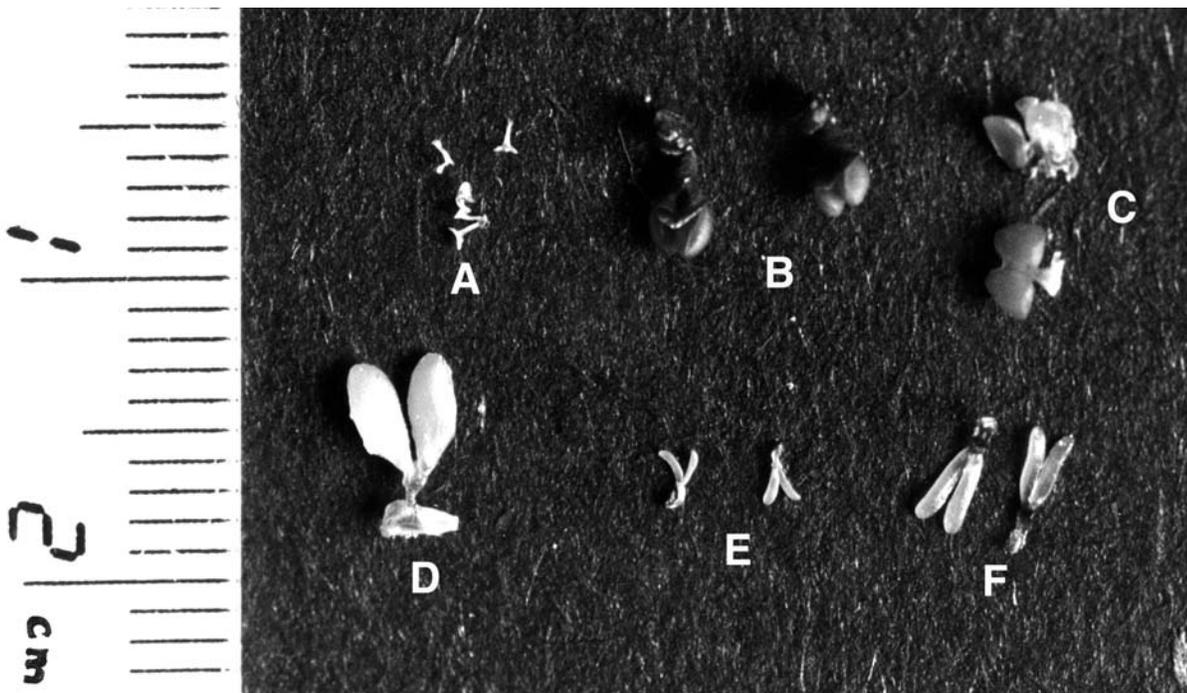


Fig. 2: Tipos de polinarios identificados. A: *Macriclinium*, B: *Mormodes*, C: *Coryanthes*, D: *Stanhopea cirrata*, E: *Trichocentrum*, y F: *Gongora*. Golfito 2000.

Cuadro 1. Numero de abejas por especie atrapadas en cuatro sitios con fragmentación diferente.. (Donde: E.allo: *E. allostricta*, E.cham: *E. championi*, E.cybe: *E. cybelia*, E.dods: *E. dossoni*, E.flam: *E. flammea*, E.impe: *E. imperialis*, E.sapp: *E. sapphirina* y E.trid: *E. tridentata*). Golfito 2000

Spp/sitio	Naranjal	Gamba	F.RíoClar	F. Gamba
E.allos	1	0	0	0
E.cham	1	5	0	2
E.cybe	1	1	1	0
E.dods	1	2	0	0
E.flam	7	2	17	1
E.impe	12	13	1	6
E.sapp	11	5	5	11
E.trid	3	8	15	12
Spp1	1	0	0	0
Spp2	1	0	0	0
Spp3	1	0	0	0

Cuadro 2. Numero de polinarios por género colectados en cuatro sitios con fragmentación diferente. Donde: Macro: *Macroclinium* y Tricho: *Trichocentrum*). Golfito 2000.

Poli/sitio	Naranjal	La Gamba	F.RíoClar o	F. Gamba
Coriantes	3	0	4	0
Gongora	5	7	16	4
Macro	14	8	5	11
morfo1	1	0	0	0
morfo2	1	0	0	0
Mormodes	2	7	1	3
Notylia	0	2	1	1
S.cirrhata	11	5	0	3
Tricho	2	8	14	11
Vainilla	1	0	0	0

Cuadro 3. Especie de abeja, tipo de polinario y fragancia donde fue capturada. (Donde: Corian: *Coryanthes*, Gongo: *Gongora*, Macro: *Macroclinium* Mormo: *Mormodes*, Notyl: *Notylia*, S.cirr: *S.cirrhata*, Tricho: *Trichocentrum* y Vaini: *Vainilla*)

Spp abeja	Polin/fraga	cineol	cofal	Eugenol	Vainillina	total
E.allo	morfo 2	1	0	0	0	1
E.cham	Mormo	7	0	0	0	7
	S.cirr	2	0	0	0	2
E.cybe	Macro	2	0	0	0	2
	Morfo1	1	0	0	0	1
E.dods	Macro	2	0	0	0	2
	Mormo	1	0	0	0	1
E.flam	Corian	6	0	0	0	6
	Gongo	18	0	0	0	18
	Macro	1	0	0	0	1
	Notyl	2	0	0	0	2
	S.cirr	2	0	0	0	2
E.impe	Corian	1	0	0	0	1
	Gongo	11	0	0	0	11
	Mormo	4	1	0	0	5
	S.cirr	14	1	0	0	15
E.sapp	Macro	9	21	2	0	32
E.trid	Gongo	1	0	0	0	1
	Notyl	1	0	0	1	2
	Tricho	20	0	2	13	35
	Vaini	0	0	1	0	1
spp1	Macro	0	1	0	0	1
spp2	Gongo	1	0	0	0	1
spp3	Gongo	0	0	1	0	1
Total		107	24	6	14	151

Cuadro 4. Número de polinarios por especie y la posición del cuerpo de abeja donde se encontraban. (Donde: 1: cabeza antes de los ocelos, 2: centro escutelo, 3: derecha del escutelo, 4: izquierda del escutelo, 5: principio del abdomen (primer ternito), 6: torax ventral, 7: cara ventral, 8: principio del torax (Protorax), 9: cabeza antes de las mandíbulas.) Golfito 2000.

Polinio	1	2	3	4	5	6	8	9	10	Total
<i>Coryanthes</i>	0	0	0	0	7	0	0	0	0	7
<i>Gongora</i>	0	5	13	14	0	0	0	0	0	32
<i>Macroc</i>	2	0	0	0	0	35	0	1	0	38
Morfo1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Morfo2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Mormodes</i>	0	0	0	0	0	0	13	0	0	13
<i>Notylia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4
<i>S.cirrata</i>	0	13	2	2	2	0	0	0	0	19
<i>Trichocent</i>	35	0	0	0	0	0	0	0	0	35
<i>Vainilla</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	38	19	15	16	9	35	14	1	4	151

Cuadro 5. T- Shannon, grados de libertad (g.l.) (bajo diagonal, donde * son significativas con $p < 0.008$) y probabilidad (sobre diagonal) para la diversidad de especies de abejas por sitio. Golfito 2000.

	Naranjal	La Gamba	Río Claro	F. La Gamba
Naranjal		$p > 0.008$	$p < 0.001$	$p < 0.001$
La Gamba	$t = 0.522$ gl = 73		$p < 0.008$	$p < 0.001$
Río Claro	$t = 7.60$ gl = 68*	$t = 2.63$ gl = 66*		$p < 0.001$
F. La Gamba	$t = 4.60$ gl = 69*	$t = 5.09$ gl = 68*	$t = -8.11$ gl = 63*	

Cuadro 6. Índices de similitud (sobre la diagonal), número de especies por sitio (diagonal) y número de especies de abejas compartidas (bajo la diagonal) para cuatro sitios con grado de fragmentación diferente. Golfito 2000

	Naranjal	La Gamba	Río Claro	F. Gamba
Naranjal	8	0.5408	0.7477	0.8313
La Gamba	5	5	0.6317	0.4732
Río Claro	5	4	5	0.7983
F. Gamba	7	5	5	7

Cuadro 7. T- Shannon, grados de libertad (g.l.) (bajo diagonal, donde * son significativas con $p < 0.008$) y probabilidad (sobre diagonal) para la diversidad de géneros de polinarios por sitios. Golfito 2000.

	Naranjal	La Gamba	Río Claro	F. La Gamba
Naranjal		$p > 0.008$	$p < 0.001$	$p < 0.002$
La Gamba	$t = 0.74$ gl = 73		$p < 0.001$	$p < 0.008$
Río Claro	$t = 5.78$ gl = 69*	$t = 5.34$ gl = 73*		$p > 0.008$
F. La Gamba	$t = 3.36$ gl = 70*	$t = 2.77$ gl = 74*	$t = 2.10$ gl = 65	

Cuadro 8. Índices de similitud (sobre la diagonal), número de géneros por sitio (diagonal) y número de géneros de polinarios compartidas (bajo la diagonal) para cuatro sitios con grado de fragmentación diferente. Golfito 2000

	Naranjal	La Gamba	Río Claro	F. Gamba
Naranjal	9	0.3874	0.7259	0.7317
La Gamba	5	6	0.7461	0.7487
Río Claro	5	5	6	0.8996
F. Gamba	5	5	6	6

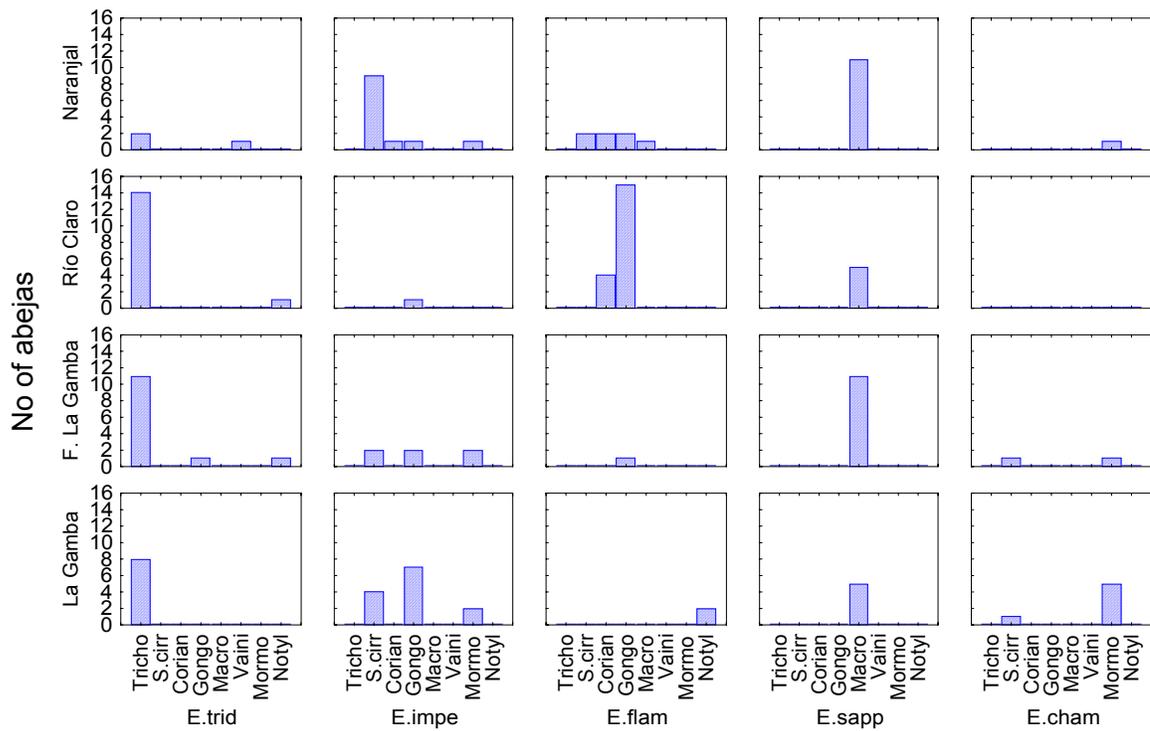


Fig. 3: Especie de abeja y polinarios que gargaban en cuatro sitios con fragmentación diferente. Golfito 2000

Tamaño poblacional, comportamiento sexual, y alometría de las extremidades de *Leptoscelis quadrisignata* (Hemiptera: Coreidae) en una plantación de *Calathea lutea*

Luis Rodríguez

Tres tipos de sistemas de agrupamiento, han sido reportados en hemípteros: poliginia por defensa de hembras (donde se forma un harem), poliginia por defensa de un recurso y poliginia por competencia difusa (Thornhill, 1983 y Takayoshi, 1993 y Miyataque, 1997). El tipo de agrupamiento, está estrictamente relacionado, con el patrón de distribución de las hembras o de los recursos. Si el macho puede monopolizar a las hembras producto de su distribución agrupada, generalmente se da poliginia por defensa de hembras. Si la manera para lograrlo es mediante el monopolio de cierto recurso agrupado, generalmente se da poliginia por la defensa de un recurso (Fujisaki, 1981, Courtney, 1986 y Takayoshi, 1989) y finalmente, si un macho no puede económicamente monopolizar hembras receptivas o recursos, porque están ampliamente distribuidos, se tiende a presentar el sistema de poliginia por competencia dispersa (Miyataque, 1997).

En coreidos, han sido reportados los tres tipos de agrupación (Thornhill y Alcock, 1983; McLain, 1984; Takayoshi, 1989). La defensa de este recurso, se da mediante el uso de estructuras, que utilizan como armas, tanto contra otros machos (Mitchell, 1980 y Courtney, S. 1986) como para la defensa contra depredadores (Takayoshi, 1989).

Se sabe que tanto las estructuras utilizadas como armas o en el despliegue sexual presentan altos valores alométricos con pendientes mayores que 1.0 en regresiones log-log, usadas con indicadores del tamaño del cuerpo (Eberhard, 1998), tal es el caso de la Familia Coreidae en los que la modificación de las patas traseras está ampliamente distribuida (Mitchell, 1980). La modificación más típica en los machos, consiste en un engrosamiento del fémur de las patas traseras, adornado con espinas, que usualmente utilizan como armas (Eberhard, 1998).

Los estudios relacionados con las estructuras de despliegue sexual, están ampliamente restringidos a vertebrados, principalmente aves (Eberhard, 1998). Es por ello interesante, obtener valores alométricos para las estructuras utilizadas como armas y en el despliegue sexual, en otros grupos animales (Mitchell, 1980). El presente estudio pretende estimar el tamaño poblacional de *L. quadrisignata*, así como describir su comportamiento sexual y comparar la alometría de las patas traseras entre sexos.

Métodos

Las observaciones fueron realizadas entre el 16 de Enero y el 3 de Febrero en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en un área de bosque secundario conocido como el naranjal. El bosque se clasifica según Holdridge como muy Húmedo Tropical, con una precipitación anual media entre 4000 y 6000 mm, con una estación lluviosa que abarca casi todo el año (Bolaños y Watson, 1993).

Se trabajó en un transecto (situado sobre el camino) de aproximadamente 200 m de largo. Los coreidos se observaron en *Calathea lutea*, una Marantácea con inflorescencia espigada y brácteas en forma de espiral, de las que nacen las flores; cuando estas son fecundadas, es dentro de estas brácteas donde se desarrollan los frutos.

Se le asignó una marca individual a los 13 parches de *C. lutea* a lo largo del transecto. Este se recorrió varias veces al día, en intervalos de tiempo irregulares, separados al menos de 1 hora. A cada individuo capturado, se le asignó un número diferente que fue impreso en un acetato, se recortó y se fijó en el pronoto del individuo con pintura de secado rápido y con un Vernier (incertidumbre ~ 0.005mm) se le realizaron las siguientes mediciones: largo del individuo, ancho del pronoto (como referencia del tamaño corporal), además del largo y ancho del fémur. Finalmente se liberaron en el mismo sitio de captura. Los individuos marcados reavistados, no se volvieron a capturar.

En cada recorrido por el transecto, se anotaron los siguientes datos: planta en la que se encontraba el coreido, la parte de la planta en la que estaba (inflorescencia, ramas, hojas, etc.), si sus partes bucales estaban insertadas en la planta, además del sexo de cada individuo.

Las inflorescencias se separaron en tres categorías: jóvenes (aún con flores), medias (con una coloración roja y frutos en desarrollo dentro de las bráctea) y senescentes. Se estimó la proporción de inflorescencias de cada categoría, en cada uno de los parches, los días 17 al 19 de enero y del 23 al 26 de Enero.

El tamaño de la población de *L. quadrisignata*, fue estimado para esos días mediante el método de Jolly Seber (Krebs, 1989). Se utilizó la prueba de Chi cuadrado, para determinar diferencias en las proporciones de machos y hembras marcados y recapturados.

Para determinar la preferencia alimenticia se realizó una correlación de Pearson, entre la cantidad de recurso disponible y el número de individuos por parche de *C. lutea*.

Con una t- student se compararon el ancho y el largo del fémur, el largo del cuerpo y ancho del pronoto de machos y hembras.

Se calcularon las pendientes de las mediciones corporales, por medio regresiones lineales (Eberhard, 1998). Para ello se utilizó el ancho del pronoto y el largo del cuerpo como indicador del tamaño corporal. Los promedios obtenidos en los resultados se indican \pm una desviación estándar.

Resultados

En total se marcaron 63 individuos: 57% machos y 43% hembras y no existe diferencias en la frecuencia con que individuos de distintos sexos son marcados ($X^2= 1.28$, $p= 0.25$, 1 gl). Se obtuvieron 25 recapturas, lo que corresponde a un 40% del total de individuos marcados; 60% de las recapturas fueron machos y 40 % hembras ($X^2= 1.10$, $p= 0.31$, 1 gl).

Todos los individuos que se observaron por dos días consecutivos, fueron encontrados en el parche adyacente (9 m aproximadamente) del que estaban el día anterior; con excepción de un individuo, que en el siguiente día fue encontrado a 70 m, (5 parches) del que fue encontrado el día anterior.

