



**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**Curso  
BIOLOGÍA DE CAMPO**

**Coordinador  
Federico Bolaños**

**Golfito  
Enero - Febrero, 2001**



## 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 sexta vez se desarrolla en la región de Golfito, desde el 5 de enero al 2 de febrero del 2001. 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 16 estudiantes; 8 del grado, de los que dos son de la del Intercambio de Estudiantes de Alemania en la Universidad, y el mismo número del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología. Participaron 12 profesores visitantes todos de la Escuela de Biología.

Antes del viaje a Golfito se realizaron algunas actividades que involucraron dos 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: "Diversidad Marina" por Jorge Cortés de la Escuela de Biología y "Geología de la Zona Sur del País" por Percy Denyer de la Escuela de Geología.

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 "Historia de la Compañía Bananera en la Zona Sur". Se contó con cuatro periodos de tres días para realizar los proyectos de grupo, dirigidos por los profesores invitados, el coordinador o los asistentes, 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 tres 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 Claudio Barrantes, 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 Marta, gran amiga y compañera en todo el tiempo de estadía en Golfito.

# Índice

<b>Presentación del Curso</b> .....	<b>i</b>
<b>Índice</b> .....	<b>ii</b>
<b>Estudiantes</b> .....	<b>v</b>
<b>Profesores Visitantes</b> .....	<b>v</b>
<b>Coordinador</b> .....	<b>v</b>
<b>Asistentes</b> .....	<b>v</b>
<b>Frasas Célebres</b> .....	<b>vi</b>
<b>Fotografías</b> .....	<b>vii</b>
El Grupo .....	vii
Eduardo, Olman, Marco y Compañía.....	viii
Marta y Familia.....	viii
William, Monika y Jorge.....	ix
José, Álvaro y Margarita .....	ix
Ana, Federico y José Manuel.....	x
Lauro, Rodolfo, Andrea y Daniel.....	x
Pablo.....	xi
Silvia .....	xi
Katya.....	xii
Esteban .....	xii
Melvin.....	xiii
Tania.....	xiii
Ramsa .....	xiv
Erik .....	xiv
Eunice .....	xv
Loretta.....	xv
Branko.....	xvi
Ivonne.....	xvi
Jorge.....	xvii
Jorge Arturo.....	xvii
Lidia.....	xviii
Katja .....	xviii
Algunos Dormían con Derecho .....	xix
Otros No .....	xix
<b>Dibujos</b> .....	<b>xx</b>
<b>Proyectos de Grupo</b> .....	<b>1</b>
Efecto de velocidad de corriente y disponibilidad de alimento sobre el comportamiento de hemípteros patinadores.....	3
Pablo Esteban Allen Monge.....	3
Efecto de la especie de planta, forma, distancia y presencia de epífilos en la colección de hojas por <i>Atta colombica</i> (Attini, Formicidae).....	11
Silvia Álvarez Clare.....	11
Movimiento del polen en flores de <i>Pseudobombax septenatum</i> .....	17
Katya Barrantes Salas .....	17
Factores que influyen sobre el desplazamiento y preferencia de percha de <i>Hetaerina</i> sp. (Zygoptera: Calopterygidae).....	23
Esteban Bermúdez R.....	23
Uso del espacio por comunidades vegetales .....	27
Melvin Cartín Núñez.....	27
Funciones de los estabilimentos en las telas de arañas orbiculares .....	37
Tania Chavarría Pizarro .....	37

Efecto de la condición climática y el sexo sobre la actividad de <i>Hetaerina sp</i> (Odonata: Calopterygidae) y comparación del desplazamiento en dos días .....	43
Ramsa Chaves .....	43
Distribución y abundancia de organismos en un gradiente de marea, en dos sustratos diferentes ..	47
Erik Fallas Ballestero .....	47
Herpetofauna de mantillo en un bosque y un cacaotal comparando cuatro años.....	53
Eunice Fallas Madrigal .....	53
Relación entre caracteres morfológicos, estrategias de forrajeo y gremio alimentario en aves.....	57
Loretta Goldberg.....	57
Efecto de la disponibilidad de agua sobre la diversidad de la herpetofauna .....	63
Branko Hilje R. ....	63
Distribución de longitud y hábitat alimenticios en la comunidad de peces de dos ríos.....	67
Ivonne Meuche.....	67
Comparación biométrica de <i>Anadara tuberculosa</i> y <i>A. similis</i> (Pelecypoda: Arcidae) en dos manglares .....	75
Jorge Picado.....	75
Efecto del sustrato, corriente y luminosidad en la distribución, diversidad y abundancia de macroinvertebrados acuáticos.....	81
Arturo Rodríguez Jiménez.....	81
Métodos de muestreo y su efecto en los estudios de composición y abundancia del zooplancton marino.....	87
Licidia Rojas .....	87
Pequeños Vertebrados Dispersores de Semillas en Áreas de Regeneración Natural .....	93
Katja Soer .....	93
<b>Proyectos Individuales .....</b>	<b>97</b>
Composición de la comunidad de insectos acuáticos en pozas de cataratas.....	99
Pablo Esteban Allen Monge.....	99
Hormigas asociadas a los nectarios extraflorales de <i>Passiflora vitifolia</i> (Passifloraceae): su función como defensores y su efecto en la producción de frutos.....	107
Silvia Álvarez Clare .....	107
Colonización de arañas y su relación con la demanda de recursos para construir su tela en dos condiciones de sotobosque .....	117
Katya Barrantes Salas .....	117
Comportamiento de forrajeo y uso de microhábitat de Parúlidos migratorios y residentes en un Manglar .....	123
Esteban Bermúdez Rodríguez.....	123
Abundancia y distribución de un ácaro (Teneriffiidae) según tipo de sustrato en un área de litoral del Golfo Dulce .....	131
Melvin Cartín Núñez .....	131
Comportamiento sexual y de forrajeo de <i>Toxomerus musicus</i> (Diptera: Syrphidae) y la influencia de la intensidad lumínica.....	137
Tania Chavarría P. ....	137
Actividad y comportamiento sexual de <i>Grallipeza sp</i> (Diptera: Micropezidae).....	147
Ramsa Chaves.....	147
Comparación de la actividad diurna y nocturna de una población, y caracteres morfológicos de dos poblaciones aisladas de <i>Eleutherodactylus fitzingeri</i> (Leptodactylidae) en Golfito .....	153
Erik Fallas Ballestero .....	153
Actividad en una hormiga del complejo <i>Azteca chartifex</i> (Hymenoptera: Formicidae), Golfito.....	159
Eunice Fallas Madrigal .....	159
Estrategias de forrajeo de visitantes de <i>Calathea lutea</i> (Marantaceae).....	165
Loretta Goldberg.....	165
Actividad y comportamiento de tres especies de lagartijas simpátricas del género <i>Ameiva</i> (Teiidae) .....	175

Branko Hilje R. ....	175
Agregación de renacuajos de <i>Bufo melanochloris</i> ( Anura, Bufonidae) con relación a algunos factores abióticos y bióticos.....	189
Ivonne Meuche.....	189
Macro-zoobentos asociado a las raíces de mangle rojo (Rhizophoraceae: <i>Rhizophora mangle</i> y <i>R. racemosa</i> ), bajo un gradiente de sedimentación.....	195
Jorge Picado B.....	195
Efecto de factores físicos, químicos y biológicos sobre la comunidad biótica de fitotélmatas de bromelias.....	205
Arturo Rodríguez Jiménez.....	205
Presencia de granos de polen de Balsa ( <i>Ochroma pyramidale</i> ) y otros tipos en murciélagos.....	213
Licidia M. Rojas Rojas .....	213
Los ectoparásitos (Streblidae, Nycteribiidae; Acari) en diferentes especies de murciélagos .....	219
Katja Soer.....	219
<b>Datos de Proyectos De Grupo .....</b>	<b>225</b>
Allen, Pablo.....	227
Álvarez, Silvia.....	230
Barrantes, Katya.....	231
Bermúdez, Esteban.....	239
Chavarría, Tania .....	243
Chaves, Ramsa.....	251
Fallas, Eric .....	257
Fallas, Eunice .....	259
Goldberg, Loretta .....	260
Hilje, Branko .....	263
Meuche, Ivonne.....	265
Jorge Picado .....	277
Rodríguez, Arturo .....	287
Rojas, Licidia.....	291
Soer, Katja.....	292