La mayoría de las recapturas se dieron 4 días después de marcados los individuos, ya que solo 5 de las 25 recapturas se dieron un día después de aplicada la marca ($X^2= 4.5$, $p= 0.03$, 1 gl). Ninguno de los individuos marcados permaneció en el mismo parche por más de un día. La cantidad de individuos estimada (Cuadro 1), muestra que se espera un total de 30 individuos para el día 3 y 166 para el día 6; el tamaño de la población de *L. cuadrisignata*. varía en ese rango según el día.

Todos los individuos de *L. cuadrisignata*, fueron encontrados en ramas, inflorescencias o en hojas de *Calathea lutea* o bien en hojas o ramas de vegetación cercana. Sin embargo, todos los individuos se encontraron alimentándose exclusivamente de la las inflorescencias medias de *C. lutea*. Conforme aumenta la proporción de este tipo de estas inflorescencias en un parche, el número de individuos avistados aumenta ($R 0.91$, $p<0.001$, $n =115$, Fig. 2) indistintamente del sexo ($X^2=38.14$, $p =0.20$, 1 gl).

Tanto los machos como las hembras insertan los aparatos bucales, por más de 40 min. en las brácteas de las inflorescencias de *C. lutea* (Fig. 3). Los coreidos introducen su aparato bucal 3mm aproximadamente, por lo que posiblemente no solo este atravesando y absorbiendo sustancias de la bráctea, sino también de los frutos, que se encuentran cubiertos por la brácteas de la inflorescencia. Los individuos, prefieren alimentarse de las brácteas inferiores(entre la 1 y la 5) de la inflorescencia ($X^2=78.48$, $p <0.001$, 1 gl) que tiene 11 brácteas en promedio.

La actividad sexual de *L. cuadrisignata* fue observada solamente en inflorescencias de *C. lutea*. Se observaron en total 14 cópulas, todas en inflorescencias medias, entre las brácteas 1-5 (Fig. 3). Se observaron parejas copulando a partir de las 0545 horas, hasta cerca de las 1300. El número de individuos avistados en los parches disminuye luego de esta hora ($X^2= 42.14$, $p= 0.021$, 1 gl), tanto machos como hembras ($X^2=25.21$, $p= 0.60$, 1 gl).

En cuatro de los casos fue posible observar la llegada de la hembra a una inflorescencia en la que se encontraba un macho. La hembra se acercó a este, con el abdomen presionado hacia el substrato y con las antenas bajas. Con el primer par de patas, roza ambas antenas por unos 40 ± 10 seg. Seguidamente saca el aparato bucal (en tres de los casos) y con el mismo par de patas lo toca. Con el segundo par de patas roza el tercer par, luego cuidadosamente se acerca al macho. Cuando esta se aproxima a unos 3cm del macho, éste se levanta sobre el segundo y tercer par de patas, extendiendo el primer par hacia el frente y permanece en esta posición por unos 40 seg.

El primer par de patas lo pone sobre la cabeza de la hembra, con el segundo par la "sujeta" por el dorso y con el tercer par de patas gira 180° hasta que los cuerpos quedan alineados, con las cabezas dirigidas a una misma dirección. El macho se inclina de lado hasta que logra presionar su genitalia con la de la hembra; una vez que lo logra, gira 180° y permanecen con las cabezas dirigidas en direcciones contrarias.

Durante la cópula, el macho roza ligera y rápidamente el abdomen de la hembra con las puntas de las tibias de sus patas traseras. Este comportamiento se repite cada 12 ± 6 segundos; por su parte la hembra frecuentemente levanta una de sus patas traseras. Ambos comportamientos fueron observados en todas las cópulas avistadas. Es común que durante la cópula uno de los individuos (macho o hembra) se alimente. El proceso desde la llegada de la hembra, hasta que la pareja se separa, tarda en todos los casos, más de dos horas. Luego de la separación la hembra se aleja de parche y el macho permanece en el lugar inicial.

El fémur de las patas traseras en los machos es más grueso que en las hembras ($t = 4.8$, $p<0.001$, 40 gl, Fig. 1 y Cuadro 2) además de que tiene mayor longitud ($t = 2.34$, $p =0.024$, 40 gl. Fig.1 y Cuadro 2). Existe una correlación positiva, entre el largo del cuerpo de los machos y el ancho del fémur ($R=0.52$, $p=0.004$, Fig. 4) no así en las hembras ($r= 0.22$, $p= 0.320$, Fig. 1 y 5).

El tamaño corporal no difiere cuando se comparan el ancho del pronoto ($t =0.55$, $p= 0.568$, 60 gl, Fig. 1) y el largo del cuerpo ($t = 0.397$, $p=0.693$, 60 gl, Fig. 1) entre machos y hembras.

Los caracteres de los machos (largo y ancho del fémur) son significativos y con valores alométricos >1 , comparado con el ancho del pronoto y el largo del cuerpo como medidas del tamaño corporal (Cuadro 3). Los valores alométricos para las hembras, no son significativos en ninguno de los casos (Cuadro 3).

Discusión

El hecho de que *L. cuadrisignata* este relacionado a *C. lutea*, con funciones alimenticias y reproductivas parece ser una característica que comparte con otros coreidos como: *Acanthocephala declivis* (Eberhard 1998) que inserta su aparato bucal en la corteza de *Cordia elaeagroides* (Boraginaceae) y *Thasus acutangulus* en los que se ha reportado una relación similar con *Pitecelobium dulce* (Aldrich, 1978) *Leptoglossus fulvicornis* en frutos de Magnolia (Wheeler, 1990), *Notibus meleagris* en plantas de bambú (Takahisa, 1995 y Parker, 1982 1984).

El que no se observaran peleas entre machos, posiblemente se deba a que la densidad de individuos por parche fue muy baja y según Eberhard (com. pers.) para que se de una pelea entre dos machos, en muchos casos depende de la presencia de una hembra. El comportamiento aparentemente agresivo que presenta el macho, cuando se acerca una hembra así como el hecho de que se capturan 5 machos, con alguna de las patas traseras faltante, según Eberhard (1998) puede estar relacionada con daños producidos en las batallas entre machos, como se han reportado para:

Margus obscurator, (Mc Iain, 1993) *A. declivis* (Eberhard, 1998) y *Leptoglossus fulvicornis* (Wheeler, 1990) y *Leptoglossus australis* (Miyataque, 1993) pero con menos frecuencia, probablemente por razones de densidad poblacional ya que los recursos se encuentran ampliamente distribuidos en el espacio y según (Miyataque, 1997) cuando los machos no pueden económicamente monopolizar hembras receptivas o recursos, porque tienen una distribución amplia, se tiende a presentar el sistema de poliginia por competencia difusa.

Un comportamiento similar al de “rozamiento durante la cópula” en *L. cuadrisignata*, parece haber sido notado también en *Letoscelis tricolor* en que el macho frota el abdomen de la hembra con las patas traseras, moviéndolo de lado a lado (Eberhard, 1998). Eberhard (1994) propone que este es un mecanismo de cortejo durante la cópula; ya que aún cuando ésta se halla iniciado, varios procesos que algunas veces o siempre están bajo el control de la hembra, tienen influencia en las posibilidades de que una cópula pueda resultar o no en la fertilización de sus huevos.

Según Mitchell (1980) en las hembras de *A. femorata* al igual que en *L. cuadrisignata*, cuando una hembra es perturbada por otros chinches se da un levantamiento de una de las patas traseras; comportamiento similar fue reportado en las hembras de *A. declivis*, Eberhard (1998) propone, que este mecanismo, es una señal de precaución, dirigida al individuo que se acerca.

Los valores alométricos del tamaño de cuerpo para *L. cuadrisignata*, (Cuadro 3) son similares a los encontrados en otros coreidos: *L. australis* y *A. declivis*, en los que el fémur de los machos (especialmente el ancho) fueron desproporionalmente grandes, respecto al tamaño del cuerpo en machos, pero no en hembras (Miyataque 1997; Eberhard 1998).

Agradecimientos

Agradezco al Dr. William Eberhard por sus sugerencias y recomendaciones en la etapa de trabajo del campo, así como sus atinados comentarios durante la preparación del manuscrito.

Bibliografía

- Aldrich, L. 1978. Apossematic aggregations of a Bug (Hemiptera: Coreidae): The defensive display and formation of aggregations. *Biotrópica* 10 (1): 58-61. 1978
Ann. Entomol. Soc. Am. 91 (6): 863-871 (1998).
- Bolaños, R y Watson, V. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica. Centro científico tropical
- Courtney, S. 1986. Patch choice under perceptual constraints: a cause for departure from an ideal free distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 409-415.
- Eberhard, W. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implication for cryptic female choice. *Evolution* 483 (3): 711-733
- Eberhard, W. 1998. Sexual behavior of *Acanthocephala declivis guatemalana* (Hemiptera: Coreidae) and the allometric scaling of their modified hind legs.
- Foster, R.B. 1982. Famine on Barro Colorado island Pp.201-211. In Leigh, Jr., A.s. Rand, and D .M. Windsor (Eds.) *The Ecology of tropical rain forest: Seasonal changes and long terms rhythms.* Washington, D.C. Smithsonian Institute Press.
- Fujisaki, K. 1980. Studies on a mating system of a winter cherry bug, *Acanthocoris sordidus* (Heteróptera: coreidae) and spatio-temporal distribution patterns of adults. *Res. Popul. Ecol.* 21:317-331.

- Fujisaki, K. 1981. Studies of the mating system of the winter cherry bug *Acanthocoris sordsidus* (Heteroptera: Coreidae) Harem defense polygyny. Agricultural Experiment Station 4-222, Sakiyama-cho, Naha 903, Japan.
- Krebs, C. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, Publishers, New York. pp: 336-339 y 464.
- McLain, D. 1984. Host plant density and territorial behavior of the seed bug *Neacorphus bicrucis* (Hemiptera). Ann Entomol. Soc. Amer. 73: 404-408.
- Mitchel, P.1980. Combat and territorial defense of *Acanthocephala femorata* (Hemiptera: Coreidae).Ann. Entomol. Soc. Am. 73 (3): 404-408
- Miyataque, T.1997. Functional morphology of the hind legs as Weapons for male contests in *Leptoglossus australis* (Hemiptera: Coreidae). J. Ethol. 13 (2): 185-189.
- Miyataque, T. 1993. Male-male aggressive behavior is changed by body size difference in leaf-footed plant bug, *Leptoglossus australis*, (Heteroptera Coreidae)
- Parker, G. 1982. Phenotype – limited evolutionary stable strategies .. En King's college Sociobiology group (ed.) Current problems in sociobiology. Cambridge university press. 173-201.
- Parker, G. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating system. En R. Smith (ed.) Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. Academic press Orlando. 1-60.
- Takahisa, M. 1995. Territorial Mating Agregations in the bamboo bug, *Nnotobitus meleagris*, Fabricius (Heteroptera: Coreidae)
- Takayoshi, N. 1993. Spatial relationships between mates acquisition probability and agregation size in gregarious coreid bug, (*Colpula lativentris*) : a case of the ideal free distribution under perceptual constraints. Res. Popul. Ecol.35, 45-56.
- Takayoshi, N. 1989. Scramble competition Polygyny in the Coreid bug (*Colpula lativentris*). Res. Popul. Ecol. 31: 211-224.
- Thornhill, R. Alcock, J. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge. 360 p.
- Wheeler, A.1990. *Leptoglossus Fulvicornis* (Heteroptera: Coreidae), a specialist on magnolia fruits. Entomological Society of America. 83 (4) 753-765

Cuadro 1. Cantidad de individuos estimado (E.I), Límites de confianza al 95% de confianza (L.L) por día para *Leptoscelis quadrisignata* en el área de estudio.

Día	1	2	3	4	5	6	7	8
E.I. (n)	0	9	30.72	89.25	65.60	166.5	110	53
L.L (n)	0	2.3-38	7.5-80	31.4- 145	30-138	32- 225	40- 198.2	20-101

Cuadro 2. Valores promedio \pm un error estándar de las mediciones efectuadas para machos y hembras de *Leptoscelis quadrisignata*

Estructura del cuerpo	Macho	Hembra
Ancho del Pronoto	4.80 \pm 0.08	4.926 \pm 0.07
Largo del cuerpo	15.71 \pm 0.16	15.704 \pm 0.14
Largo del Fémur	8.26 \pm 0.22	7.500 \pm 0.2
Ancho del Fémur	1.39 \pm 0.10	0.611 \pm 0.14

Cuadro 3. Valores alométricos (pendientes de las regresiones lineares) \pm un error estándar, usando dos alternativas del tamaño del corporal: el ancho del pronoto y largo del cuerpo parra las

diferentes partes del cuerpo en machos y hembras (N= 27 machos y 36 hembras) en *Leptoscelis quadrisignata*.

Estructura Corporal	Con ancho del pronoto		Con largo del cuerpo	
	Macho	Hembra	Macho	Hembra
Ancho del fémur	1.02± 0.77***	-0.99 ± 1.70 *	2.3 ± 0.65 ***	-3.15 ± 2.19 *
Largo del fémur	0.90 ± 0.27 **	-0.039 ±0.35 *	1.06 ± 0.40 **	-0.7 ± 0.20 *

La significancia de las pendientes es : $p < 0.001$ *** ; $p < 0.03$ **; $p > 0.05$ *.

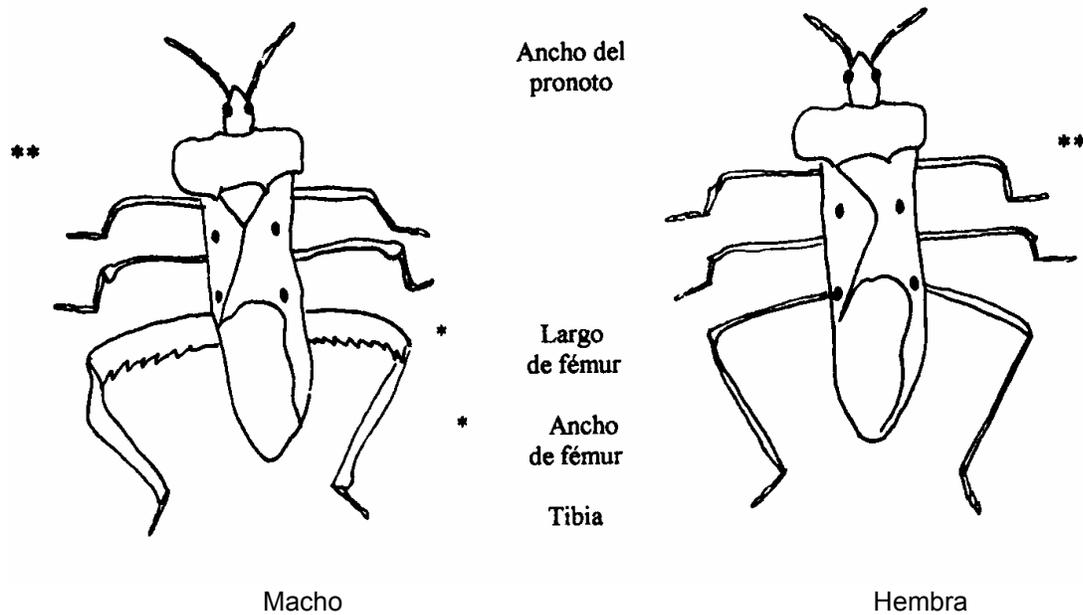


Fig. 1: Dimorfismo sexual, en las patas traseras de machos y hembras de *Leptoscelis quadrisignata*.
Nota: * Es estadísticamente mayor; ** Estadísticamente no presentan diferencias

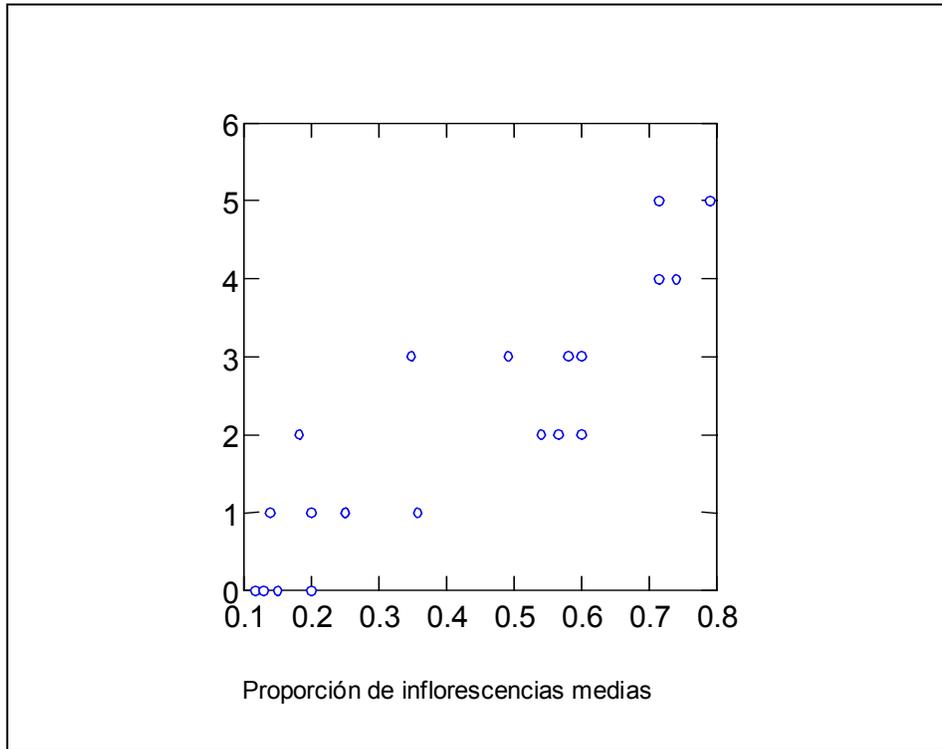


Fig. 2 Número de individuos avistados de *Leptoscelis quadrisignata* respecto a la proporción de inflorescencias medias, en los parches de *C. lutea*.

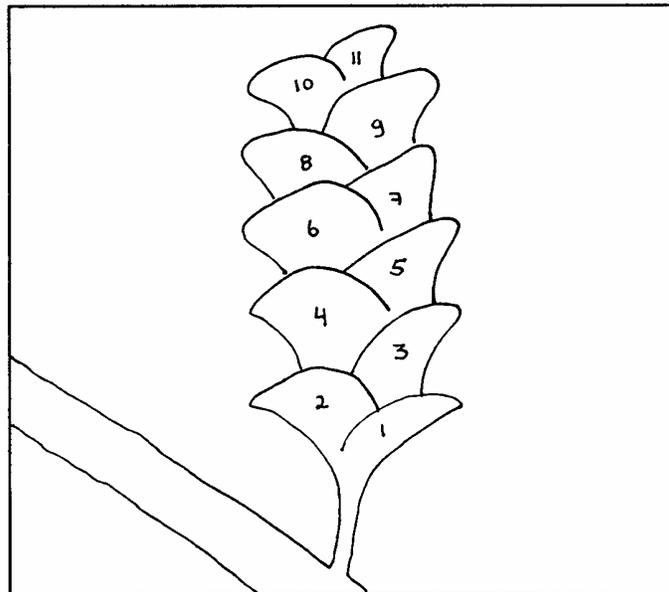
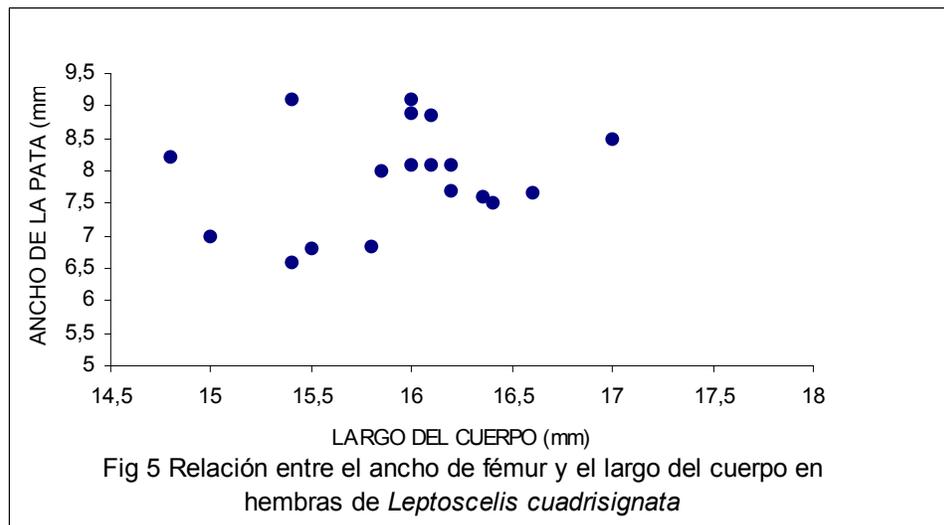
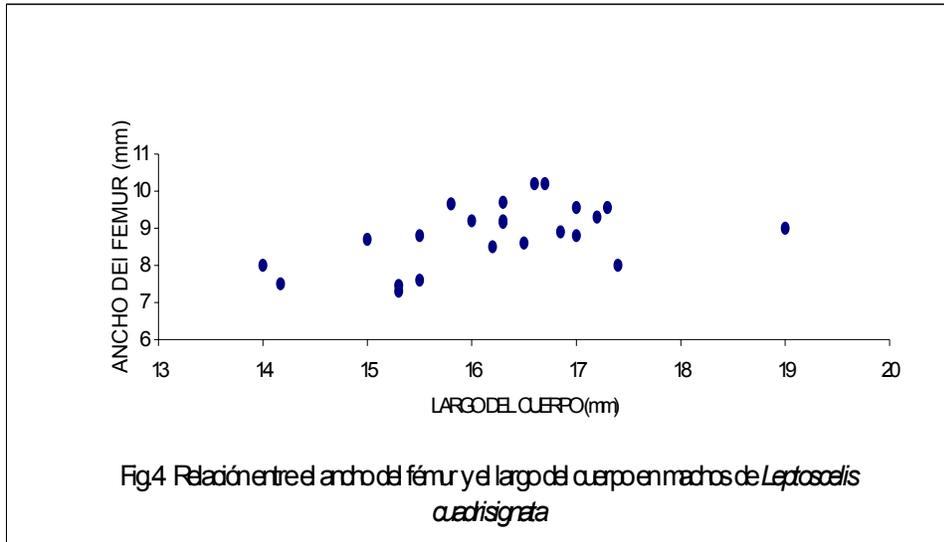


Fig. 3 Inflorescencia de *C. lutea* representada con el número de brácteas promedio.



Distribución y abundancia de caracoles en un manglar

Flora Rojas

Junto con la importancia ecológica de los manglares para muchas especies de flora y fauna está la importancia económica como medio de subsistencia para el ser humano así, los manglares de la costa Pacífica del país están bajo alguna categoría de protección y existe la legislación correspondiente (Pizarro y Angulo 1994). Sin embargo, sobre estos manglares existe poca información con respecto a las variaciones de los componentes faunísticos entre diferentes sitios o dentro de un mismo lugar (Jiménez 1994).

Los moluscos han sido muy exitosos en algunos hábitats del planeta, en especial los hábitats marinos donde nunca están ausentes y donde además, en cualquier comunidad marina son los organismos dominantes del segundo nivel de la cadena trófica. Estos animales frecuentemente se mencionan como parte de la fauna asociada a los manglares sin embargo, este término no es absoluto ya que las especies que se encuentran en los manglares pueden existir también fuera de estos (Morton 1983). Sin embargo, siendo o no un componente específico de los manglares, los gastrópodos forman parte de estos ecosistemas (Jiménez 1994).

Los patrones de distribución espacial están determinados por la capacidad de desplazamiento de los organismos; estos patrones están definidos por las posiciones relativas de los individuos con respecto unos a otros. Por lo tanto, en la naturaleza de una forma u otra todos los organismos están distribuidos en parches (Begon *et al* 1996).

La distribución y la abundancia guardan estrecha relación la una con la otra, por lo que factores que ejercen efectos en la distribución de una especie con frecuencia suelen afectar también su abundancia. Las densidades de los individuos pueden verse afectadas por las características reproductivas de cada especie y las tasas de depredación que sufren (Krebs 1985).

El objetivo de este trabajo radica en el estudio de la distribución horizontal y vertical de las especies de gastrópodos del manglar La Purruja así como de la abundancia y preferencias por tipo de sustratos y altura de la cubierta de vegetación.

Métodos

El experimento se realizó durante el mes de enero del 2000 por un período de 8 días en el manglar La Purruja localizado en Golfito, Península de Osa.

Se muestreó el Canal Mayor en la parte alta durante la marea baja por medio de transectos separados por 7 m de distancia entre sí, se realizaron seis transectos de diferentes longitudes (uno de 10 m, tres de 25 m y dos de 45 m), a lo largo se trazaron cuadrantes de 2x2 m dejando al comienzo una distancia de 3 m del borde del canal, se empezó por el lado izquierdo del transecto y se alternó posteriormente. Los cuadrantes se separaron por una distancia de aproximadamente 3,7 m entre sí; realizándose en total 33 cuadrantes.

Para cada cuadrante se anotó la presencia de troncos caídos, del helecho *Achrostichum sp* y de las especies de árboles de mangle (*Rhizophora racemosa*, *Laguncularia racemosa* y *Avicennia sp.*). Se estimó la altura de la cobertura vegetal en el cuadrante, se calificó como baja (< 2 m), media (2-3 m) y alta (>3 m). Para los individuos colectados se anotó: sustrato sobre el que se encontraba (suelo, tronco, árbol y helecho), altura estimada a la que se encontraba (muestreando hasta un máximo aproximado de dos metros), largo (medido con pie de rey desde el ápice de la concha hasta la base).

Los especímenes se clasificaron por morfoespecies para su posterior identificación con la guía de moluscos (Cruz y Jiménez 1994) y se depositaron especímenes testigos en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

Para el análisis de los datos se utiliza la prueba estadística de chi-cuadrado para determinar si los coeficientes de dispersión espacial son significativamente diferentes de uno. El número de individuos por especie se compara por medio de la prueba de chi-cuadrado para determinar si hubo diferencias en las abundancias. En la comparación del número de individuos por especie según el sustrato utilizado y según la altura de la vegetación se empleó la prueba estadística G. En el análisis de la distribución vertical de las especies se usa el análisis de variancia ANDEVA. La prueba U de Mann-Whitney se aplica para analizar si la presencia del helecho *Achrostichum sp* afecta la cantidad de individuos de *C. valida*.

Resultados

Se encontraron 7 especies de caracoles: *Cerithidea valida*, *Thais kiosquiformis*, *Theodoxus luteofasciatus*, *Littoraria zebra*, *Marinula acuta*, *Littoraria varia* y *Littoraria aberrans*. Debido al bajo número de individuos no se tomaron en cuenta las últimas tres especies para los análisis (Cuadro 1). *C. valida* fue la especie más abundante para la zona, mientras que *T. kiosquiformis*, *L. zebra* y *T. luteofasciatus* se encontraron en números más bajos y muy semejantes entre sí ($\chi^2=1197$, $gl=3$, $p<0.001$).

La distribución del número de individuos de *C. valida* según el largo de la concha (Fig. 1) muestra dos posibles modas, la primera entre 6 y 8 mm y la segunda entre 26 y 28 mm. En *T. kiosquiformis* la moda se observa entre 30 y 35 mm (Fig. 2). *L. zebra* parece presentar la moda entre 25 y 30 mm (Fig. 3). *T. luteofasciatus* presenta una distribución de tamaños más uniforme (Fig. 4).

El patrón de distribución espacial para *C. valida* y *T. kiosquiformis* resultó ser agregado mientras que para *L. zebra* y *T. luteofasciatus* es aleatoria (Cuadro 1).

C. valida está principalmente en el suelo y en contra parte las demás especies son más abundantes en los árboles (Fig. 5; $G=210,84$, $gl=9$, $p<0.001$). *T. kiosquiformis* además, utiliza los troncos muertos en el suelo y *T. luteofasciatus* los helechos.

Se encontró que las especies se distribuyen diferencialmente en el plano vertical. *C. valida* se encuentra en el suelo y las partes bajas de los árboles ($x=2\pm 5$ cm). *L. zebra* se distribuye en todos los niveles observados pero principalmente en las partes altas ($x=90\pm 44$ cm). *T. kiosquiformis* ($x=21\pm 13$ cm) y *T. luteofasciatus* ($x=26\pm 29$ cm) no se diferencian en su distribución y ambos se encuentran en las partes bajas. (Fig. 6; $F=436.5$, $gl=3$, $p<0.001$).

La cantidad de individuos por cuadrantes según la altura de la vegetación indica que las especies son más abundantes donde hay vegetación media y alta. Solamente *T. luteofasciatus* es abundante en las zonas con vegetación baja aunque es más predominante en zonas con vegetación alta (Fig. 7; $G=29,75$, $gl=9$, $p<0.001$).

Al analizar si la presencia del helecho *Achrostichum* sp afectaba negativamente la cantidad de *C. valida* se encontró una posible tendencia de éste efecto (en presencia helecho promedio= 7.7 ± 6.4 (sd), sin helecho = 17.4 ± 13.2 (sd); $U=130.5$, $gl=1$, $p=0.08$). Debido a que solo hubo 7 cuadrantes con la presencia del helecho tal vez con un muestreo más extenso se pueda corroborar esta hipótesis.

Discusión

La dominancia en número de *C. valida* concuerda con el estudio realizado por Büttner (1997) que señala al género como el más abundante de todos los gastrópodos estudiados. La abundancia de *T. luteofasciatus* por otro lado, varía grandemente a lo largo del año ya que dependen de los patrones de precipitación y escorrentía en el sitio que habitan (Jiménez 1994).

No se encontraron muchos ejemplares de las especies de *Littoraria* debido a que se encuentran preferentemente asociados a las ramas y follaje de los árboles (Suárez y Castaing 1984) y por limitaciones de muestreo no se realizaron observaciones a más de 2 m de altura. Por lo anterior cabe la posibilidad de que la abundancia de las especies para el lugar sean mayores a las reportadas.

La distribución agregada de *C. valida* y *T. kiosquiformis* podría explicarse por las ventajas de este patrón de distribución; como se indica en estudios con *Nerita* sp (Garrity *et al* 1984) con este patrón de distribución se disminuyen las tasas de mortalidad, especialmente en el caso de los caracoles más pequeños. Para la formación y mantenimiento de estas agregaciones influyen la selección del hábitat, estructura física del sustrato y las diferencias en los patrones de desplazamiento (Garrity *et al* 1984).

La utilización de sustratos diferentes podría permitir la existencia de nichos alimenticios semejantes pero separados espacialmente (Jillson 1981); con base en esto se podría explicar que *C. valida*, *T. luteofasciatus* y *Littoraria zebra* que se alimentan de algas epífitas y detritus (Suárez y Castaing 1984; Purchon 1977) se encuentren en diferentes sustratos: la primera está en el suelo, la segunda en los árboles y la tercera en los helechos. Por otro lado, *T. kiosquiformis* es un depredador común de ostras almejas, cirripedios y otros gastrópodos, por lo que la utilización de los troncos caídos además de los árboles puede ser debido a que los bivalvos habitan bajo el barro o adheridos a las raíces y otros sustratos (Cruz y Jiménez 1994).

Según la distribución vertical *C. valida* está en el suelo y las partes bajas de las raíces pues realiza migraciones periódicas de las raíces al sustrato (Cruz y Jiménez 1994) pero sin llegar a una altura mayor a los 50 cm. *L. zebra* que posee los mismos hábitos alimenticios de la especie anterior, puede disponer de los recursos a mayores alturas en los árboles. *T. luteofasciatus* y *T. kiosquiformis* se encuentran principalmente en las partes bajas y se diferencian en sus hábitos alimenticios pues el primero es herbívoro y el segundo carnívoro como se señaló anteriormente. Sin embargo Riedman *et al* (1981) en sus estudios con diferentes especies de *Tegula* sp señalan que la estratificación vertical es algo muy inestable en algunas especies por lo que posteriores investigaciones en el manglar La Purruja podrían ayudar a dislumbrar si éste es el caso para las especies estudiadas.

Bibliografía

Begon M., J. Harper y C. Townsend. 1996. Ecology: Individuals, Populations, Communities. 3^{ra} ed. Ed. Blackwell. Boston. EEUU. 1070 p.

- Büttner H. 1997. Zur Ökologie der Wurzelgemeinschaft der Roten Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) an der Pazifikküste Costa Ricas. Tesis para optar al grado de doctorado en Ciencias Naturales, Universidad de Bremen. Alemania. 116 p.
- Cruz R. y J. Jiménez. 1994. Moluscos Asociados a las Áreas de Manglar de la Costa Pacífica de América Central: Guía. EFUNA. Heredia, C.R. 182 p.
- Garrity S. y S. Levings. 1984. Aggregation in tropical neritid. *The Veliger* (27):1,1-6.
- Jillson D. 1981. A niche analysis of coexisting *Thais lapillus* and *Urosalpinx cinereus* populations. *The Veliger* (23):3, 277-281.
- Jiménez J. 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. EFUNA. Heredia, C.R. 336 p.
- Krebs C. 1985. Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia. 2^{da} ed. Editorial Harla. Mexico. 753 p.
- Morton B. 1983. Mangrove bivalves. En: *The Mollusca*. Vol VI. Wilbur K. (ed). Academic Press, Inc. Londres. 695 p.
- Pizarro F. y H. Angulo. 1994. Diagnóstico de los manglares en la costa Pacífica de Costa Rica. En: *El Ecosistema de Manglar en América Latina y la Cuenca del Caribe: su manejo y conservación*. Suman D. (ed). Rosentiel School of Marine and Atmospheric Science University of Miami. EEUU. 263 p.
- Purchon R. 1977. *The Biology of Mollusca*. 2nd ed. Pergamon Press. EEUU. 560 p.
- Riedman M. A. Hines y J. Pearse. 1981. Spatial segregation of four species of turban snails (Gastropoda: *Tegula*) in Central California. *The Veliger* (24):2, 97-102.
- Suárez E. y A. Castaing. 1984. Distribución arbórea de los gastrópodos *Cerithidea montagnei* (Mollusca: Potamidae) y *Littorina spp.* (Mollusca: Littorinidae) en el manglar de Mata Limón, Costa Rica. *UNICIENCIA* (1):1, 47-54.

Cuadro 1. Abundancias y análisis de las distribuciones espaciales según especie de caracoles. La Purruja, 2000.

Especie	C. valida	T. kiosquifor- mis	T. luteofas- ciatus	L. zebra	M. acuta	L. varia	L. aberrans
Total Individuos	507	27	25	23	4	3	2
Densidad (indiv/m ²)	3.84	0.20	0.19	0.17	0.03	0.02	0.01
Promedio ± s ²	15.36±1 53.29	0.82±3.75	0.75±1.06	0.70±0.24			
CD	9.98	4.59	1.40	0.35			
X ²	319.28	146.85	44.87	11.08			
Probabilidad	>0.001	>0.001	0.13	0.99			

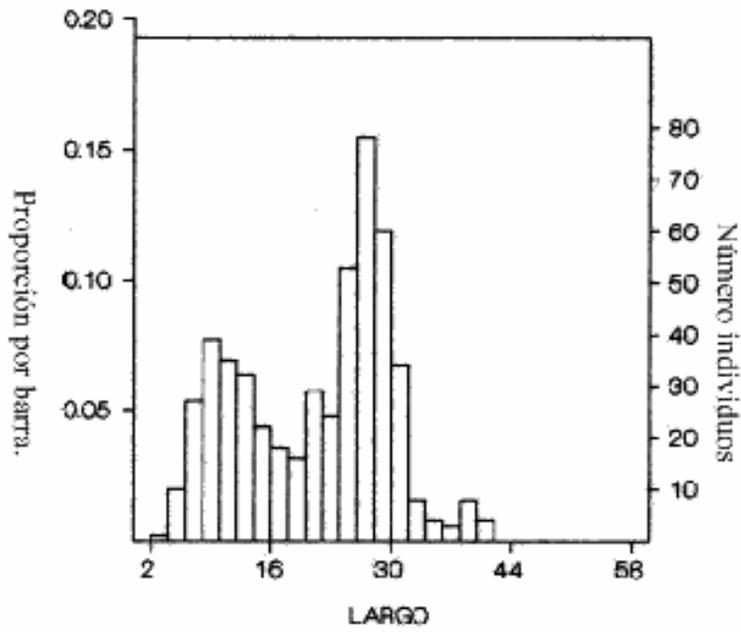


Fig. 1. Distribución del número de individuos según el largo de la concha de *C. valida*. La Purruja, 2000.