## **Estudiantes**

Pablo Allen  
Silvia Álvarez  
Katya Barrantes  
Esteban Bermúdez  
Melvin Cartín  
Tania Chavarría  
Ramsa Chaves  
Erick Fallas  
Eunice Fallas  
Loretta Goldberg  
Branko Hilje  
Ivonne Meuche  
Jorge Picado  
Jorge Arturo Rodríguez  
Licidia Rojas  
Katja Soer

## **Profesores Visitantes**

Andrea Bernecker  
Daniel Briceño  
William Eberhard  
Jorge Gómez  
Jorge Lobo  
José Manuel Mora  
Álvaro Morales  
Rodolfo Ortiz  
Ana Pereira  
Margarita Silva  
Monika Springer  
José A. Vargas

## **Coordinador**

Federico Bolaños

## **Asistentes**

Olman Alfaro  
Eduardo Chacón  
Marco Retana

## Frases Célebres

- Ramsa: "Lo que ocupo es que alguien me diga que son esas pelotas que tengo ahí"  
 Silvia: "¡Qué pavoroso!"  
 Pablo: "Eso es como una amorfidad blanca"  
 Loretta: "Agua Alpina con organismos pelágicos"  
 Loretta: "Los cladóceros son partenogénicos, por eso vemos más bichos"  
 Arturo: "Larva de pingüino"  
 Pablo: "Pasen a uno de esos palillos que está tan bueno"  
 Margarita a Branko: "¡Marvin, ayúdeme a poner la cuerda!"  
 Lobo: "Las hormigas picaron a Yesenia y a Erik". (Nótese Yesenia en lugar de Licidia)  
 Loretta en la Gamba: "Quién me movió el palito"  
 Ramsa en el manglar: "La técnica es: primero meta un dedo y vea que se siente, si no sirve meta de dos en dos...". (Buscando pianguas)  
 Álvaro: "¿Ustedes saben cuánto vale una muestra de plancton?". Arturo contesta: "¿En el plato?"  
 Ramsa: "El que le explota a uno el esperma en la cara es macho" (Proyecto pianguas)  
 Nombres según Margarita: Branko = Marvin, Olman = Omar, Marco = Ronald, Silvia = Sandra  
 Arturo: "Yo metí la mano y al primer intento lo agarré todo"  
 Tania: "Jorgito la saca así"  
 Esteban a Ivonne: "¿Qué, ya está cansada del sexo?" (Proyecto pianguas)  
 Tania: "A mí lo único que me gusta de Jethro Tull es la flauta"  
 Ramsa: "¿De veras el novio de Wendy (Podadora) existe? ¿Y estudia biología?"  
 Eunice en el boliche: "Lo único que yo hacía era tratar de capearme las bolas"  
 Pablo: "Las cataratas que van bajando para abajo"  
 Pablo: "A mí me duele cuando me la sacan"  
 Silvia: "Vinagreta con vinagre".  
 Silvia: "Hoy me polinizó un colibrí"  
 Silvia: "El tarso mide cero milímetros"  
 Ramsa: "Necesito sexo" (Datos de murciélagos)  
 Fede: "Hay que llevar a Georgina a la Cañaza"  
 Tania: "Díganme sardina" (Proyecto de peces)  
 Tania: "¿Cómo se calcula el pesito de cactura?"  
 Ivonne: "Necesito pipí"  
 Don Rodolfo: "¡Qué vergüenza!"  
 Don Rodolfo: "¡Ábrame la puerta! Ay perdón señora, me equivoqué de bache"  
 Marco: "Los renacuajos cuando eclosionan tienen forma de ameba"  
 El Lorettómetro: Aparato para medir la oferta de percha de libélulas.  
 Licidia: "Ayer fuimos a Playa Mosquito" (Playa Zancudo)  
 Lalo: "¡Qué buena pieza!". (Mientras José Manuel pasaba las manos por las cuerdas de la guitarra a las 0300)  
 Laurita a Loretta: "¿Muchacha, usted es la novia de la Perla?"  
 Tania: "¿Cómo se calcula el épsito de cactura?" (tenía "pesito" en lugar de "épsito")