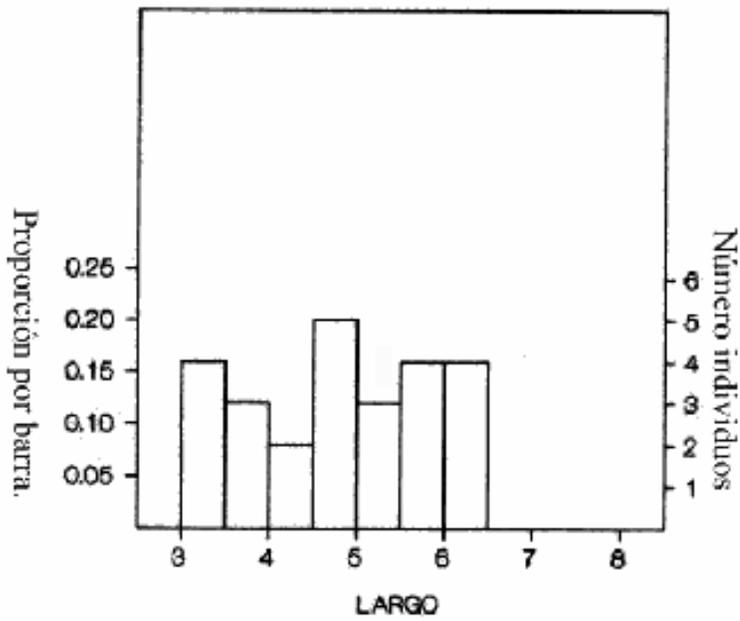


Fig. 2. Distribución del número de individuos según el largo de la concha (mm) de *T. kiosquiiformis*. La Purruja, 2000.

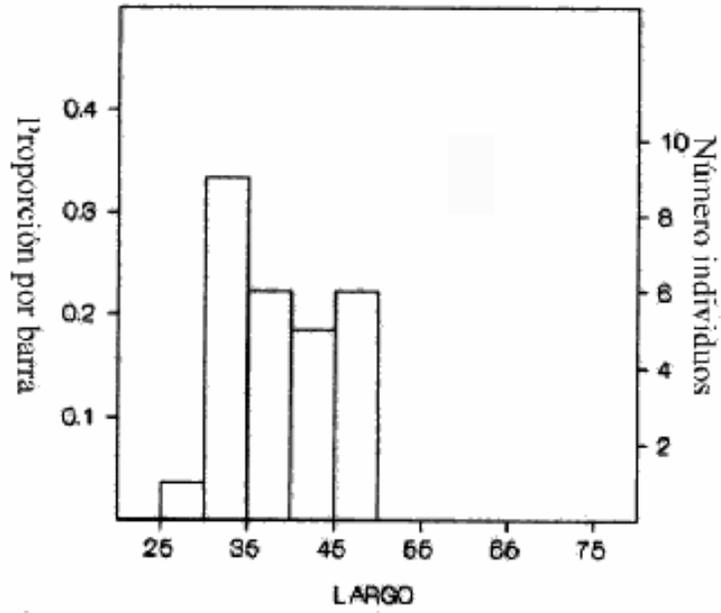


Fig. 3. Distribución del número de individuos según el largo de la concha (mm) de *L. zebra*. La Purruja, 2000.

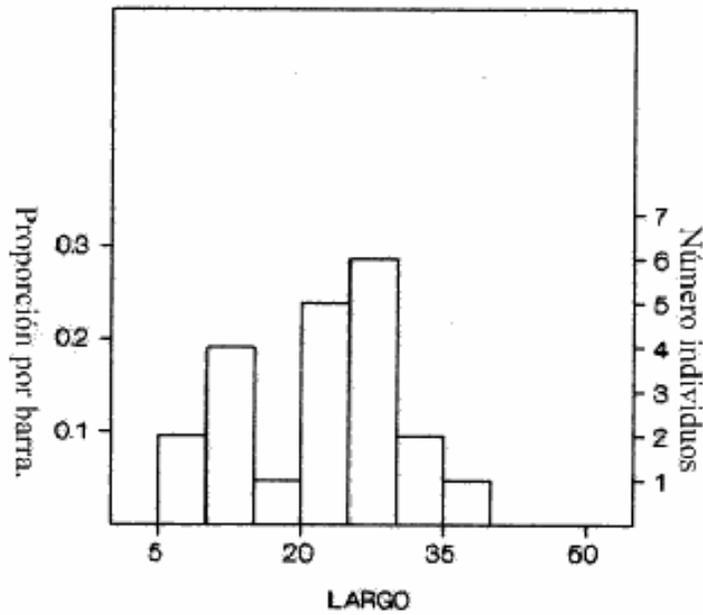


Fig. 4. Distribución del número de individuos según el largo de la concha (mm) de *T. luteofasciatus*. La Purruja, 2000.

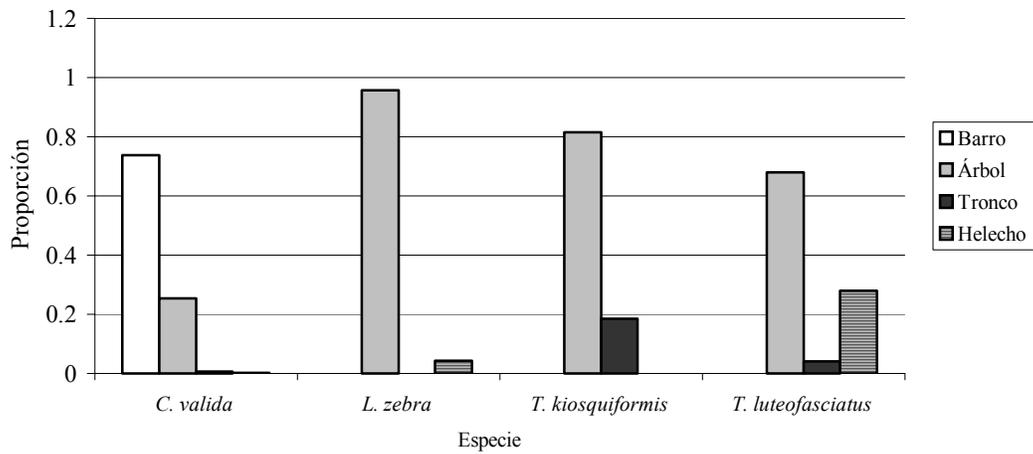


Fig. 5. Proporción de individuos por especie según tipo de sustrato. Golfito 2000.

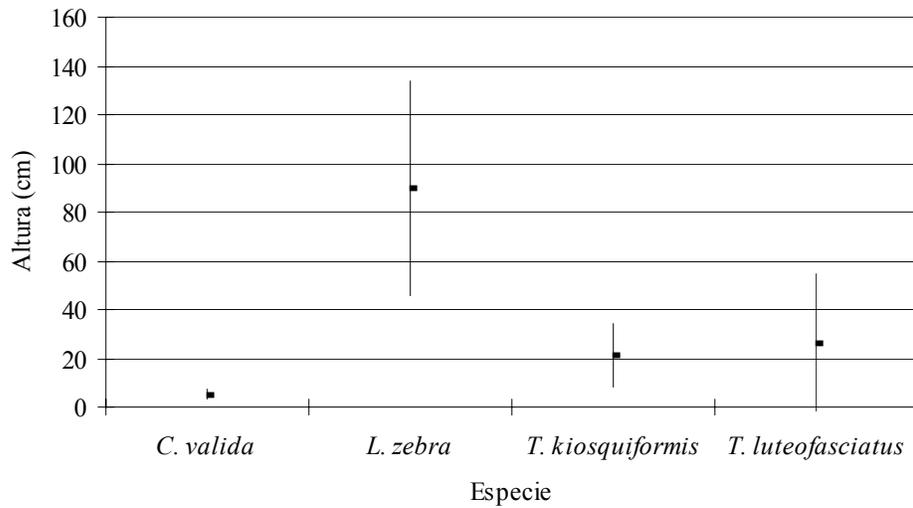


Fig. 6. Promedios y desviaciones estandar de la distribución vertical por especie. Golfito 2000.

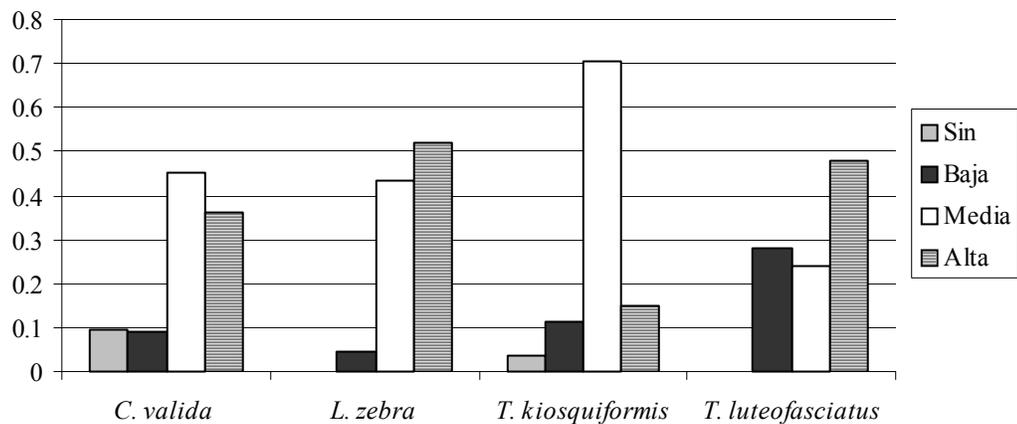


Fig. 7. Proporción de individuos por especie según el tipo de vegetación en el cuadrante. Golfito 2000.

Efecto de la fragmentación del bosque en la capacidad de vuelo de machos de abejas del género *Euglossa* (Hymenoptera: Euglossinae)

Julissa Rojas

Los cambios ocurridos dentro de los bosques tropicales durante las últimas décadas, se han debido principalmente a: 1) la reducción de miles de hectáreas de bosque diariamente, 2) la conversión de bosques naturales y de bosques en regeneración en grandes plantaciones de monocultivos y 3) la conversión de los bosques naturales en pequeños fragmentos aislados por plantaciones, potreros, zonas industriales, carreteras y zonas urbanas (Harris 1984).

En los bosques tropicales, las abejas euglossinas, cumplen un importante papel en la polinización de orquídeas y otras familias de plantas (Dressler 1968, Powell y Powell 1987). Estas abejas son conocidas como voladoras de largas distancias, y se sabe que atraviesan grandes áreas dentro del bosque para llegar hasta las orquídeas, plantas de las que toman fragancias que probablemente utilizan para la producción de feromonas, sustancias utilizadas para lograr atraer a las hembras (Evoy y Jones 1971). Dada, esta capacidad de volar grandes distancias dentro de los bosques en busca de las fragancias que les brindan las orquídeas, estas abejas, son capaces de polinizar plantas que se encuentran muy alejadas unas de otras (Janzen *et al* 1982).

Sin embargo, con los procesos de fragmentación de los bosques, una de las actividades naturales que más se ve afectada es la polinización, esto debido a que los fragmentos quedan aislados y a algunos polinizadores se les dificulta el atravesar grandes distancias, principalmente en zonas abiertas (Harris 1984).

Dado que las abejas euglossinas son consideradas muy buenas voladoras y por ende polinizadoras dentro de los bosques, pero se tiene un desconocimiento de cómo realizan esta actividad en zonas abiertas, el objetivo de este trabajo es tratar de determinar hasta que distancia en áreas abiertas, fuera de fragmentos de bosque, son atraídas por fragancias derivadas de orquídeas, además se observara si existe cierto patrón en el tamaño del cuerpo y del ala que determinen la capacidad de vuelo de estas abejas en zonas abiertas (compuestas principalmente por potreros).

Métodos

Este estudio se llevó a cabo durante el mes de Enero del 2000, en fragmentos de bosque localizados en los alrededores de Golfito. Se eligieron tres fragmentos, que estuvieran rodeados por potreros o zonas bastante abiertas. El primero de los fragmentos, se localizó en la zona conocida como La Lechería, el segundo fue un fragmento de alrededor de 60 hectáreas ubicado en Río Claro, y el último fue un fragmento de más o menos 40 hectáreas ubicado en la comunidad de La Purruja.

En cada sitio, se colocaron pelotas de gasa esterilizada, impregnadas con tres fragancias diferentes; Cineol, Salicilato de metilo (Cofal) y Vanilina, las cuales funcionan como atrayentes para las abejas euglossinas. Grupos de tres pelotas se colocaron cada 50 metros partiendo del borde del fragmento de bosque, hasta los 300 metros de distancia de este punto. Luego de los 300 metros, se colocaron atrayentes a 400 metros y a 500 metros de distancia del borde de bosque.

Se realizaron tres muestreos en el fragmento de La Purruja, dos en el fragmento de Río Claro y uno en el fragmento ubicado en La Lechería. Las muestras se tomaron desde las 8:30 hasta las 12:30 en intervalos de 30 minutos, las abejas se colectaron haciendo uso de bolsas plásticas, a las que se les introducía un algodón impregnado con acetona.

Los individuos colectados se identificaron y cuantificaron en el laboratorio. La identificación se hizo en el ámbito de especie (Apéndice 1). A cada individuo colectado se le tomo la medida de la longitud del ala con Pie de rey (+/- 0.005). Además se cuantificó, cuántas abejas y de qué especie, estaban cargando polinarios de orquídeas.

Para el análisis de los datos, se calculó una Prueba de G, para determinar si existía diferencia en el número de abejas de cada una de las especies capturadas, para cada una de las distancias analizadas. Tomando en cuenta los resultados de la prueba anterior y utilizando los mismos datos, se aplicó un análisis de regresión Log-linear para ver en la pendiente de la función la intensidad con la que disminuye el número de individuos de cada especie conforme aumenta la distancia desde el fragmento.

Por último, se aplicó un análisis de Regresión Lineal para ver como se comporta la longitud del ala para cada especie conforme se aumenta la distancia desde el fragmento

Es importante resaltar que para el análisis de los datos del efecto de la distancia desde el fragmento sobre el comportamiento de cada especie, se tomaron en cuenta únicamente las cuatro especies que fueron más abundantes.

Resultados

En total para los tres sitios, se capturaron 337 abejas distribuidas en ocho especies diferentes; de éstas, las especies que resultaron ser más abundantes fueron: *Euglossa imperialis*, *Euglossa tridentata*, *Euglossa championi* y *Euglossa dodsoni* (Cuadro I.). De este total se encontró únicamente 18 abejas de la especie *Eg. imperialis* llevando polinios.

Se demostró la existencia de una diferencia significativa importante en cuanto al número de individuos de cada una de las cuatro especies estudiadas, en cada una de las diferentes distancias en las que se colocaron los atrayentes (Fig. 1.; $G=162.6$; $gl=36$; $P<0.001$). Es posible observar que a distancias cortas como 0 y 50 metros, las especies predominantes fueron *Eg. dodsoni* y *Eg. tridentata*; mientras que a distancias superiores a los 250 metros la especie *Eg. imperialis* es la más abundante. Es importante notar que *Eg. imperilis*, es la especie que se encontró en un gran número en todas las distancias (Fig. 1).

Con relación a lo anterior se observa, que la especie disminuye su abundancia más rápidamente es *Eg. dodsoni* (Fig.2; $\ln y = -0.0014x + 3.157$; $X^2=123.62$; $gl=1$; $P<0.001$), ya que en el borde del fragmento se observan muchos individuos y luego de 100 metros desaparecen completamente; para *Eg. tridentata* (Fig.3; $\ln y = -0.006x + 3.227$; $X^2=51.58$; $gl=1$; $P<0.001$) se presenta un comportamiento similar, ya que también su número de individuos es muy alto a distancias cercanas al borde y conforme nos alejamos de éste, disminuye muy rápidamente. Para el caso de *Eg. championi* (Fig.4; $\ln y = -0.00086x + 0.689$; $X^2=0.26$; $gl=1$; $P=0.6$) tenemos que esta especie no presenta una pendiente muy marcada debido a que su abundancia en todas las distancias fue muy similar; por otro lado se presenta que esta especie se encontró en un número muy bajo de individuos por lo que no se observan diferencias en lo que respecta a la abundancia en cada una de las distancias. La especie *Eg. imperialis* (Fig.5; $\ln y = -0.0014x + 3.157$; $X^2=7.21$; $gl=1$; $P=0.007$) presenta una pendiente en la que se puede observar como el número de individuos nuevamente a distancias cortas del borde es muy abundante, luego esta especie se mantiene con una abundancia relativamente alta a lo largo de todas las distancias por lo que nunca llega a ser cero en ningún punto.

Por último, se obtuvo que la variación en la longitud del ala para cada una de las especies está explicada en 66 por el efecto de la distancia (Fig.6; $R^2=66.3$; $F=136.4$; $gl=4$; $P<0.001$), con esto se obtiene que al aumentar la distancia desde el borde del fragmento se presenta un aumento en la longitud del ala para cada una de las especies.

Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo, permiten obtener ciertas características importantes con respecto al comportamiento de vuelo de este importante grupo de himenópteros polinizadores, además de que permiten analizar el efecto que tiene la fragmentación de los bosques sobre las actividades naturales de éstas abejas.