# Fotografías



**El Grupo**



**Eduardo, Olman, Marco y Compañía**



**Marta y Familia**



**William, Monika y Jorge**



**José, Álvaro y Margarita**



**Ana, Federico y José Manuel**



**Lauro, Rodolfo, Andrea y Daniel**



**Pablo**



**Silvia**



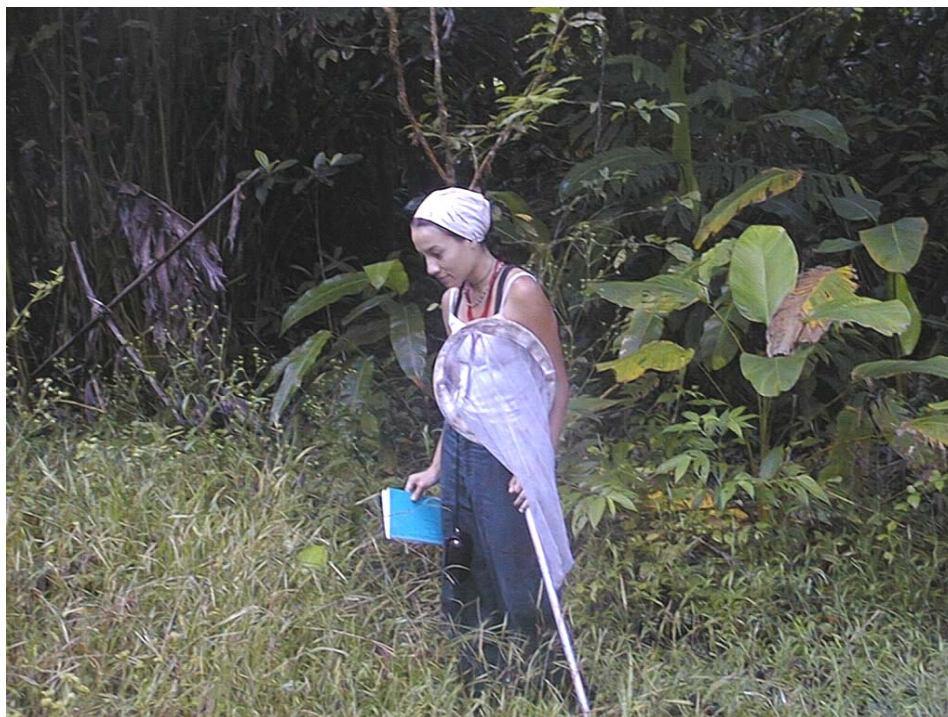
**Katya**



**Esteban**



**Melvin**



**Tania**



**Ramsa**

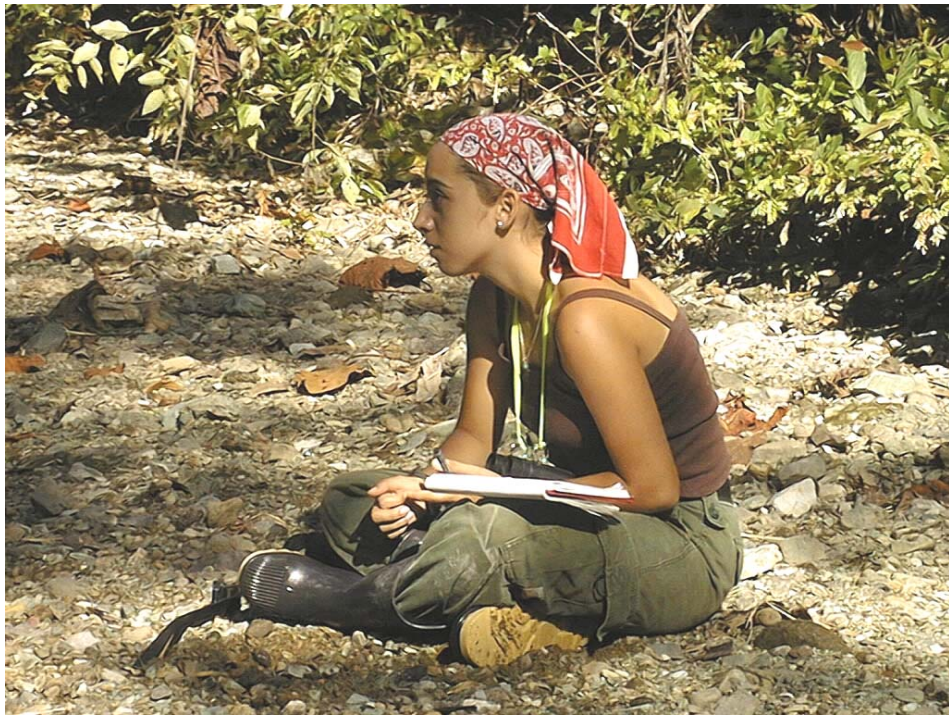


**Erik**





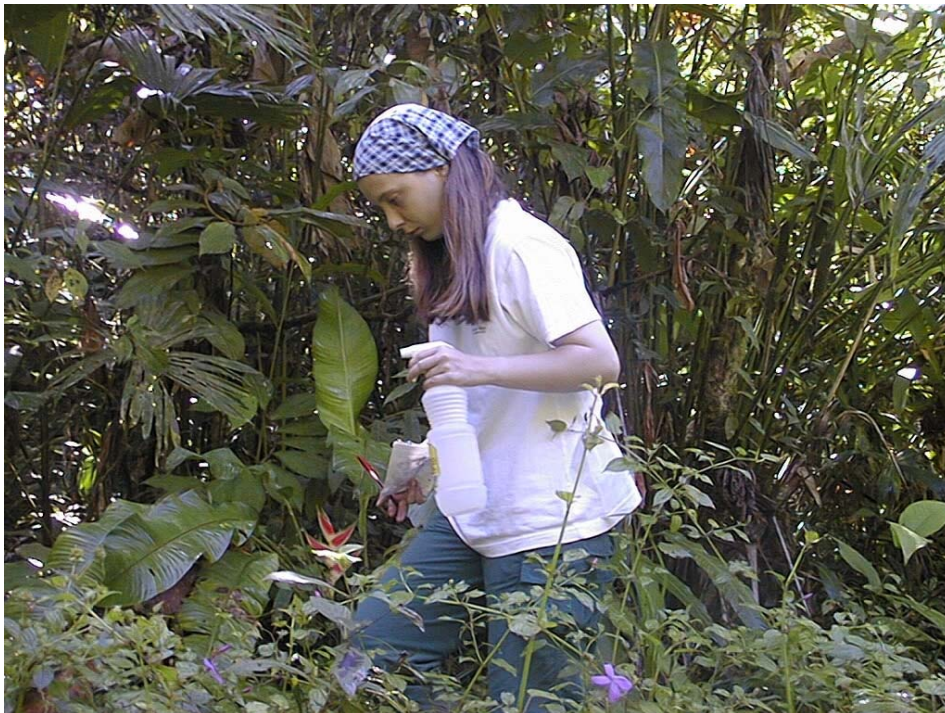
**Eunice**



**Loretta**



**Branko**



**Ivonne**



**Jorge**



**Jorge Arturo**



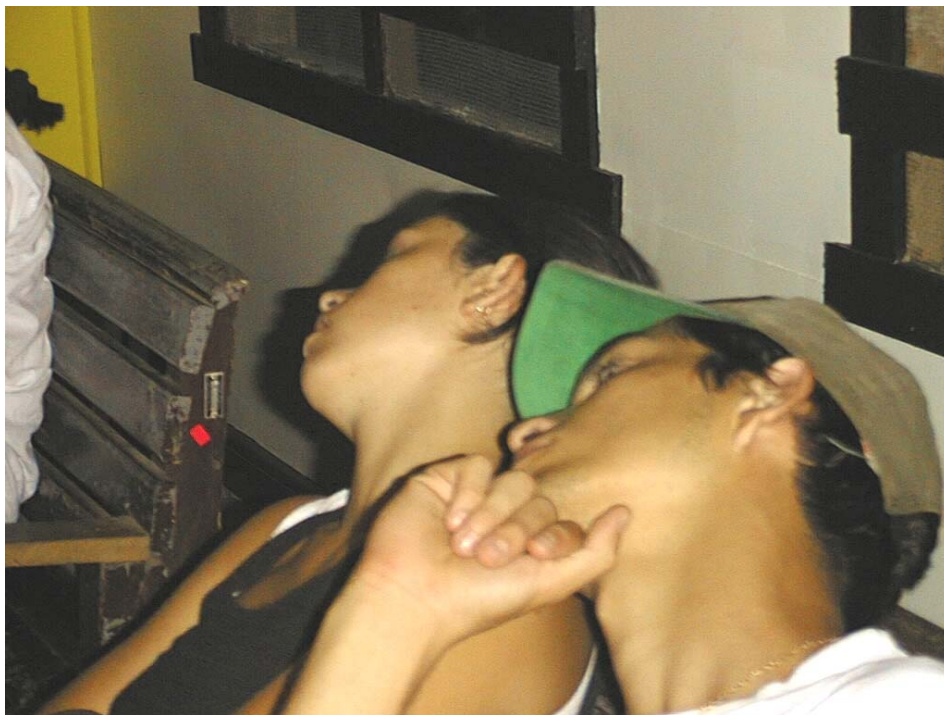
**Licia**



**Katja**



**Algunos Dormían con Derecho**



**Otros No**

# Dibujos



**Fede**



**Eber-  
hard**



**Lobo**



**Marco**



**Olman**



**Monika**

# Talpo de H2O dulce:

(Reproductivo todo el año)



Eduardo

¡¡¡





## Proyectos de Grupo





## **Efecto de velocidad de corriente y disponibilidad de alimento sobre el comportamiento de hemípteros patinadores**

**Pablo Esteban Allen Monge**

**Coordinador: William Eberhard**

Los insectos que viven sobre o dentro de un flujo de agua se enfrentan a un movimiento corriente abajo o deriva (Waters 1972). Una dispersión compensatoria corriente arriba ocurre en la mayoría de las especies, principalmente por el vuelo corriente arriba de hembras adultas reproductivamente activas (Sih *et al.* 1990). Pero en el caso de los patinadores, inclusive a nivel de especie, la mayoría de los adultos no poseen alas, y los que tienen prefieren no usarlas. En el caso de los Gerridae y Veliidae los huevos son puestos bajo el agua y los estados ninfales coexisten con los adultos en la superficie del agua (Sih *et al.* 1990). Por lo que todos los estadios están expuestos a una deriva corriente abajo.

Los hemípteros en general viven en remansos de ríos y quebradas; son pocos los que resisten las corrientes rápidas (Roldán 1988). Los patinadores (Gerromorpha) son soportados por la tensión superficial del agua. Tienen garras que pueden ser retraídas en las familias más especializadas (Gerridae y Veliidae). Estos chinches semi-aquáticos pueden deslizarse fácilmente sobre el agua por la baja resistencia y la utilización de sus garras, y otras estructuras pretarsales, para penetrar la superficie por tracción (Polhemus 1984).

Los guérridos son depredadores que se alimentan principalmente de insectos acuáticos que emergen del agua y de insectos terrestres atrapados en la superficie (Sih *et al.* 1990), lo mismo se ha reportado para los vélicos (Polhemus 1984).

El objetivo de este estudio es determinar cual factor es más importante en la distribución de los patinadores a lo largo de una quebrada, si es la velocidad de corriente o la disponibilidad de alimento, y si el tamaño de los organismos tiene algún peso en su distribución.

### **Métodos**

El estudio se llevó a cabo en la Quebrada Cañaza el día 9 de enero del 2001, Gofito, Puntarenas. Se localizó una sección (sitio 1) de la quebrada en la cual se pudieran observar estos insectos semi-acuáticos pertenecientes a las familias Gerridae y Veliidae. Además con anterioridad se había determinado que los individuos grandes iban a ser los adultos de Gerridae (por ser de un mayor tamaño) y los individuos pequeños iban a ser los estadios juveniles de Gerridae y los Veliidae (en su mayoría o todos pertenecientes al género *Rhagovelia*).

En esa sección el río tenía casi 4 m de ancho, por lo que se hizo un cuadro de 3.5 x 3.5 m. Internamente el cuadro se dividió en cuadrículas de 50 x 50 cm con hilo amarrado a estacas clavadas en el borde del río o en su fondo. Las cuadrículas paralelas a la corriente se numeraron del 1 al 7, y las perpendiculares a la corriente se numeraron de A a G; para un total de 49 cuadrículas (de A1 a G7).

Primero se hicieron los conteos de guérridos y vélicos en cada una de las cuadrículas. Cada uno de los seis miembros del grupo contó una vez cuantos individuos grandes y pequeños había por cuadrícula, y de estos 6 valores se obtuvo un promedio para obtener el número de individuos por cuadrícula.

Luego se midió la velocidad de la corriente para cada una de las cuadrículas. Se utilizó un pedazo de estereofón amarrado a un palo de madera por medio de un hilo de 50 cm de largo. Dentro de cada cuadrícula se hicieron 3 medidas de tiempo, en la mitad, a la derecha y a la izquierda; esto para obtener un promedio. El estereofón amarrado al palo se colocaba en el lado superior (de donde viene la corriente) de la cuadrícula y se soltaba, se tomó el tiempo que duraba en ir de un lado de la cuadrícula al otro. Mientras esto se hacía, también se tenía un dibujo a escala de cada cuadrícula en el que se registraba el recorrido del estereofón. En el laboratorio se obtenía la distancia a escala y por consiguiente la real, y con los datos de tiempo 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 y si no llegaba a ninguno de los bordes de la cuadrícula después de 10 segundos se registraba una velocidad de 0 cm/s. Al final se promediaron las velocidades por cuadrícula.

Finalmente, para cuantificar la disponibilidad de alimento, se liberaron pequeños pedazos de estereofón río arriba (aproximadamente a 10 m) a todo lo ancho de la quebrada. Se registró por cuales cuadrículas pasaba cada una de estos pedazos. Se obtuvo una cantidad u oferta de alimento por cuadrícula.

En otra sección (sitio 2) de quebrada se repitió el procedimiento, pero con 4 cuadrículas paralelas a la corriente numeradas del 1 al 4, y 8 perpendiculares a la corriente numeradas de A a H; para un total de 32 cuadrículas (de A1 a H4). Pero lo que se hizo fue agregar 2 presas, una apenas arriba y una al final de la sección. Se tomaron los mismos datos que en el otro sitio, y luego se quitaron las presas y se volvieron a tomar los datos. Esto con el fin de ver el efecto de cambiar la corriente con el mismo grupo de individuos (Gerridae y Veliidae). Las cuadrículas A4, B4, C4, E4 y G4, en el sitio 2 sin presas no se tomaron en cuenta por la ausencia de agua.

Para las comparaciones entre sitios con respecto a las cuatro variables tomadas se hicieron análisis de varianza. Y los datos se analizaron por medio de correlaciones canónicas (Manly 1986) para investigar la relación entre los dos grupos de datos; las variables asociadas a la corriente, velocidad (X1) y oferta de comida (X2), y la cantidad de individuos, grandes (Y1) y pequeños (Y2); por sitio.

## Resultados

En el sitio 1 se obtuvo un mayor promedio de velocidad de corriente que en ambas condiciones en el sitio 2 ( $F=13.378$ ,  $g.l.=2/104$ ,  $p<0.0001$ , Cuadro 1). En cuanto a la oferta de comida no se encontraron diferencias entre sitios ( $F=1.541$ ,  $g.l.=2/104$ ,  $p=0.219$ , Cuadro 1). Con relación a los patinadores, se encontraron menos individuos grandes en el sitio 1 ( $F=3.913$ ,  $g.l.=2/104$ ,  $p=0.023$ , Cuadro 1), pero se encontró la misma cantidad de individuos pequeños en cada sitio ( $F=0.637$ ,  $g.l.=2/104$ ,  $p=0.531$ , Cuadro 1).

En relación a las correlaciones canónicas se encontró que para el sitio 1 solo la primera variable canónica es significativa (Cuadro 2) y al observar las ecuaciones correspondientes se aprecia que en este sitio una alta oferta de alimento está asociada a una abundancia de individuos tanto grandes como pequeños (Figura 1), y una relativa disminución en la velocidad de la corriente (Figura 2), valor negativo (Cuadro 2). El sitio 2 con presa también solo presenta la primera variable canónica significativa (Cuadro 2). Viendo las ecuaciones correspondientes encontramos que en este caso es la alta velocidad de corriente la que está más asociada a la abundancia de individuos tanto grandes como pequeños (Figura 3, Figura 4). Al remover las presas del sitio 2, igualmente solo la primera variable canónica dio significativa (Cuadro 2), pero aquí se encontró que una alta oferta de alimento solo está asociada a la abundancia de patinadores pequeños (Figura 5, Figura 6). Las otras 2 variables presentan bajas correlaciones.

## Discusión

En el sitio 1 la velocidad de la corriente es mayor que en el sitio 2 (ambas condiciones) por que ese sitio se encontraba en un área de la quebrada en el cual su curso era muy recto y poco profundo, en comparación con el sitio 2. El sitio 1 también difiere al tener una menor cantidad de individuos grandes, esto se debe a que este sitio no estaba cubierto por vegetación, estaba en un área completamente expuesta. En este sitio los patinadores de mayor tamaño están más expuestos a los depredadores que se guían por la visión, el cual es el caso de muchos peces de agua dulce (Allan 1995) y de las aves como los martines pescadores. Las otras variables no presentaron diferencias entre sitios, lo que significa que las presas no tuvieron efecto sobre la cantidad de individuos ni sobre la velocidad de la corriente y oferta de alimento. O sea que las diferencias entre el sitio 1 y el sitio 2, con y sin presas, se deben principalmente al flujo de la corriente, o sea su dirección. Al agregar las presas el flujo de la corriente cambio. En el sitio 2, esto se aprecia muy bien ya que ninguna variable difiere en magnitud, pero como se aprecia de los resultados si existen diferencias entre las condiciones (Cuadro 1).

En el sitio 1 se ha encontrado que la presencia de individuos tanto grandes como pequeños, de Gerridae y Veliidae, está asociada con una alta oferta de alimento. O sea la mayor cantidad de individuos de ambos tamaños generalmente fue encontrada en las cuadrículas por las que hubo un mayor flujo de pedazos de estereofón. En cuanto a la diferencia de tamaños en este caso ambos presentaron el mismo patrón de distribución. Esto va en contra de los resultados obtenidos en otros estudios, especialmente uno en el que se realizaron experimentos de laboratorio, en quebradas artificiales. En este se encontraron importantes diferencias en el comportamiento entre individuos de *Gerris remigis*, adultos y juveniles (más pequeños). Principalmente se encontró que los adultos tienden a distribuirse más uniformemente a lo largo de las quebradas (Sih *et al.* 1990).

En el sitio 2 con presa tampoco se encontró una diferencia entre la distribución con respecto al tamaño, pero en este caso la abundancia de individuos se encontró asociada a una alta corriente y un poco a la oferta de alimento. Otra vez sin una clara relación entre corriente y disponibilidad de alimento. El flujo de partículas de alimento probablemente depende más de la estructura de la quebrada que de la velocidad de la corriente. Esta diferencia de patrones de distribución de individuos con respecto a las variables se debe posiblemente al hecho de que en el primer sitio la velocidad promedio es más alta. Se tiene información de que los adultos de *Gerris remigis* pueden moverse corriente arriba inclusive contra corrientes fuertes sobre los 15 cm/s (Sih *et al.* 1990).

Pero en el sitio 1 la velocidad promedio es sobre los 20 cm/s en cambio en el sitio 2 con presa es de 13 cm/s. O sea, en general las velocidades altas en el sitio 1 no permiten la presencia de patinadores de ningún tamaño, pero en el sitio 2 con presa sí.

Con respecto al mismo sitio 2 pero sin presa, si encontramos una diferencia en relación al tamaño de los organismos. Se encontró una fuerte relación entre una alta oferta de comida y abundancia de patinadores pequeños, con una baja relación con las otras dos variables. Con relación al tamaño se han encontrado diferencias altamente significativas entre las tendencias de movimiento de gérridos adultos y juveniles (pequeños), los adultos se mueven 5 veces más que los juveniles, por lo que su distribución en las quebradas es más uniforme (Sih *et al.* 1990). Además hay que tomar en cuenta que la mayoría de los individuos pequeños son vélidos pertenecientes al género *Rhagovelia*, los cuales viven en o prefieren aguas tranquilas (Schuh y Slater 1995). Por el mismo estudio con gérridos, también se sabe que los adultos prefieren corrientes más altas; estos fueron más susceptibles a la deriva corriente abajo y mostraron una mayor preferencia por la tierra que los juveniles. Esto sugiere que en condiciones naturales los adultos evitan la deriva abandonando la superficie del agua (Sih *et al.* 1990). Pero también fue observado que los adultos se movían activamente corriente arriba, así podrían también evitar la deriva, esto no fue observado en juveniles (Sih *et al.* 1990). Por esto posiblemente los individuos pequeños o juveniles evitan las corrientes rápidas para evitar la deriva.