Para la determinación de si existían diferencias en el número de abejas de cada especie en cada una de las distancias desde el fragmento estudiadas, se obtuvo que a distancias alrededor de los 0 metros (borde), una de las especies dominantes fue *Eg. dodsoni*, luego conforme uno se va alejando, esta especie va disminuyendo y luego de los 100 metros de distancia desaparece completamente. Para la especie *Eg. championi* se obtuvo una muy baja cantidad de individuos en cada distancia, no obstante, se puede observar que la mayor cantidad de individuos de esta especie se encuentran concentrados a los 250 y 300 metros de distancia (Fig. 1).

Las dos especies que fue posible encontrar en todas las distancias fueron *Eg. tridentata* y *Eg. imperialis*, la primera, se encuentra en gran número desde los 0 metros hasta los 100, luego de esta distancia, su número comienza a disminuir, hasta encontrar muy pocos individuos a distancias como 300, 400 y 500 metros. Por otro lado *Eg. imperialis*, es la especie que se encontró en mayor cantidad después de los 50 metros, y es la que domina a largas distancias, encontrándose en un buen número alrededor de los 300 metros de distancias (Fig.1.). Lo anterior puede estar explicado por el hecho de al aumentar la longitud del ala conforme se aumenta la distancia del borde (Fig. 6) se va a presentar el caso de que sean individuos de mayor longitud de ala los que puedan volar a mayores distancias fuera del fragmento.

Según Janzen 1971, las abejas euglossinas de mayor tamaño son capaces de volar desde 1 hasta 5 kilómetros en áreas abiertas. Pero si tomamos en cuenta que en las zonas abiertas las temperaturas son mucho más elevadas que dentro del bosque y que además se presenta una marcada disminución en la humedad relativa, se requiere que las abejas que sean capaces de volar en estas zonas sean resistentes a estos factores y que además vuelen lo suficientemente rápido, entre un fragmento y otro para que no sean afectadas a niveles que pueden causarles daño fisiológico (Casey y Morgan 1985, Powell y Powell 1987).

Sobre la base de lo expuesto anteriormente, es de esperar, que sean abejas con cuerpo grandes y alas grandes las que sean capaces de volar más exitosamente en zonas abiertas. Dado lo anterior abejas con alas cortas como *Eg. dodsoni* (Fig. 6), se ven limitadas a salir cortas distancias del bosque, mientras otras como *Eg. tridentata*, *Eg. imperialis* y *Eg. championi*, con longitudes de ala mayores sí pueden alejarse mayores distancias del bosque hacia zonas abiertas (Fig. 6).

Para la intensidad de las pendientes, todas las especies presentan el mismo fenómeno en el que conforme se aumenta la distancia, se presenta una disminución el número de individuos de cada especie (Fig. 2, 3, 4 y 5), esto se explica de nuevo por el la longitud de ala, siendo muy pocos los individuos de cada especie los que cuentan con alas la

suficientemente largas para llegar a distancias muy lejos del borde y muchas las que con alas aún cortas o medianas, si pueden salir cortas distancias del fragmento, debido a lo anterior en todas las figuras se observan pendientes negativas.

Por otro lado, tomando en cuenta únicamente los datos obtenidos en los muestreos realizados en el fragmento de Río Claro (Cuadro I.), y comparándolos con los datos recolectados durante el trabajo de grupo dentro del fragmento de bosque de ésta misma área, es posible observar que aquí también, especies como *Eg. imperialis* y *Eg. tridentata* fueron bastante abundantes; sin embargo especies como *Eg. flammea* y otras muy abundante dentro del bosque, no fue observada en la zona abierta, lo que me puede llevar a decir que la abundancia no es un factor que influya en los resultados, sino que las abejas que se atreven a salir del bosque hacia las zonas abiertas, son aquellas que son capaces de soportar el estrés ambiental que se presenta en estas áreas.

Con respecto a las abejas que estaban cargando polinios fuera del bosque, el reducido número de individuos encontrados, puede deberse a una disminución de las especies de plantas dentro del fragmento como consecuencia del aislamiento (Lewin 1984), a que las abejas que están cargando polinios, estén limitadas a quedarse dentro del bosque del fragmento y a polinizar plantas únicamente dentro de ésta área, por su tamaño, fisiología o capacidad de vuelo (Powell y Powell 1987) o a que se requiere de un muestreo más exhaustivo de las zonas abiertas alrededor de los fragmentos estudiadas para obtener una muestra más representativa de abejas con polinios y lograr tener datos suficientes para decir si la polinización entre fragmentos es esta viendo afectada o no.

Sin embargo, el que una fracción tan pequeña de abejas este cargando polinios fuera del bosque, y que además pertenezcan a una sola especie, puede tomarse como un indicio de que la actividad de la polinización entre fragmentos si esta siendo afectada.

En síntesis se tiene que la destrucción del bosque para convertirlo en zonas para pastoreo y agricultura, crea barreras que impiden o limitan en parte el movimiento de los machos de las abejas euglossinas, con lo que para algunas especies su comportamiento normal como polinizadores a largas distancias, se ve sumamente afectado.

Por otro lado es posible observar que al afectarse la actividad de vuelo de estas abejas se da un fuerte efecto en la estabilidad de la polinización de plantas dentro de los bosques tropicales; afectando en primera instancia a las orquídeas (Dressler 1969).

Las zonas abiertas y las condiciones ambientales imperantes en ellas, van a limitar a que sean abejas alas grandes, es decir con mayor capacidad de vuelo, las puedan volar en éstas áreas, y van a afectar en gran parte los procesos de polinización, ya que aquellas especies de plantas que sean polinizadas por abejas euglossinas pequeñas (alas pequeñas), van a depender para su polinización de aquellas especies pequeñas que habiten dentro del fragmento, ya que éstas debido a su comportamiento de vuelo no van a poder atravesar zonas abiertas entre fragmentos.

Bibliografía

- Casey, T. y K.Morgan. 1985. Flight energetics of euglossine bees in relation to morphology and wing stroke frequency. J. Exp. Biol. 166: 271-289.
- Dressler, R.L. 1968. Pollination by Euglossinae bees. Evolution. 22: 202-210.
- Evoy, W.H. y B. P. Jones. 1971. Motor patterns of male euglossine bees evoked by floral fragrances. Anim. Behav. 19: 583-588.
- Harris, L.D. 1984. The Fragmented Forest. University of Chicago Press. Chicago. EEUU. 211p.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203-205.
- Janzen, D.H., P.J. De Vries, M.L. Higgins y L.S. Kimsey. 1982. Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forest. Ecology 63: 66-74.
- Lewin, R. 1984. Parks: How big is big enough?. Science 225: 611-612.
- Powell, A.H. y G.V. Powell. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. Biotropica 19 (2): 176-179.

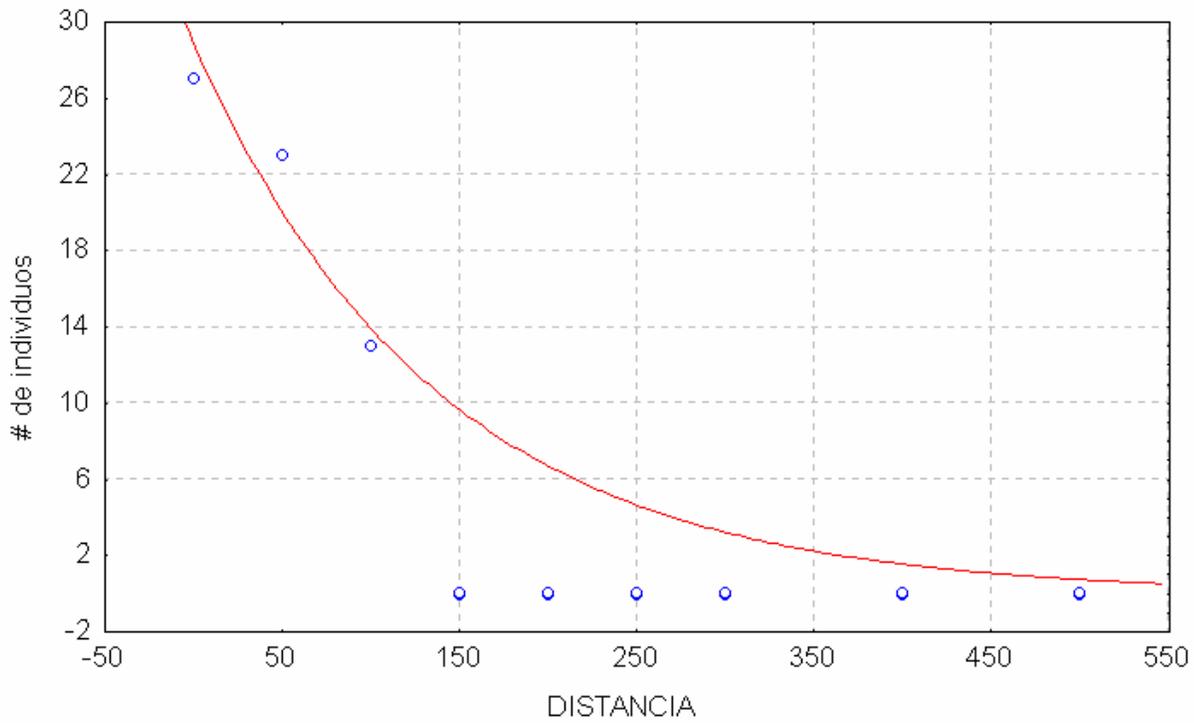
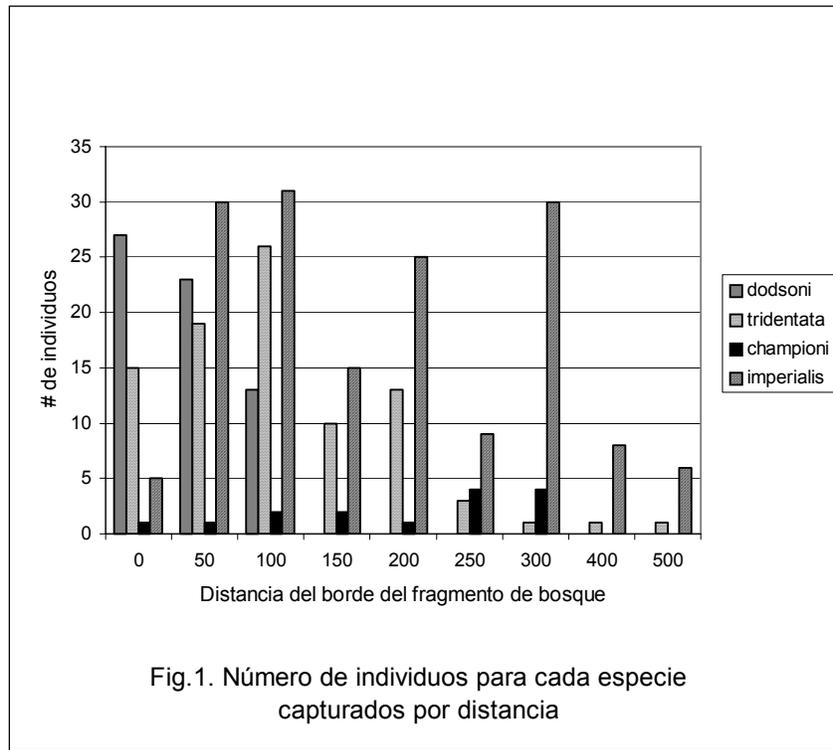


Fig. 2: Pendiente para la disminución del número de individuos para la especie *Eg. dodsoni* para cada distancia de muestreo.

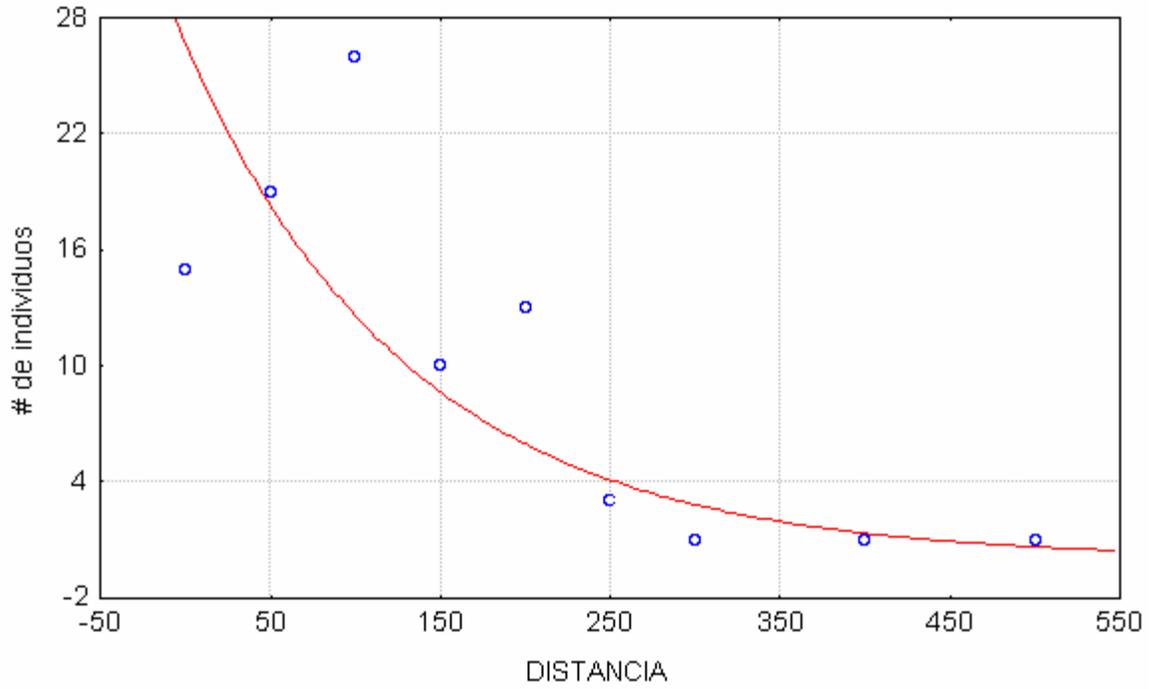


Fig. 3: Pendiente para la disminución del número de individuos para la especie *Eg. tridentata* para cada distancia de muestreo.

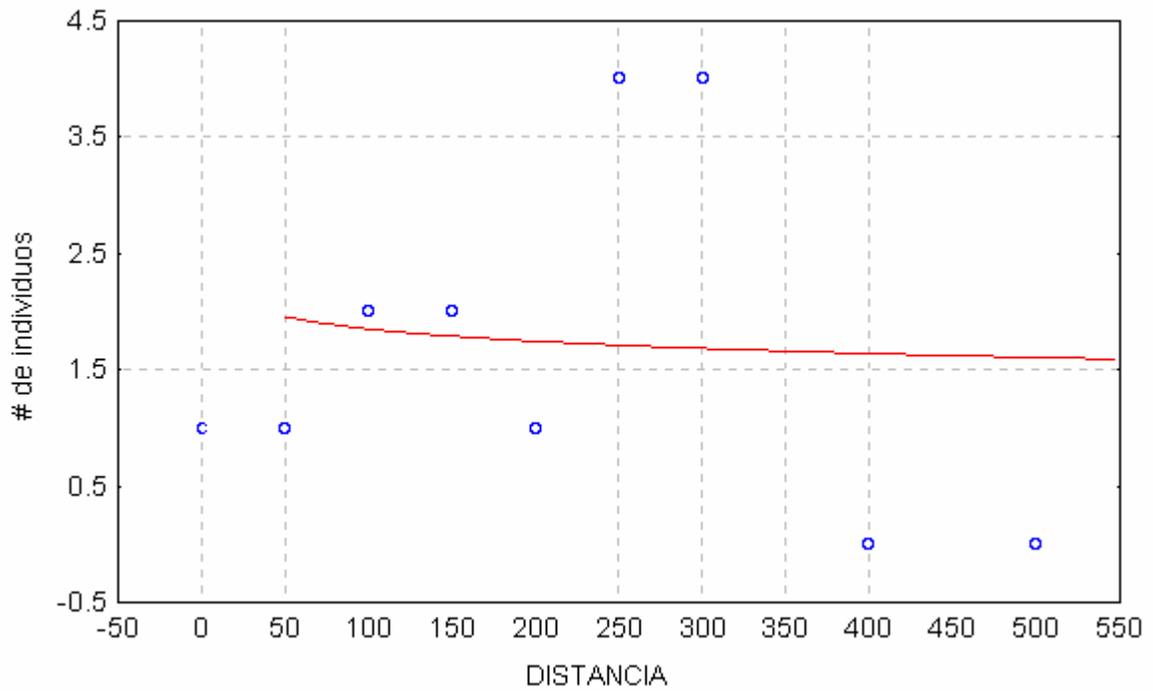


Fig. 4: Pendiente para la disminución del número de individuos para la especie *Eg. championi* para cada distancia de muestreo.