### Bibliografía

- Allan, J.D. 1995. Stream Ecology: Structure and function of running waters. Chapman & Hall, London. 388p.
- Manly, B.F.J. 1986. Multivariate Statistical Methods: A Primer. Chapman and Hall Ltd. 159p.
- Roldán, R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia. Editorial Presencia. Bogotá. 217 p.
- Polhemus, J.T. 1984. Aquatic and Semiaquatic Hemiptera. En: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds). An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. U.S.A. 722p.
- Schuh, R.T. y J.A. Slater. 1995. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Cornell University Press. 336p.
- Sih, A., J.J. Kruppa y S.E. Travers. 1990. An experimental study on the effects of predation risk, and feeding regime on the mating behavior of the water strider, *Gerris remigis*. Am. Nat. 135:284-290.
- Waters, T.F. 1972. The drift of stream insects. Ann. Rev. Entom. 17: 253-272.

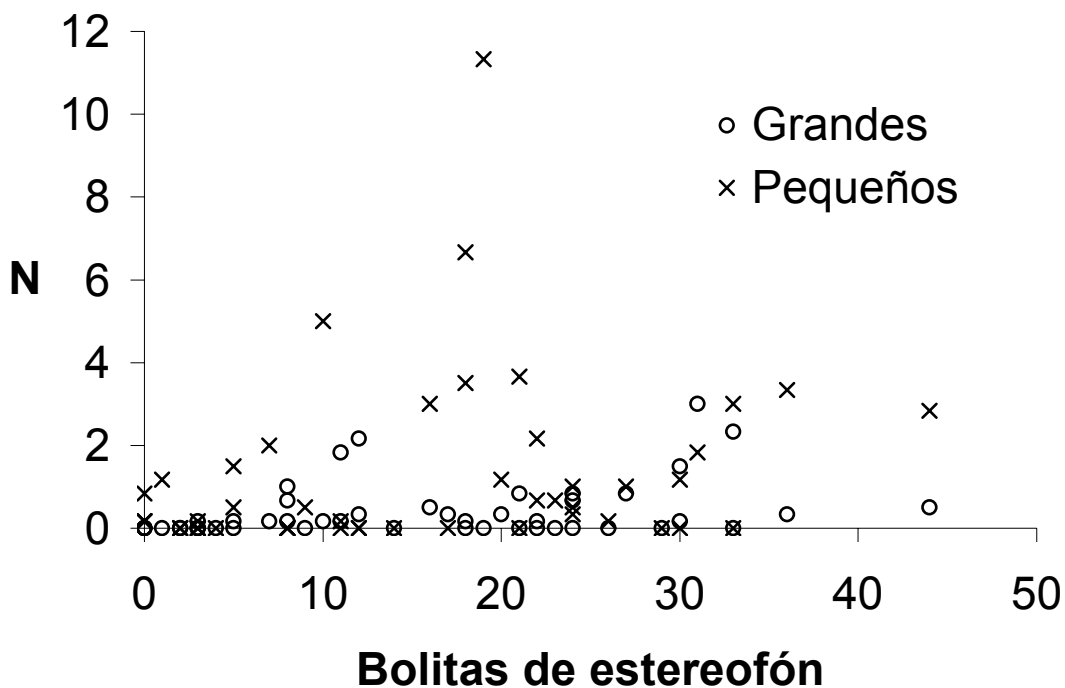
Cuadro 1. Promedio ( $\pm$  desviación estándar) de las 4 variables que se tomaron por sitio.

Sitio	Velocidad de corriente (cm/s)	Oferta de alimento (bolitas de estereofón)	Patinadores grandes	Patinadores pequeños
1 N=49	21,651 $\pm$ 9,791	15,286 $\pm$ 11,446	0,398 $\pm$ 0,679	1,231 $\pm$ 2,089
2 con presas N=32	13,040 $\pm$ 8,812	12,344 $\pm$ 10,298	0,756 $\pm$ 0,756	1,713 $\pm$ 2,168
2 sin presas N=26*	12,350 $\pm$ 7,022	10,962 $\pm$ 10,429	0,908 $\pm$ 1,069	1,285 $\pm$ 1,279

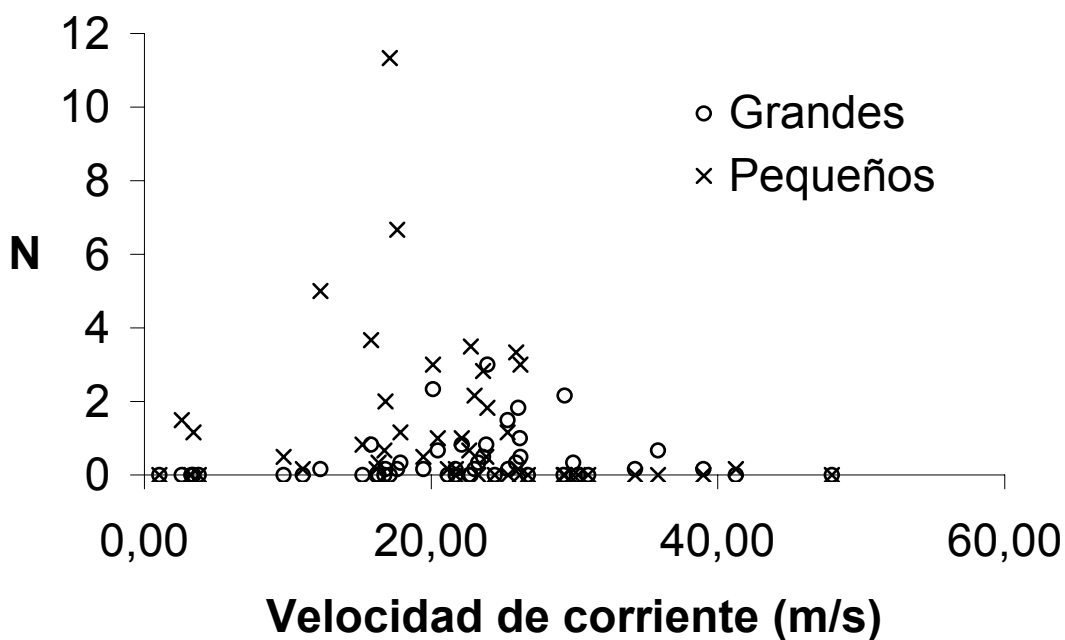
\* No se tomaron en cuenta 6 cuadrículas porque al quitar las presas dejaron de tener agua.

Cuadro 2. Resultados del análisis de correlaciones canónicas para la relación entre las variables asociadas a la corriente\*, velocidad (X1) y oferta de comida (X2); y la cantidad de patinadores\* (Gerridae y Veliidae), grandes (Y1) y pequeños (Y2). Análisis por sitio en la quebrada La Cañaza, Golfito 2001.

Variable canónica	Correlación canónica entre los 2 grupos*	Chi cuadrado Prueba de Bartlett	Grados de libertad	Probabilidad	Ecuaciones
Sitio 1 I	0.435	12.590	4	0.013	U1 = 1.030 X2 - 0.282 X1 V1 = 0.687 Y1 + 0.701 Y2
II	0.254	3.025	1	0.082	U2 = 0.991 X1 + 0.036 X2 V2 = 0.715 Y2 - 0.728 Y1
Sitio 2 con presa I	0.617	16.507	4	0.002	U1 = 0.731 X1 + 0.413 X2 V1 = 0.663 Y1 + 0.828 Y2
II	0.308	2.833	1	0.092	U2 = 1.069 X2 - 0.882 X1 V2 = 0.757 Y1 - 0.573 Y2
Sitio 2 sin presa I	0.754	19.686	4	0.001	U1 = 0.139 X1 + 0.920 X2 V1 = 0.337 Y1 + 0.924 Y2
II	0.187	0.797	1	0.372	U2 = 1.169 X1 - 0.735 X2 V2 = 0.943 Y1 - 0.385 Y2



**Figura 1. Relación entre la oferta de alimento (bolitas de estereofón) y la cantidad de patinadores (N), por cuadrícula en el sitio 1.**



**Figura 2. Relación entre la velocidad de corriente y la cantidad de patinadores (N), por cuadrícula en sitio 1.**

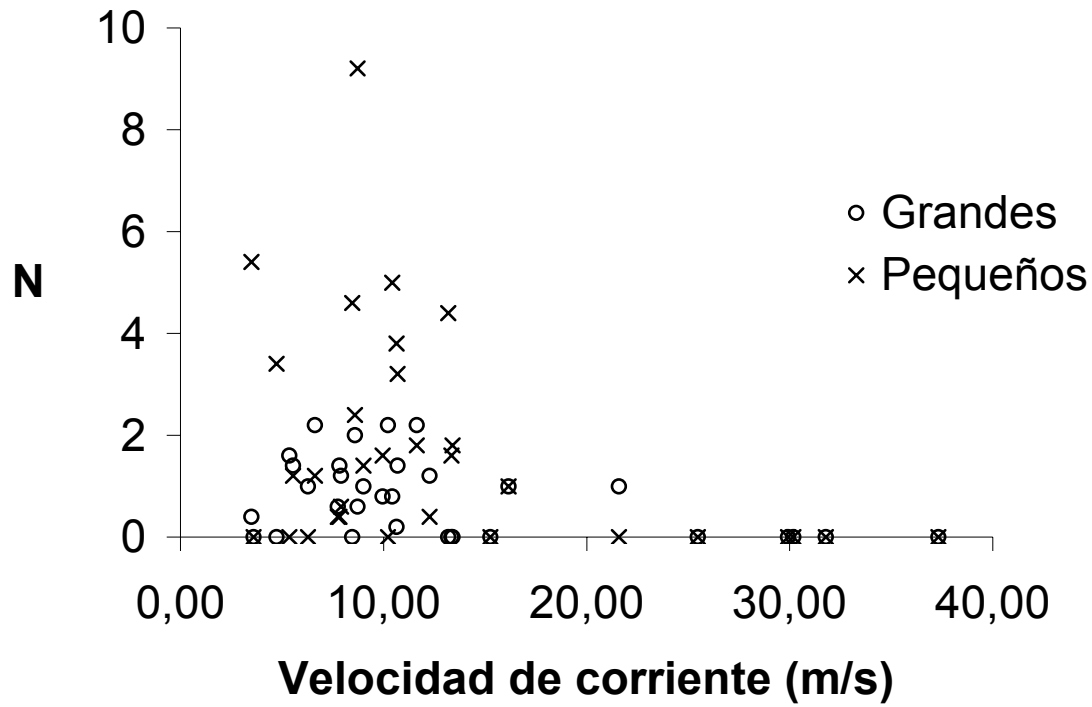


Figura 3. Relación entre la velocidad de corriente y la cantidad de patinadores (N), por cuadrícula en sitio 2 con presas.

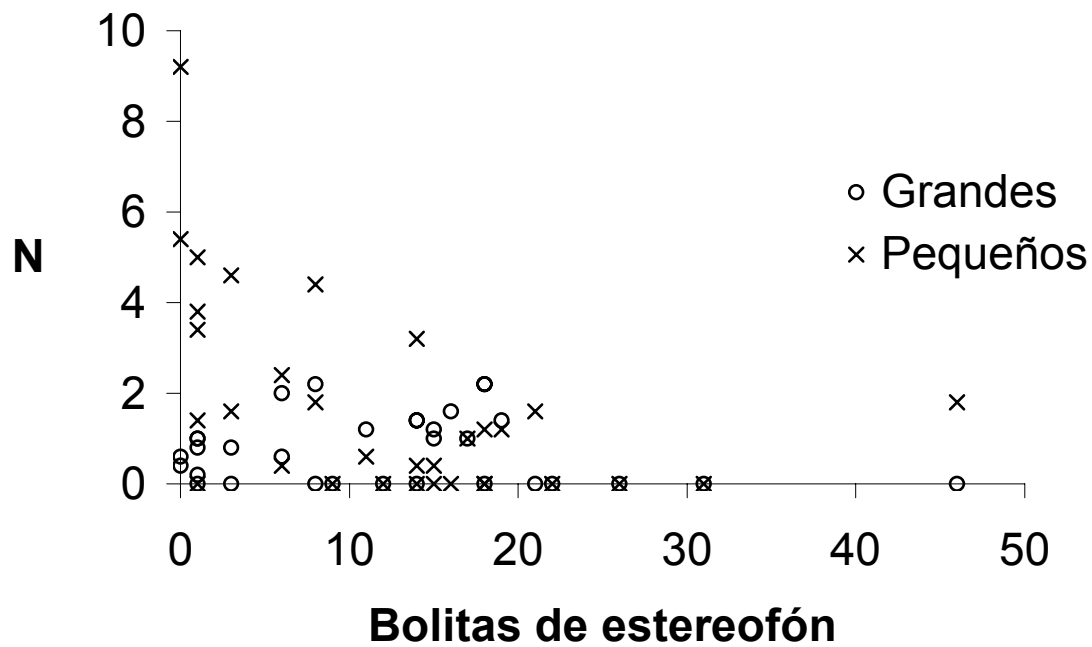


Figura 4. Relación entre la oferta de alimento (bolitas de estereofón) y la cantidad de patinadores (N), por cuadrícula en el sitio 2 con presas.



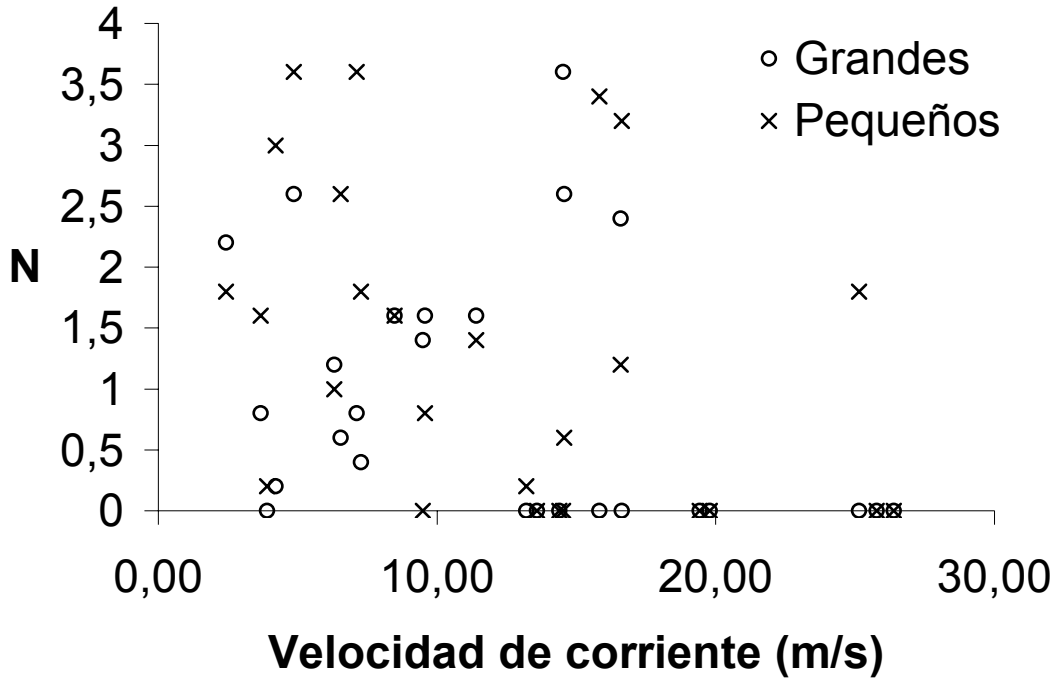


Figura 5. Relación entre la velocidad de corriente y la cantidad de patinadores (N), por cuadrícula en sitio 2 sin presas.