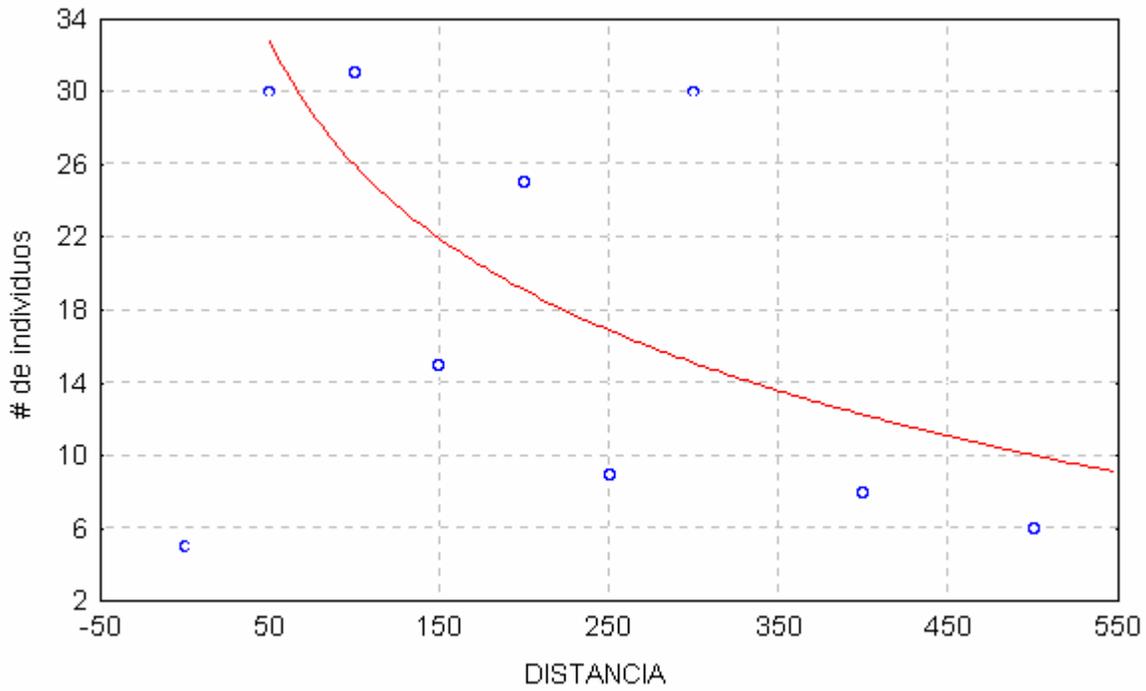


Fig. 5: Pendiente para la disminución del número de individuos para la especie *Eg. imperialis* para cada distancia de muestreo.

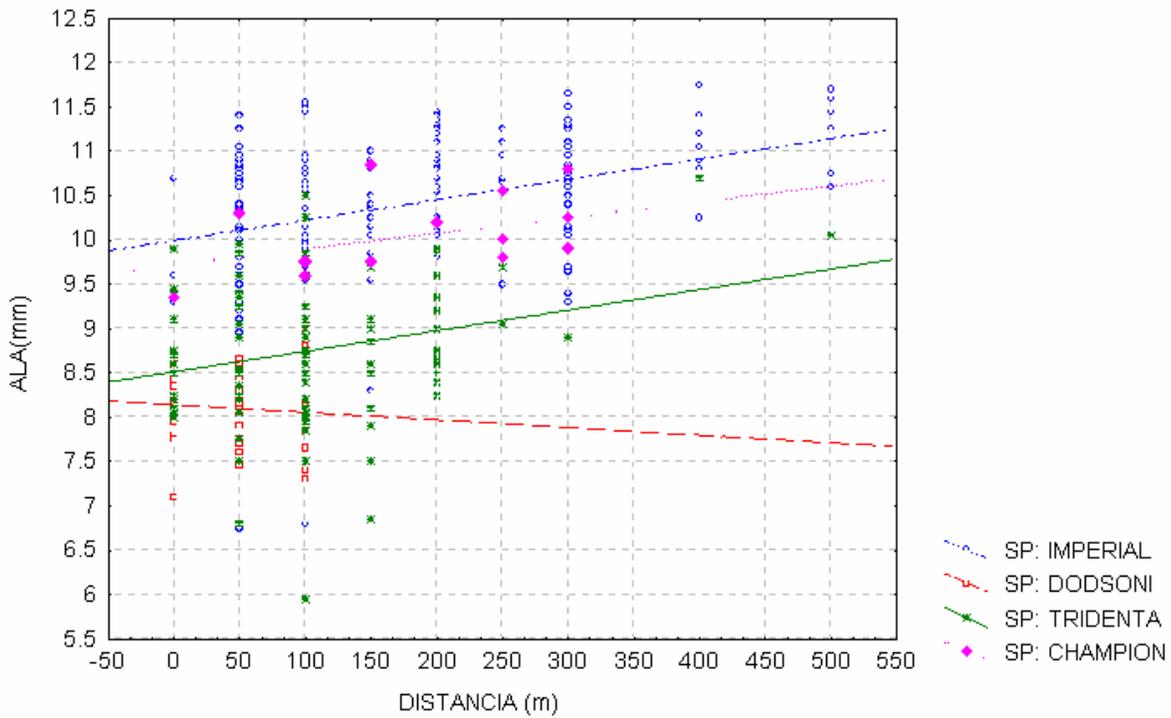


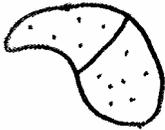
Fig. 6: Longitud del ala para cada especie, por distancia de muestreo desde el fragmento de bosque.

Cuadro I. Total de individuos por especie capturados dentro del fragmento de bosque y en cada área abierta muestreada.

ESPECIE	FRAGMENTO RIO CLARO	RIO CLARO (POTRERO)	PURRUJA	LECHERIA
<i>Eg. dodsoni</i> *	6	30	24	9
<i>Eg. tridentata</i> *	15	45	35	9
<i>Eg. championi</i> *	0	5	6	4
<i>Eg. imperialis</i> *	10	52	67	40
<i>Eg. flammea</i>	15	0	0	0
<i>Eg. crassipunctata</i>	3	0	0	0
<i>Eg. cybelia</i>	1	0	1	1
<i>Eg. sapphirina</i>	5	0	0	0
<i>Eg. gorgonesis</i>	0	4	0	0
<i>Eg. variabilis</i>	0	5	0	0
<i>Ex. smaragdina</i>	1	0	0	0
<i>Ex. frontalis</i>	2	0	0	0
<i>Eu. meriana</i>	3	0	0	0
TOTAL	61	141	133	63

* especies abundantes en las áreas abiertas muestreadas

Apéndice 1: Figuras de los penachos utilizados para la identificación de las especies



Eg. dodsoni



Eg. championi



Eg. gorgonensis



Eg. tridentata



Eg. imperialis



Eg. variabilis

Comparación en la accesibilidad de dos especies de hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, a plantas con diferente densidad específica

Guido Saborío

En Centro América se encuentran tres especies de hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, *A. sexdens* (L.), *A. colombica* Guérin, y *A. cephalotes* (L.), todas presentes en Costa Rica (Webber 1972). *A. sexdens* es la especie que mejor se distingue morfológicamente, mientras que *A. cephalotes* y *A. colombica* son más difíciles de separar (Webber 1968), e incluso, algunos autores consideraban que *A. colombica* era una subespecie de *A. cephalotes*, y que las diferencias se deben al grado de polimorfismo (Emery 1913 en Wetterer 1995), sin embargo estos mismos autores las separan posteriormente (Emery 1922 en Wetterer 1995).

En las colonias de *Atta* spp existe un alto grado de polimorfismo entre las obreras de una misma colonia. En el caso de las obreras de *A. cephalotes*, el ancho máximo de la cabeza de esta hormigas puede variar de 0.6 a 6.1 mm (Stradling 1978). Este alto grado de polimorfismo está asociado estrechamente a la división de labores que se da entre las obreras, así, las obreras más grandes, trabajan como soldados; las obreras medias (2.2 mm.), trabajan cortando y halando hojas; y por último, las obreras más pequeñas (0.8 mm) trabajan principalmente dentro del nido (Stradling 1978, Wilson 1983 y Wetterer 1991).

Las obreras que se encargan de cortar y llevar el material vegetal al nido presentan cierto grado de selectividad, en cuanto a las hojas que serán utilizadas como fuente de alimento, la cual está determinada, por factores como el peso de la hoja que cargan, y el tipo de hoja que cortan (Nichols - Orians y Schultz 1989). La teoría del forrajeo local predice que las obreras seleccionarán cargas que maximicen la tasa neta de entrada de recurso al nido (Rudolph y Loudon 1986) y que estas deben ajustar su forrajeo a las condiciones locales, debido a las presiones de la selección natural (Shepherd 1985).

En las hormigas cortadoras de hojas se sabe que el tamaño de la hormiga es lo que determina el tamaño del fragmento de hoja cortado, ya que la hormiga coloca una de sus patas en la orilla de la hoja y corta en forma de arco (Rudolph y Loudon 1986). Por lo tanto, la relación tamaño de la hormiga- tamaño de la hoja cortada, debe ser lineal y positiva, sin embargo, Wetterer (1994) encontró que dicha relación presentaba una caída en la parte final de la recta, es decir, las hormigas de mayor tamaño cortan fragmentos de menor área, en relación a su cuerpo, que los que cargan las hormigas de menor tamaño.

De esta forma la colonia como un todo compensa la diferencia de las densidades de la hoja dejando que las hormigas grandes corten las hojas más densas (Wetterer 1991); ya que dichas obreras poseen cabezas muy grandes, en relación a su cuerpo, con músculos que les dan una gran fuerza mandibular que les permite cortar hojas de mayor dureza y densidad (Wilson 1980).

Aunque *A. cephalotes* y *A. colombica* presentan un tipo de forrajeo muy similar, se sabe que en *A. colombica* las obreras de mayor tamaño participan en la recolecta de material vegetal, mientras que en *A. cephalotes*, estas obreras están especializadas en la protección del nido (Wetterer 1995).

Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es comprobar que *A. colombica* utiliza obreras de mayor tamaño para la recolecta de material vegetal que *A. cephalotes* y a la vez, determinar si esto aumenta la accesibilidad de *A. colombica* a plantas de mayor densidad específica. Además, se busca corroborar que dentro de cada especie se cumpla que las obreras de mayor tamaño sean designadas por cada colonia para explotar las plantas de mayor densidad.

Métodos

Este estudio se realizó durante el mes de Enero del 2000, en diferentes sitios aledaños a la ciudad de Golfito, en la provincia de Puntarenas. Los sitios utilizados fueron La Purruja, El Naranjal, la fila del Naranjal y Las Torres.

El método de muestreo consistió en realizar caminatas por los alrededores de la ciudad de Golfito en busca de los trillos de estas hormigas, una vez ubicados se determinó a cual especie pertenecía, mediante la colecta de soldados directamente del nido. Luego se ubicó e identificó la planta que estaba siendo cortada por las hormigas y se colectaron 30 hormigas lo más cerca posible del lugar de corta, para asegurarse que la hormiga colectada sea la misma que corto el trozo de hoja que carga, lo cual es muy común en *A. cephalotes* y un poco menos común en *A. colombica* (Rudolph y Loudon 1986).

Las hormigas colectadas con su carga se colocaron en viales, para luego ser medidas y pesadas en el laboratorio. Para cada hormiga se midió la longitud máxima de la cabeza por medio de un Pie de rey (± 0.005 mm), con la ayuda de un estereoscopio. Cada trozo de hoja fue pesado en balanza analítica marca OHAUS modelo TS - 120 (± 0.0005 mg), y posteriormente se determinó el área del mismo, colocándolo debajo de una transparencia cuadrículada y contando aquellos

cuadros que estuvieran cubiertos hasta la mitad o más. Teniendo el peso de la hoja y su área se determinó la densidad específica (mg / mm²) de cada trozo.

Para comprobar si existe diferencia entre la longitud de las cabezas de las cortadoras de hojas entre las dos especies, así como para comprobar si estas especies atacan plantas de diferente densidad específica se utilizó una T student. Debido a que la longitud de la cabeza no presenta una distribución normal (Nichols - Orians y Schultz 1989) para estos y los demás cálculos se utilizó el logaritmo de esta medida, para así normalizar los datos.

Se comprobó la relación existente entre la longitud de la cabeza y el peso del trozo cargado, mediante un análisis de Regresión. Cabe aclarar que se utilizó el peso y no la densidad específica, en esta última prueba, ya que en trabajos anteriores (Rudolph y Loudon 1986) se ha encontrado que hay una relación más estrecha entre el peso de la carga y el peso de la hormiga, que entre este último y la densidad específica.

Para observar si las hojas cortadas dentro de una misma planta tiene diferencias significativas en la densidad específica, así como para comprobar si las distintas plantas atacadas, para cada especie de hormiga por separado, poseían una densidad específica diferente se realizó un análisis de Regresión log-lineal, entre el área de los trozos de hoja y su peso.

Igualmente se realizó un análisis de Regresión log-lineal para corroborar si el logaritmo de las longitudes de la cabeza de las cortadoras estaban variando entre los trillos que atacaban según el peso de los trozos de hoja cortados.

Resultados

En total se colectaron 150 hormigas de *A. colombica*, pertenecientes a cuatro hormigueros diferentes, ubicados en El Naranjal, la Fila del Naranjal y La Purruja; y 120 de *A. cephalotes* que corresponden a tres hormigueros, ubicados en El Naranjal y Las Torres.

Las plantas cortadas por *A. colombica* fueron: *Ficus obtusifolia*, *Virola* sp., *Annacardium excelsum*, *Hyeronima* sp y *Citrus* sp.. En el caso de *Virola* sp. y *A. excelsum* eran cortadas por el mismo hormiguero pero por diferentes trillos, en los otros casos eran hormigueros distintos.

Para el caso de *A. cephalotes*, la identificación de las plantas fue un poco más complicada y solo se pudo identificar una a nivel de género, *Inga* sp; una a nivel de familia, Tiliaceae; y por último se tienen un árbol (Árbol sp.) y un helecho, los cuales no fue posible identificar. En este caso, la *Inga* sp. y el Árbol sp. eran cortados por el mismo hormiguero, pero por trillos diferentes.

En el caso de *A. excelsum* las hormigas estaban cargando las flores, mientras que en los demás casos cargaban trozos de hojas. El método utilizado para medir el área no fue muy exacto para este caso en particular por lo que esta planta no se tomó en cuenta solo en aquellos análisis que se realizaron con la densidad específica (Peso de la hoja / Área de la hoja).

Se comprobó que *A. colombica* presenta hormigas cortadoras con una longitud de cabeza mayor que *A. cephalotes* ($t = 8.300$, $gl = 268$, $P < 0.0001$) (Cuadro 1), y a la vez, ésta explota recursos con una mayor densidad específica ($t = 5.959$, $gl = 238$, $P < 0.0001$) (Cuadro 1).

Los datos de *A. colombica* se ajustaron a una relación lineal entre el logaritmo de la longitud de la cabeza y el peso del trozo de hoja (Peso hoja = $-5.324 + 55.832 \cdot \log(\text{long. cab.})$, $R^2 = 0.14$, $n = 150$, $P < 0.0001$) (Fig 1), mientras que en *A. cephalotes* dicha relación no fue significativa (Peso hoja = $5.307 + 5.483 \cdot \log(\text{long. cab.})$, $R^2 = 0.009$, $n = 120$, $P = 0.292$) (Fig 1).

Se encontró que la relación peso-área de la hoja es diferente dentro de la misma planta y entre las distintas plantas, encontrándose una mayor diferencia entre las plantas atacadas por *A. colombica* ($R^2 = 0.707$, $n = 120$, $gl = 119$, $P < 0.001$) (Fig. 2), que entre las atacadas por *A. cephalotes* ($R^2 = 0.506$, $n = 120$, $gl = 119$, $P = 0.003$) (Fig. 3).

Tanto para *A. colombica* como para *A. cephalotes* se encontró que la relación logaritmo de la longitud de la cabeza - peso de la hoja, varía significativamente según la planta atacada ($R^2 = 0.345$, $n = 120$, $gl = 119$, $P < 0.001$) (Fig. 4) y ($R^2 = 0.044$, $n = 120$, $gl = 119$, $P = 0.044$) (Fig. 5), respectivamente. Sin embargo, la variación en el peso de las hojas explicada por el logaritmo de la cabeza es baja en ambos casos ($R^2 = 0.345$, para *A. cephalotes*, y $R^2 = 0.044$, para *A. colombica*).

Discusión

Se logró demostrar que *A. colombica* posee forrajeras con una longitud de cabeza mayor, que *A. cephalotes* (Cuadro 1). Dicha diferencia se puede deber a que en *A. colombica* las obreras de mayor tamaño no solo se dedican a proteger el nido, sino que también forrajea; a que esta especie está atacando plantas más densas, o a una combinación de ambos factores (Wetterer 1995). Sin embargo no se obtuvieron medidas de la cabeza para las forrajeras, tan grandes como las obtenidas para los soldados colectados en este estudio, para dicha especie (obs. pers), por lo que esta posible explicación debe ser desechada.

La no presencia de soldados de *A. colombica* forrajeando se puede deber a que los trillos de los cuales se colectaron las hormigas, no estaban colectando plantas tan densas, como las encontradas por Wetterer (1995), como para que se necesitara que los soldados participaran en la recolecta.

Por lo tanto, la diferencia encontrada entre las especies, con respecto a la longitud de la cabeza, se puede deber solo al hecho de que *A. colombica* se encontraba forrajeando plantas más densas que *A. cephalotes*.

Aunque se encontrara que *A. colombica* está explotando recursos de mayor densidad específica que *A. cephalotes* (Cuadro 1), lo cual concuerda con lo encontrado por Wetterer (1995), esto no nos indica que esta última no pueda explotar dichos recursos, ya que Wetterer (1994) ha encontrado ha dicha especie forrajeando plantas con una densidad específica muy similar a la encontrada en este estudio para *A. colombica* (0.217 ± 0.142 mg/mm²), e incluso otros autores la han encontrado explotando plantas aún mas densas (0.58 mg/mm²) (Rudolph y Loudon 1986).

A pesar de que se logró encontrar un modelo matemático para la relación longitud de la cabeza - peso de la carga para *A. colombica*, dicho modelo explican muy poco de la variación encontrada en el peso de la carga ($R^2 = 0.14$), lo que posiblemente se deba a que existen otros factores que afectan la variación en el peso de las hojas cortadas (Wetterer 1994). Estos otros factores también puede explicar el que para *A. cephalotes* ($R^2 = 0.009$) dicho modelo matemático no fuese significativo, lo que sugiere que estos factores pueden no estar afectando por igual a ambas especies.

Si se observan las Figuras 2 y 4, se nota que la especie de planta, entre las colectadas por *A. colombica*, que presentó los pesos mayores, *Citrus* sp, presenta de igual forma las hormigas con longitudes de cabeza mayor, y que la misma relación se observa para *Hyeronima* sp, que es la especie de planta con menores pesos y a la vez con hormigas con menores longitudes de cabeza.