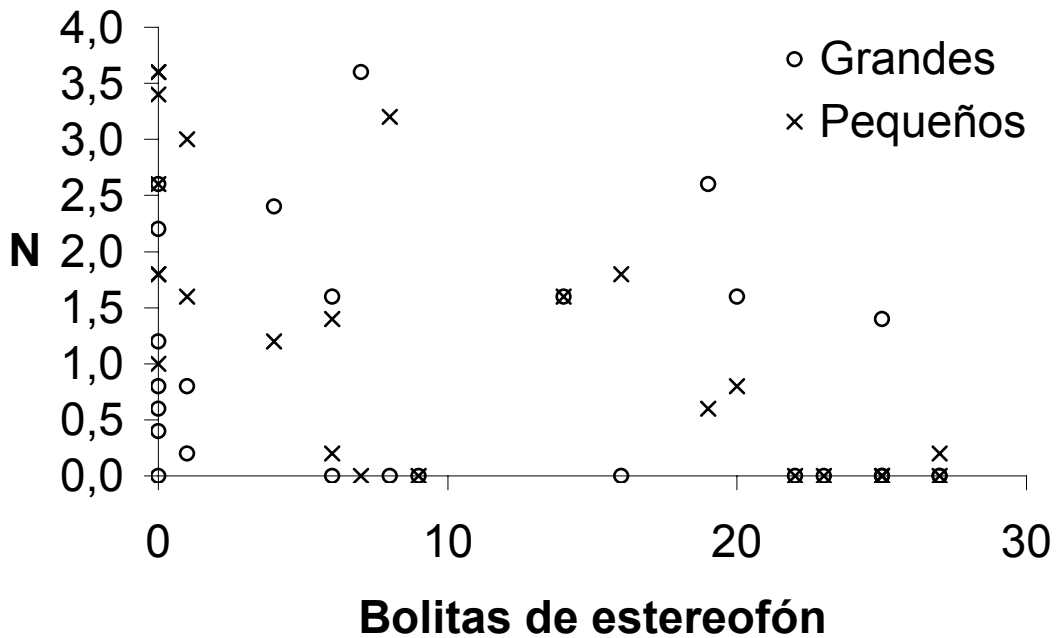


Figura 6. Relación entre la oferta de alimento (bolitas de estereofón) y la cantidad de patinadores (N), por cuadrícula en el sitio 2 sin presas.



## **Efecto de la especie de planta, forma, distancia y presencia de epífilos en la colección de hojas por *Atta colombica* (Attini, Formicidae)**

**Silvia Álvarez Clare**

**Coordinadora: Andrea Bernecker**

La actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas (*Atta sp*) involucra viajar al sitio donde se encuentra el recurso, cortar los fragmentos de hoja y transportarlos de vuelta al nido, donde este tejido vegetal es utilizado para cultivar un hongo que les sirve de alimento (Burd 1996). La selección del tipo de hoja utilizada por las hormigas está determinada, al igual que para los demás herbívoros, por diferentes factores. Entre estos se encuentran el valor nutricional, la distancia a la cual se encuentra con respecto a la colonia y los niveles defensivos que presenta (Carvalho et al. 1998).

Las plantas tropicales al ser sujeto de un importante ataque por herbívoros, han desarrollado diferentes métodos de defensa que les permiten combatir a estos depredadores. Entre ellos se encuentra la presencia de pelos, espinas o ceras en la superficie de la hoja, sustancias tóxicas o compuestos secundarios y hojas duras y fibrosas que dificultan el ataque. Actualmente se estudia otra posible fuente de protección contra herbívoros: la presencia de epífilos (Marquis y Braker 1994).

Los epífilos son musgos, hongos, algas y cianobacterias que se han adaptado para vivir sobre las hojas de las plantas superiores (Lucking y Bernecker 1999). Estos organismos al igual que otros epífitos no son parasíticos y más bien pueden representar una ventaja para las plantas al brindarles una fuente de nitrógeno (Bentley y Carpenter 1984) o protegerlas de los herbívoros mediante las sustancias secundarias que poseen (Mueller y Wolf-Mueller 1991).

Los objetivos de este trabajo son evaluar la preferencia con respecto a las hojas llevadas al nido, o botadas a la orilla del camino por parte de las hormigas *Atta colombica* considerando diferentes variables como tipo de planta, forma de la hoja, distancia con respecto al nido y principalmente si existe preferencia por hojas con o sin epífilos.

### **Métodos**

El estudio se llevó a cabo en el área conocida como El Naranjal, en el sector del aeropuerto, Golfito; durante los días 25 al 27 de Enero de las 9:30 a las 11:30 a.m. Se realizaron observaciones del forrajeo de hormigas *Atta colombica* con diferentes tipos de hojas llevadas hacia el nido. Se estudió la preferencia por la forma de la hoja (circular o triangular), el tipo de hoja (palma o melina) y la presencia o ausencia de epífilos (especialmente briófitos y líquenes). Las hojas utilizadas el primer día fueron porciones circulares de palma (*Crysophila albidia*) con un diámetro de 5 mm. El segundo día se utilizaron círculos de las mismas hojas que las hormigas estaban llevando al nido (*Melina arborea*) y el tercer día se utilizaron trozos de forma triangular de 10 mm de base de la misma *M. arborea*. Para evaluar la preferencia por hojas con o sin epífilos, en el caso de la palma, se tomaron círculos de la misma hoja pero unos de la parte en que contenía bastantes epífilos y otros de la parte sin epífilos, cuya superficie fue limpiada con un paño. En el caso de la Melina, se les agregó artificialmente epífilos a algunos de los trocitos de hoja con una pinza. Cabe resaltar que con respecto a la forma de los trocitos, solo se realizaron pruebas para la Melina, ya que los experimentos con palma, se llevaron a cabo únicamente con trozos de hoja de forma circular.

Las observaciones consistieron en colocar en el centro del camino de las hormigas 10 trozos de hoja, 5 con epífilos y 5 sin epífilos de manera alternada y observar el número de hojas de cada tipo que eran cargadas (llevadas en dirección al nido) y botadas (corridos hacia la orilla del camino) por las hormigas. Cada vez que una hoja era removida, ésta era reemplazada por otra similar, de manera que siempre se mantuvieran las mismas 10 hojas. Este procedimiento se llevó a cabo a 2.5 m del nido (cerca), a 31 m (medio) y a 46 m del nido (lejos).

Para cuantificar las condiciones ambientales que podían estar influenciando cada uno de estos tres sitios se midió la temperatura (C°) con un termómetro y la iluminación (lux) con un iluminómetro durante los dos últimos días.

Para evaluar las diferentes hipótesis se realizaron pruebas de chi cuadrado, y G (en el caso de que hubieran valores menores de 5).

## Resultados

Según los resultados obtenidos existen diferencias entre las proporciones de las hojas botadas y llevadas, con y sin epífilos para al menos alguna de las plantas estudiadas ( $\chi^2=450.71$ , g.l.7,  $p<0.001$ , Fig.1). Debido a estas diferencias se procedió a analizar más detalladamente cada una de las variables medidas.

Al estudiar el forrajeo de las hormigas *Atta colombica* se observó que existe una preferencia por llevar las hojas de melina en comparación con las hojas de la palma ( $\chi^2=3.51$ , g.l.1,  $p=0.061$ ; Fig.1). Por el contrario botaron más las hojas de palma que las de melina ( $\chi^2=50.5$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Fig.1).

Al observar el efecto de la forma de la partícula de hoja en el forrajeo de las hormigas realizado para la Melina, se observó que existe una preferencia por los trozos de forma triangular ante los de forma circular tanto a la hora de llevarlos al nido ( $\chi^2=17.56$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Fig.1) como al botarlos ( $\chi^2=101.95$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Fig.1). Se observó además que en general la categoría de forrajeo más frecuente fue la de botar hojas sin importar si estas presentaban epífilos o no ( $\chi^2=1237$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Fig.1).

Al llevar hojas hacia el nido, las *Atta* prefirieron las que NO presentaron epífilos para cada una de las plantas estudiadas (Palma:  $G=8.74$ , g.l.1,  $p=0.003$ ; Melina circular:  $\chi^2=87.8$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Melina triangular:  $\chi^2=248.6$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Fig. 2). Sin embargo botaron más las hojas CON epífilos (Palma:  $\chi^2=12.42$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Melina circular:  $\chi^2=65.35$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Melina triangular:  $\chi^2=212$ , g.l.1,  $p<0.001$ ; Fig. 2).