De esta forma se comprueba que en *A. colombica*, la densidad específica de la planta que están recolectando y en forma un poco más directa el peso de esta, afectan en cierto grado la distribución de las forrajeras por tamaño, sin embargo hay otros factores que afectan, como diferencias en la densidad específica dentro de las hojas de una misma planta o el hecho de que algunos cortes no son terminados por la hormiga que los inicia (Wetterer 1994).

La colecta de las hormigas lo más cerca posible del lugar de corta trató de minimizar el efecto que pueda generar algún tipo de relevo entre la hormiga que corta la hoja y la que la transporta, sin embargo parece que este factor tiene un gran efecto y talvez sea necesario controlarlo de una forma más eficiente.

Para *A. cephalotes*, aunque se encontró una diferencia significativa entre los pesos de las plantas colectadas (Fig. 3) y entre las longitudes de las cabezas de sus forrajeras (Fig.5), comparando las figuras antes citadas, no se encuentra una relación entre la planta con mayor peso y la que es recolectada por hormigas con una longitud de cabeza mayor. De esta forma no se pudo comprobar que ésta especie regula el tamaño de sus obreras para optimizar el forrajeo (Rudolph y Loudon 1986), lo que se puede deber a la gran influencia que tienen otros factores, citados anteriormente, sobre esta relación.

En resumen, aunque se encontró que *A. colombica* utiliza obreras con una longitud de cabeza mayor que las utilizadas por *A. cephalotes*, esta diferencia parece no deberse a que *A. colombica* utiliza sus obreras máximas en el forrajeo, si no más bien, a que en este caso, ésta especie está atacando plantas con una mayor densidad específica que las atacadas por *A. cephalotes*.

Además se logró comprobar para el caso de *A. colombica* que las hormigas con una mayor longitud de cabeza son designadas por la colonia para cortar aquellas plantas de una mayor densidad específica.

Bibliografía

- Feener, D.H. y Moss, K.A.G. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants : a quantitative assessment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 17-29.
- Nichols-Orians, C.M. y Schultz, J.C. 1989. Leaf toughness affects leaf harvesting by leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica.* 21 (1): 80-83.
- Orr, M.R. 1992. Parasitic flies (Diptera : Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 395-402.
- Rudolph, S.G. y Loudon, C. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutters ants (*Atta cephalotes*). *Ecol. Entomol.* 11: 4.01-410.
- Shepherd, J.D. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* 17(3): 245-252.
- Stradling, D.J. 1978. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defense mechanisms. *Jour. Anim. Ecol.* 47: 173-188.
- Weber, N.A. 1968. Ecological relations of three *Atta* species in Panama. *Ecology.* 50(1): 141-147.
- Weber, N.A. 1972. *Gardening Ants, the Attines.* American Philosophical Society, Philadelphia, Pennsylvania. p: 277-339.
- Wetterer, J. K 1990. Diel in forager size, activity, and load selectivity in a tropical leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Ecol. Entomol.* 15: 97-104.

- Wetterer, J. K. 1991. Allometry and geometry of leaf-cutting in *Atta cephalotes*. Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 347-351
- Wetterer, J. K. 1994. Forager polymorphism, size-matching, and load delivery in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. Ecol. Entomol. 19: 57 - 64.
- Wetterer, J. K. 1995. Forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. Psyche. 120:133-147.
- Wilson, E.O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera : Formicidae: *Atta*). Behav. Ecol. Sociobiol. 14: 55-60.
- Wilson, E.O. 1983. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera : Formicidae: *Atta*). Behav. Ecol. Sociobiol. 14: 55-60.

Cuadro 1. Promedios y des. est. para la longitud de la cabeza y la densidad específica, para ambas especies

Especie	Longitud de la cabeza(mm)		n	Densidad específica(mg/mm ²)		n
	promedio	des. est.		promedio	des. est.	
<i>A. colombica</i>	2.119	0.234	150	0.217	0.142	120
<i>A. cephalotes</i>	1.888	0.229	120	0.135	0.053	120

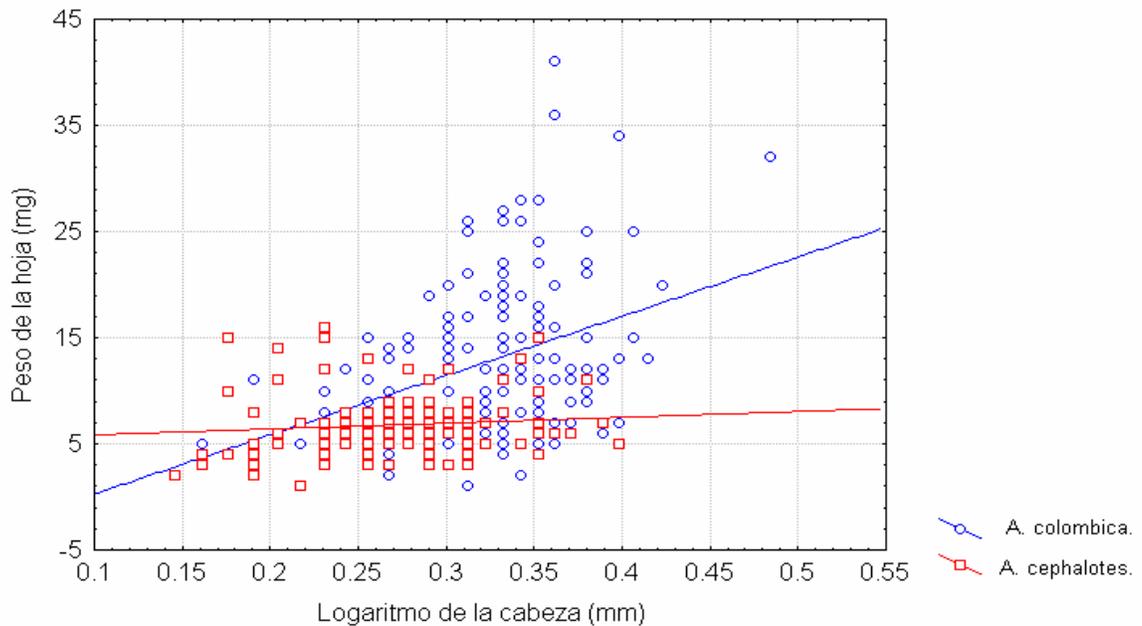


Fig. 1. Relación entre el logaritmo de la cabeza y el peso de la hoja cargada, para ambas especies,

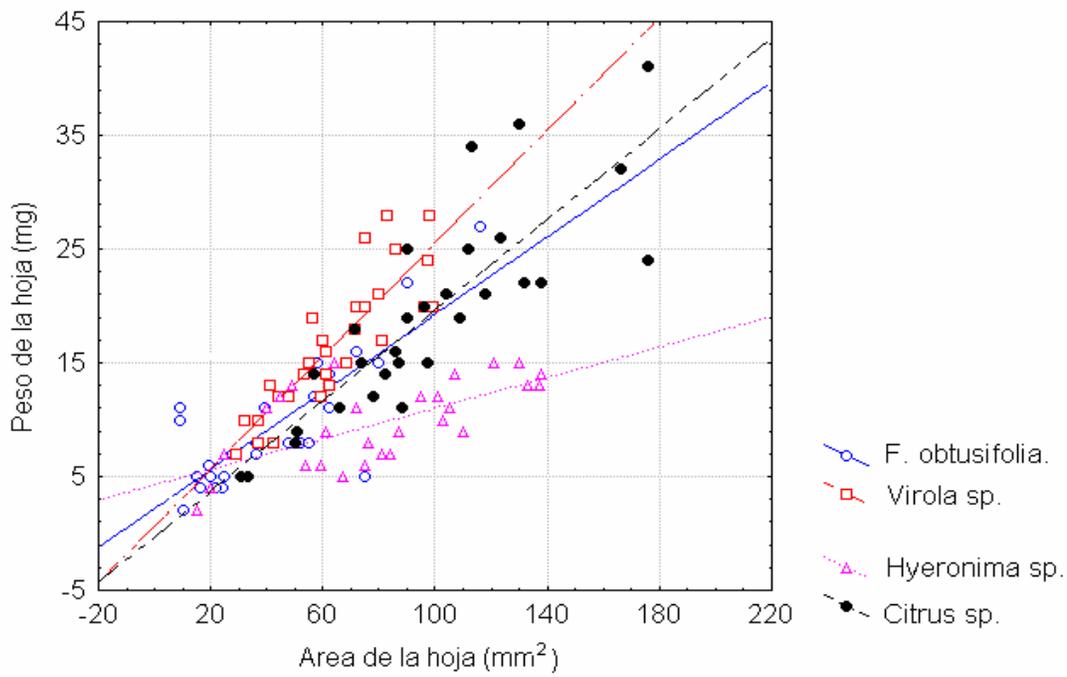


Fig. 2. Relación entre el área de la hoja y su peso, según la planta, para A. colombica.

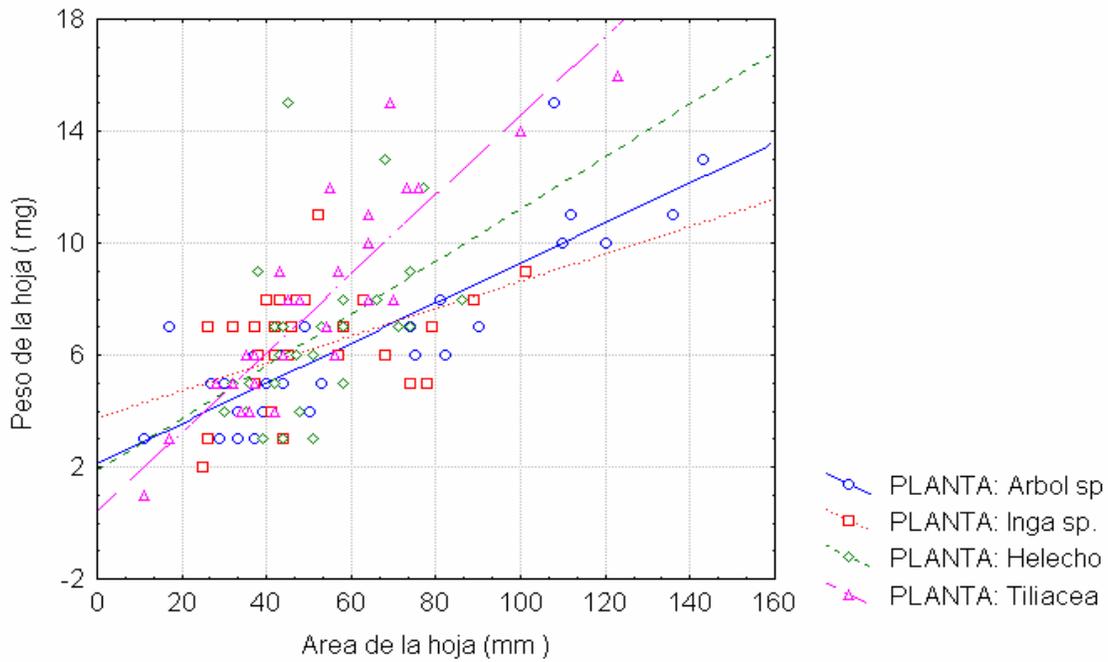


Fig. 3. Relación entre el área de la hoja y su peso, según la planta, para A. cephalotes.

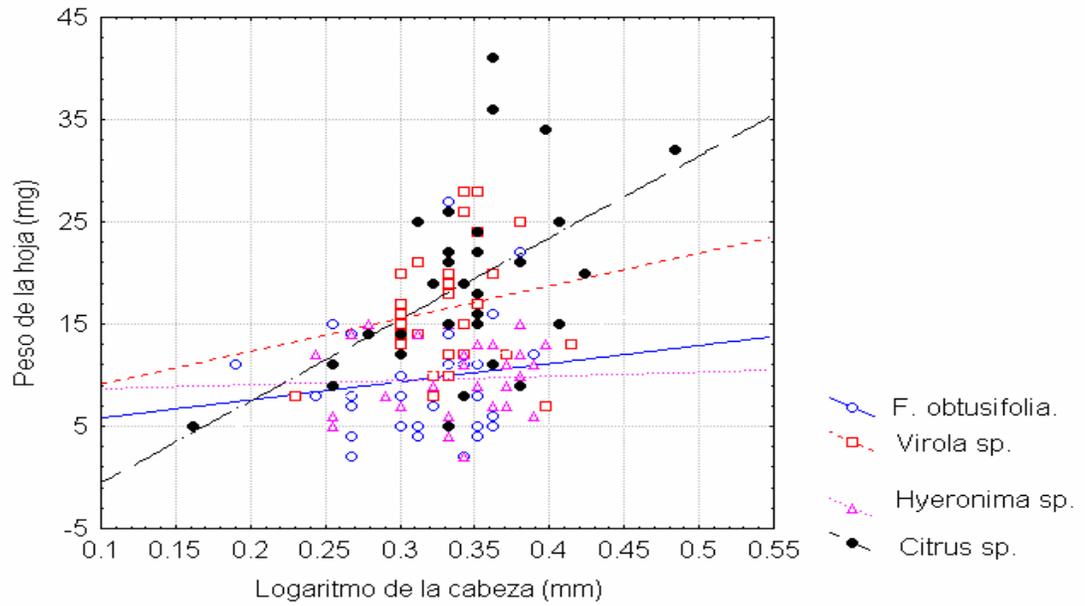


Fig. 4. Relación entre el logaritmo de la cabeza y el peso de la hoja cargada, según la planta, para *A. colombica*.

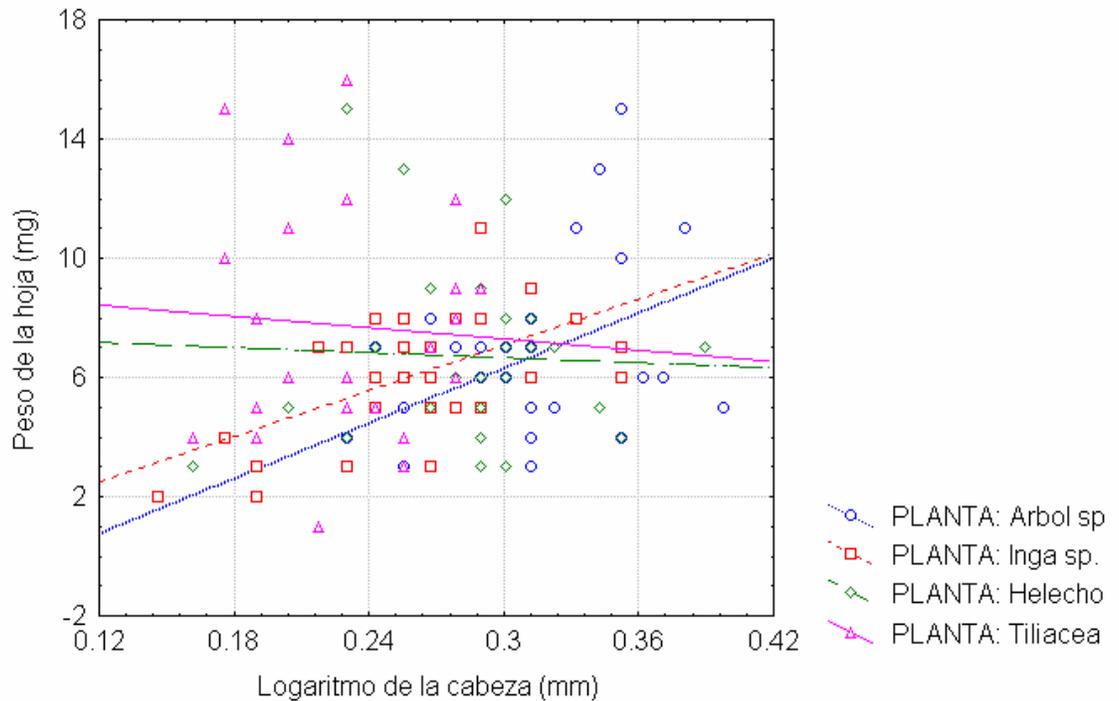


Fig. 5. Relación entre el logaritmo de la cabeza y el peso de la hoja cargada, según la planta, para *A. cephalotes*.

Fidelidad, orientación y ubicación de percha en *Smilisca sordida*, (Anura, Hylidae)

Silvia Solís

Como todos los vertebrados, los anfibios tienden a permanecer en áreas familiares o "rangos de hogar" y los individuos pueden ser encontrados repetidamente en la misma área y algunas veces en el mismo sitio (Stebbins y Cohen, 1995). Según Madison y Shoop (1970), los animales que se desplazan más allá de los límites de su rango de hogar pueden teóricamente retornar a su área de hogar.

Durante las migraciones las salamandras y las ranas pueden moverse desde un rango de hogar a otro, así como desde un sitio en tierra hasta las áreas de reproducción y pueden retornar con gran fidelidad a esos lugares preferidos, incluso, en algunos casos después de atravesar varios kilómetros (Stebbins y Cohen, 1995). Muchos anuros exhiben un estricto apego a localidades particulares usadas para actividades reproductivas y poseen mecanismos para localizar esas áreas (Grubb, 1970).

Las perchas son los lugares que utilizan los anfibios para realizar las actividades de alimentación y atraer pareja. Estas pueden ser una roca, una rama, la hojarasca, arena, etc. La ubicación de dicha percha puede representar para el anfibio disponibilidad de alimento, facilidad para atraer a la pareja, mayor proyección en el canto, e incluso seguridad ante posibles depredadores.

Smilisca sordida es una especie arborícola, que vive en la vecindad de arroyos rocosos con gradientes bajos (Duellman, 1970). Según Brenes (1998) es una especie típica de bosques por lo que durante el día se encuentran en el envés de las hojas y durante la noche bajan al río para su reproducción, Brenes (1998) encontró además que *S. sordida* presenta una posible fidelidad de sitio en su comportamiento. El objetivo de este trabajo es determinar la fidelidad de percha de *Smilisca sordida* a través del tiempo, evaluando su capacidad de retorno a la percha original. Se trabajaron aspectos secundarios como la ubicación en el sitio de percha, diferencias en la abundancia y variación de tamaño por sexos. Además algunos de los resultados obtenidos serán comparados con estudios anteriores.

Métodos

Se trabajó en la Quebrada la Cañaza, Golfito, Puntarenas, durante 16 días entre 16 de enero y el 4 de febrero del 2000.

Se trabajó en un área de 320m, dividida en tres playones separados entre cada uno por el río. Cada noche se caminaba por el área capturando todos los individuos que se encontraban en ella. Los individuos colectados eran marcados con corte de dedos y se les midió la longitud hocico-ano con una regla plástica al milímetro más cercano y se le marcó el sitio donde se encontró. Si se trataba de un individuo recolectado se le tomaba la distancia desde la percha original hasta el lugar donde se capturó.

Durante los días del 25 al 31 de febrero se trasladaron ranas que mostraban cierta fidelidad de sitio. Las distancias de traslado variaban entre los 15 y los 50m con direcciones de corriente arriba o abajo.

En los días del 30 al 02 de febrero se contaron las ranas que se encontraban perchando en piedras dentro del agua, en el borde de la orilla o dentro del playón. También se midió la distancia que existía entre la percha de la rana y la orilla del río. Se utilizaron los datos obtenidos en las investigaciones hechas por Chaves (1995) y por Brenes (1998) para hacer comparaciones entre dichos resultados y los obtenidos en esta investigación.

Para el análisis se usó: una U de Mann Whitney para determinar la diferencia entre tamaño y sexo, pruebas de Chi-cuadrado para determinar tendencia de regresar a la percha y ubicación del sitio de percha, así como para comparar distancia de recaptura con las distancias obtenidas en años anteriores, una T-Student para comparar promedios de tamaños con los obtenidos en otros años.

Resultados

En total se marcaron 124 individuos, 4 hembras y 120 machos. El 76% de los individuos recapturados se movilizaron distancias menores a los 200m y un 33% no superó los 50cm. (Fig 1). El movimiento de los individuos a través de los días de recaptura se mantuvo con pocas variaciones (Fig. 2). Existe una tendencia en las ranas de no regresar a la percha si son trasladadas ($X^2=3.6$, $gl=1$, $P=0.0577$, $n=10$). Solamente 2 de las 10 ranas trasladadas retornaron al sitio original, y de las 10 sólo 4 fueron reobservadas.

Las hembras de *Smilisca sordida* ($X=64.33$, $n=4$, $s=5.55$), presentan mayores tamaños que los machos ($X=42.70$, $n=120$, $s=2.39$). ($U=480.00$, $n=124$, $P=0.001$). En 1998, las hembras también presentaron mayores tamaños

($X=59.18$, $n=14$, $s=12.30$) que los machos ($X=41.46$, $n=167$, $s=1.86$). Sin embargo no existe relación entre los promedios obtenidos al comparar 1998 con 1999 ($t=7$, $gl=285$, $p<0.0001$).

Los machos fueron más abundantes que las hembras (120 machos, 4 hembras), en 1998 se obtuvieron resultados similares (167 machos, 14 hembras).

Existen diferencias entre la ubicación de los sitios de percha (borde, dentro y fuera) ($X^2=14.0$, $gl=2$, $P=0.0009$), pero no hay diferencias entre percha dentro del agua o en el borde del río ($X^2=0.1894$, $gl=1$, $P=0.6633$).

Discusión

Los machos de *Smilisca sordida*, muestran tendencia a regresar a un mismo sitio con regularidad. En un estudio hecho con *Eleutherodactylus johnstonei*, Ovasca (1992), encontró que ambos sexos son altamente sedentarios, los machos adultos se mueven más de 1.5m y las hembras rara vez más de 2m. Para *S. sordida*, los machos en su mayoría no se desplazaron distancias mayores de 2m de su percha, a través de los días, (Fig. 1 y 2). En 1995, Chaves encontró que la mayoría de las ranas no se trasladan distancias mayores de 2m, sin embargo, al hacer categorías de distancias, los porcentajes no coinciden con los obtenidos en este trabajo, esto puede deberse a que el tiempo de muestreo fue mayor para en esta investigación que en la de Chaves.

Brenes (1998), encontró que *Smilisca sordida* presenta cierta fidelidad hacia algunos sitios, y que tiende a regresar con frecuencia a ellos, esto coincide con lo observado en este trabajo.

Las categorías de distancia que se muestran en la figura 1, además de mostrar la preferencia por permanecer cerca de la percha original, tiene dos picos que podrían dar indicación de machos satélites, los cuales no demuestran una fidelidad de percha, ellos tienen sitios de paso donde pueden esperar las hembras que se acercan al río atraídas por los cantos de los machos que sí demuestran fidelidad.

La regularidad con que las ranas vuelven a un mismo sitio cada noche, hace pensar en que deben tener algún mecanismo de orientación con el cual se ayudan para encontrar el sitio preferido cada noche, y aunque al ser trasladadas la mayoría no mostró tendencia a retornar a la percha original (solamente 2 de las 10 trasladadas regresaron, y sólo 4 fueron reobservadas), es posible que por ser una muestra muy pequeña los resultados no fueron positivos. Sin embargo, el que hayan sido dos de cuatro puede considerarse alto y esto demuestra un patrón de fidelidad que incita a pensar en mecanismos de orientación que ayuden a dirigirse al sitio preferido al caer la noche. Hay que recordar que durante el día *S. sordida* se encuentra escondida entre la vegetación y durante la noche se acercan al río. Aunque en este trabajo no se pretendía determinar los mecanismos con los cuales *S. sordida* logra encontrar los sitios preferidos, es posible que ella utilice alguno de los mecanismos que ya han sido estudiados en otros anfibios. Varios anfibios han mostrado mecanismos de orientación con los cuales encuentran el sitio de reproducción. En un estudio hecho por Landreth y Ferguson (1966) con *Pseudacris triseriata*, se guían por la audición y el reconocimiento visual para encontrar los sitios de reproducción.

Según Duellman (1970), los machos de *Smilisca sordida*, tienen una longitud hocico-ano de 45mm, y las hembras, 64mm. Estos datos están muy cercanos a los obtenidos en este trabajo. En un estudio hecho por Duellman (1970), donde comparó las longitudes hocico-ano para machos de *S. sordida* de diferentes localidades de Costa Rica, obtuvo que el promedio de tamaño de los machos de Golfito, Puntarenas, es de 41.8mm, este dato es aún más cercano al promedio de los tamaños encontrados en el presente estudio. La comparación entre los tamaños por sexo coincide con lo descrito para la mayoría de las especies de anuros, donde la hembra posee un tamaño superior al del macho, aunque al comparar los resultados obtenidos con los Brenes (1998), no coinciden significativamente esto puede deberse a que al tomar la medida del tamaño, la manipulación a la rana puede influir en menos o más milímetros de longitud.

Existe una clara superioridad en la abundancia de machos con respecto a las hembras, lo que según Duellman (1970), puede estar explicado por el hecho de que los machos cantan durante la noche y se exponen con el objeto de atraer hembras, esto facilita su observación. En el caso de las hembras, éstas permanecen ocultas en la vegetación y solo se acercan al río para copular, lo que disminuye la posibilidad de ser observadas.

La preferencia de la ubicación de la percha para *Smilisca sordida*, coincide con lo que Duellman (1970) describe, los machos de *S. sordida*, suelen cantar desde rocas o bancos de grava o vegetación pequeña aladaña. En este trabajo se observó cierta preferencia de los machos de *S. sordida* por percha en piedras ubicadas dentro de la corriente del río, o en el borde del playón, esta ubicación de la percha les provee seguridad ante posibles depredadores, así como mayor proyección del canto con el cual atraen a las hembras..

En general *Smilisca sordida*, muestra patrones de fidelidad de sitio, aunque no es capaz de retornar a la percha preferida si se es trasladada, (la manipulación puede afectar su comportamiento de regreso) puede regresar durante algunos días fielmente a un sitio. Exhibe además preferencia por perchas ubicadas dentro del río o en el borde del playón.

Bibliografía

- Brenes, R. 1998. Fidelidad de percha de *Smilisca sordida*; (Anura, Hylidae) en la Quebrada la Cañaza, Golfito. En: Lobo, J y Briceño, D (Editores). Curso de Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica 150-156.
- Chaves, G. 1995. Patrones de canto y distribución de *Smilisca sordida* (Anura, Hylidae). En Bolaños F. y BriceñoD (Ed). Curso de Biología de Campo. Golfito, Puntarenas. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. Costa Rica. pp 138-142.
- Duellman, W. E. 1970. The Hylid Frogs of Middle America. Vol I. Museum of Natural History. University of Kansas, USA. Pp 613-618.
- Grubb, J. 1970. Orientation in Post-reproductive Mexican Toads, *Bufo valliceps*. Copeia. 4:674-680
- Landreth, H . Ferguson, D. 1966. Evidence of sun-compass orientation in the chorus frog, *Pseudacris triseriata* Herpetologica. 22(2):106-112.
- Madison, D. M. Shoop, R. 1970. Homing behavior, orientation, and home rage of salamanders tagged with Tantalum-182. Science. 168:1484-1487.
- Ovaska, K. 1992. Short and movements of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. Copeia. 569-573.
- Phillips, C.A, Sexton, O.J. 1989. Orientation and sexual differences during breeding migrations of spotted salamander, *Ambystoma maculatum*. Copeia. 17-22
- Stebbins, R Cohen, N. 1995. A natural history of Amphibians. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. USA. 121-139.

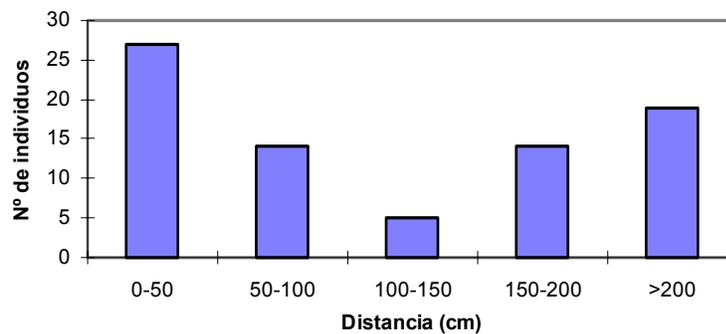


Fig. 1: Número de individuos por categoría de distancia (cm), para las recapturas de *Smilisca sordida*, Quebrada la Cañaza, Golfito, Puntarenas.

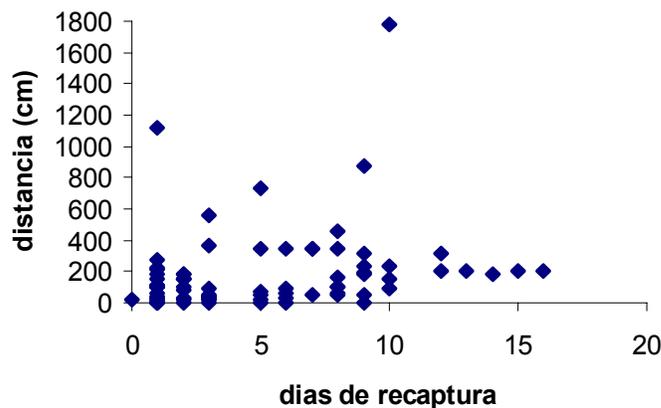


Fig. 2: Distancia contra días de recaptura para *Smilisca sordida*, Quebrada la Cañaza, Golfito, Puntarenas.

Cuadro 1: Datos crudos, código de individuo, tamaño del individuo distancia de recaptura con respecto a la percha original de *Smilisca sordida*

CODIGO	SEXO	TAMANO	DISTANCIARECAP				
MD1	M	41		MD1PD4	M	41	1000
MD1	M	41	38	MD2PD1	M	43	
MD1	M	41	70	MD2PD2	M	41	178
MD1	M	41	88	MD2PD3	M	44	
MD1	M	41	100	MD2PD4	M	46	
MD1	M	41	3800	MD2PD5	M	45	
MD1	M	41	3800	MD2PD5	M	45	230
MD2	M	41		MD3PD1	M	43	
MD2	M	41	350	MD3PD1	M	43	0
MD2	M	41	350	MD3PD1	M	43	20
MD2	M	41	350	MD3PD1	M	43	45
MD2	M	41	3000	MD3PD2	M	45	
MD2	M	41	3000	MD3PD2	M	45	0
MD3	M	42		MD3PD2	M	45	350
MI1	M	44		MD3PD3	M	45	
MI1	M	44	20	MD3PD4	M	48	
MI1	M	44	30	MD3PD5	M	46	
MI1	M	44	70	MD3PD5	M	46	0
MI2	M	43		MD3PD5	M	46	156
MI3	M	42		MI1PD1	M	46	
PD3	M	42		MI1PD2	M	45	
PD3	M	41	20	MI1PD3	M	43	
PD3	M	41	50	MI1PD4PD5	M	45	
PD4	M	42		MI1PD4	M	46	
PD4	M	41	0	MI1PD5	M	46	
PD2	M	38		MI2PD1	M	45	
PI3	M	46		MI2PD2	M	39	
PI3	M	46	80	MI2PD2	M	39	50
PI3	M	46	180	MI2PD2	M	39	90
PI3	M	46	200	MI2PD3	M	43	
PI5	M	39		MI2PD3	M	43	560
PI5	M	43	97	MI2PD4	M	36	
PD5	M	40		MI2PD4	M	36	370
PD1	M	45		MI2PD5	M	42	
MD1MI1	M	46		MD1PI1	M	45	
MD1MI2	M	42		MD1PI1	M	45	180
MD1MI3	M	41		MD1PI1	M	45	
MD1MI3	M	41	320	MD1PI2	M	41	
MD2MI1	M	40		MD1PI2	M	41	100
MD2MI1	M	40	0	MD1PI2	M	41	110
MD2MI1	M	41	0	MD1PI2	M	41	160
MD2MI1	M	40	50	MD1PI2	M	41	150
MD2MI2	M	46		MD1PI2	M	42	193
MD2MI2	M	46	40	MD1PI3	M	45	
MD2MI2	M	46	50	MD1PI4	M	42	
MD2MI2	M	46	200	MD1PI4	M	42	100
MD2MI2	M	45	200	MD1PI4	M	42	150
MD2MI3	M	42		MD1PI4	M	42	315
MD3MI1	M	41		MD1PI5	M	44	
MD3MI1	M	41	730	MD2PI1	M	40	
MD3MI2	H	62		MD2PI2	M	35	
MD3MI3	M	40		MD2PI3	M	42	
MD3MI3	M	40	870	MD2PI3	M	42	234
MD1PD5	M	42		MD2PI3	M	42	1780
MD1PD2	M	43		MD2PI4	M	41	
MD1PD3	M	42		MD2PI5	M	42	
MD1PD3	M	42	30	MD1MD2PD1	M	39	
MD1PD3	M	42	48	MD1MD2PD1	M	39	65
MD1PD3	M	42	60	MD1MD2PD2	M	41	
MD1PD1	M	44		MD1MD2PD3	M	42	
MD1PD1	M	43	20	MD1MD2PD3	M	42	100
MD1PD1	M	44	30	MD1MD2PI5	M	45	
MD1PD1	M	44	460	MD1MD2PD4	M	45	
MD1PD1	M	44	1070	MD1MD2PI1	M	45	
				MD1MD2PI2	M	45	

MD1MD2PI3	M	39	
MD1MD2PI3	M	39	270
MD1MD2PI4	M	42	
MD1MD2PI5	M	45	
MI1MI2PD1	M	40	
MI1MI2P2	M	41	
MI1MI2PD3	M	36	
MI1MI2PD3	M	36	185
MI1MI2PD3	M	36	225
MI1MI2PD4	M	43	
MI1MI2PD5	M	42	
MI1MI2PD5	M	42	15
MI1MI2PI1	M	41	
MI1MI2PI1	M	41	80
MI1MI2PI2	M	44	
MI1MI2PI3	M	41	
MD1D2PD1	M	45	
MI1MI2PI4	M	44	
MI1MI2PI5	M	41	
MD1MI1PD1	M	41	
MD1MI1PD1	M	41	155
MD1MI1PD2	M	42	
MD1MI1PD3	M	41	
MD1MI1PD4	M	45	
MD1MI1PD5	M	43	
MD1MI1PI1	M	45	
MD1MI1PI1	M	45	150
MD1MI1PI2	M	40	
MD1MI1PI3	H	72	
PI1PI2	M	41	
MD1MI1PI4	M	43	
MD1MI1PI4	M	43	30
MD1MI1PI5	M	48	
MD1MI1PD5	M	45	0
MD1MI1PD5	M	45	210
MD1MI1PD5	M	45	
PI100	M	46	20
PI100	M	46	
MD2MI2PD1	M	41	
MD2MI2PD2	M	39	
MD2MI2PD2	M	39	225
MD2MI2PD3	M	40	
MD2MI2PD4	M	42	
MD2MI2PD4	M	42	152
MD2MI2PD5	M	45	
MD2MI2PD5	M	45	110
MD2MI2PD5	M	45	178
MD2MI2PI1	M	44	
MD2MI2PI2	M	41	
MD2MI2PI3	M	41	
MD2MI2PI4	M	41	
MD2MI2PI5	M	43	
MD2MI2PI5	M	43	60
MD3MI3PD1	M	40	
MD3MI3PD2	H	59	
MD3MI3PD3	M	44	
MD3MI3PD4	M	44	
MD3MI3PD4	M	44	0
MD3MI3PD5	M	41	
MD3MI3PI1	M	43	
MD3MI3PI2	M	43	
MD3MI3PI2	M	43	105
MD3MI3PI3	M	41	
MD3MI3PI4	M	43	
MD3MI3PI5	M	44	
MD3MI3PI5	M	44	1120
MD1PD1PD2	M	42	
MD2PD1PD2	M	42	
MD2PD1PD2	M	42	100
MD3PD1PD2	M	42	

MI1PD1PD2	M	45	
MI2PD1PD2	M	39	
MI3PD1PD2	M	41	
MD1PD3PD4	M	47	
MD2PD3PD4	M	46	
MD3PD3PD4	M	39	
MI1PD3PD4	M	45	
MI2PD3PD4	M	45	
MI3PD3PD4	M	42	
	H	72	