Al evaluar si existía diferencia en el tipo de forrajeo según la distancia del nido a la cuál se colocaran los trozos de hoja, se encontró que para la palma las hormigas se comportaron básicamente igual, presentando su mayor actividad en la distancia intermedia ( $\chi^2=13.11$ , g.l.7,  $p=0.7$ ; Fig. 2A). Para las dos formas de Melina, por el contrario, las preferencias de las hormigas cambiaron según la distancia del nido a la cuál se encontraban los pedazos de hoja. En el caso de la Melina circular se observa que llevaron más hojas hacia el nido al estar cerca del mismo, mientras que prefirieron botarlas cuando se encontraban a una mayor distancia ( $\chi^2=162.76$ , g.l.7,  $p<0.001$ ; Fig. 2B). Básicamente lo mismo sucedió con la Melina triangular ( $\chi^2=302.1$ , g.l.7,  $p<0.001$ ; Fig. 2C) aunque también se presentó diferencia en la proporción de hojas sin epífilos que botaron, ya que ésta se mantuvo constante para los tres sitios, lo que no sucedió para las otras categorías de forrajeo. Por otro lado la alta luminosidad presente en el sitio “lejos” puede ser la causante de que en la mayoría de los casos aquí se presente una menor actividad que en la distancia intermedia (Cuadro 1).

## Discusión

Según Tonhasca y Bragança (2000) la dureza de las hojas va a ser un factor influyente en la preferencia de forrajeo de las hormigas *Atta sexdens*, lo cual concuerda con lo encontrado para *Atta colombica* en el presente estudio. Se observó que existió preferencia por las hojas de Melina con respecto a las de palma (Fig.1), las cuales eran visiblemente más duras y fibrosas. Sin embargo, las hojas de Melina eran las que estaban siendo utilizadas por las hormigas en ese momento, lo que pudo haber influido en la preferencia. Se ha encontrado que al ponerles experimentalmente diferentes recursos, las *Atta* tardan cierto tiempo en cambiar su fuente de hojas y más bien se han descrito como bastante fieles a su recurso (Marquis y Braker 1994). Dicho comportamiento también podría explicar porqué las hormigas en general botaron más hojas de las que llevaron (Fig.1)

Con respecto a la forma de la hoja, se observó que prefirieron los trocitos triangulares (Fig. 1), probablemente porque se asemejan mejor al patrón de herbivoría de estas hormigas. Éste consiste en cortes semicirculares con dos “puntas,” las cuales podrían facilitar el transporte de las hojas hacia el nido (Mueller y Wolf-Mueller 1991).

Con respecto a la presencia de epífilos en las hojas se encontró que como se esperaba las *Atta* prefirieron llevar al nido hojas sin epífilos y botar a la orilla del camino hojas con epífilos. Estas últimas probablemente para que no contaminaran las hojas que estaban siendo transportadas y evitar la probabilidad de que fueran cargadas por error por otra hormiga (Fig. 2). Mueller y Wolf-Mueller (1991) proponen dos posibles explicaciones para este hecho: 1- Los epífilos aumentan el costo de cortar la hoja en el sitio de cosecha, además de que generalmente son indicadores de hojas más viejas y duras. 2- Los epífilos protegen las hojas químicamente mediante la presencia de compuestos secundarios dañinos para las hormigas y para el hongo que ellas cultivan. Con respecto a este último argumento se sugiere que los epífilos pueden contener hongos que compitan con *Rhizites*, el hongo cultivado por las hormigas y que además es raro y poco exitoso en la naturaleza (Carvalho et al. 1998). Otros componentes de los epífilos como líquenes y musgos, también poseen sustancias antifúngicas, especialmente terpenos, las cuáles resultan bastante tóxicas para las hormigas y su cultivo de hongo (Marquis y Braker 1994).

Al analizar los resultados obtenidos con respecto a las diferencias en el hábito de forrajeo según la distancia del nido, cabe resaltar que los tres experimentos (palma/ Melina circular/ Melina triangular) se llevaron a cabo en tres días diferentes por lo que las condiciones ambientales pueden haber variado, influyendo en los

resultados obtenidos para cada día. Para la palma se observó más actividad en el medio (Fig. 2A), lo que se puede deber a que dicho sitio estaba en la sombra, donde la temperatura del suelo no alcanza niveles tan altos que podrían llegar a afectar el forrajeo de las hormigas (obs. pers.). Para los dos tipos de Melina la situación es diferente, ya que existen categorías de forrajeo donde la mayor actividad se llevó a cabo cerca o lejos (Fig. 2B y 2C). Nuevamente estos resultados pueden deberse al azar, al corto tiempo de muestreo, condiciones climáticas variables o inclusive factores externos no considerados en este estudio. Al respecto, Wetterer (1991) señala que para *Atta cephalotes* no se encontraron diferencias en el patrón de forrajeo de *Citrus paradisi*, al evaluarlo a tres distancias del nido (6, 20 y 50 m). Además si la alta temperatura influyera negativamente en la actividad de forrajeo de un sitio, se esperaría que el tercer día (Melina triangular, Fig. 2C), en el sitio lejos donde se presentaron las mayores temperaturas (Cuadro 1) se hubiera presentado la menor actividad y esto no se cumple para todas las categorías de forrajeo.

Como conclusión se podría decir que la selección de dieta por parte de *Atta colombica* está determinada por una variedad de factores entre los cuáles se encuentra la especie de planta y la presencia de epífilos en las hojas. Estos epífilos podrían entonces considerarse como ventajosos para la planta en el sentido de que la protegen de herbívoros como las hormigas cortadoras de hojas.

### Bibliografía

- Bentley B. L. y E. J. Carpenter 1984. Direct transfer of newly- fixed nitrogen from free –living epiphyllous microorganisms to their host plant. *Oecologia* 63:52-56.
- Burd M. 1996. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *American Naturalist*. 148(4): 597-612.
- Carvalho K., K. Silvera, D. Alvira, N. Franz, J.C. Trejo y B. Weislo 1998. Efecto de la presencia de epífilos sobre la recolección de hojas en la hormiga cortadora *Atta cephalotes*. P: 50-52. En: *Ecología de Poblaciones-Libro de curso*. Federico Chinchilla y Alejandro Fargi (Eds). mimeografiado.
- Lucking R. Y A. Bernecker- Lucking 1999. The microcosmos in the tropical forest. *German Research* . P:5-9.
- Marquis R.J. y H.E. Braker. 1994 Plant –Herbivore Interactions: Diversity, Specificity, and Impact. P:261-281 En: *La Selva, Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. L.A. Mc Dade, K. S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (Eds.) University of Chicago Press. EE.UU.
- Mueller U.G. y B. Wolf-Mueller 1991. Epiphyll deterrence to the leafcutter ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 86: 36-39.
- Tonhasca A. Jr. y M.A.L. Bragança 2000. Effect of leaf toughness on the susceptibility of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* to attacks of a phorid parasitoid. *Insectes Sociaux* 47 (3):220-222)
- Wetterer, J.K. 1991. Source distance has no effect on load size in the leafcutting ant, *Atta cephalotes*. *Psyche* 98:356-358.

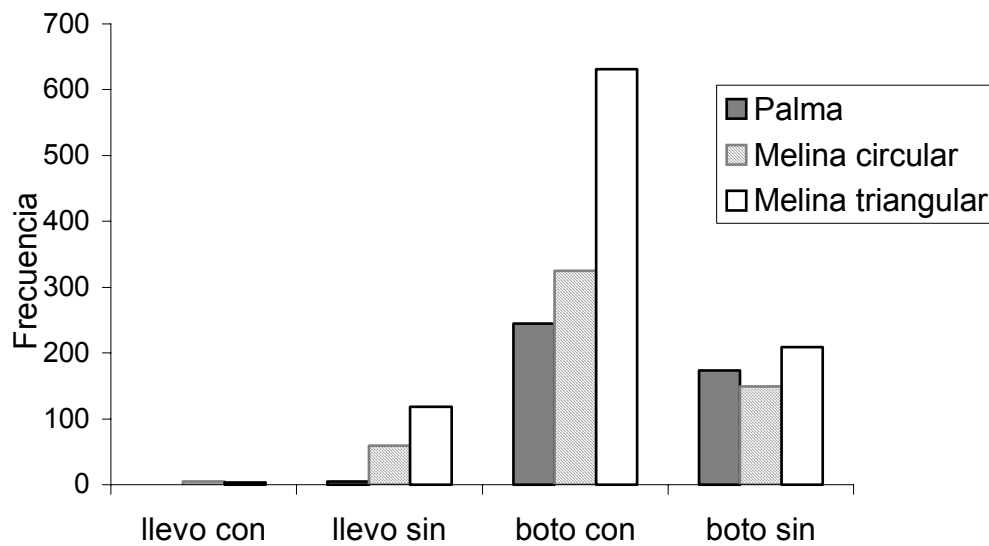
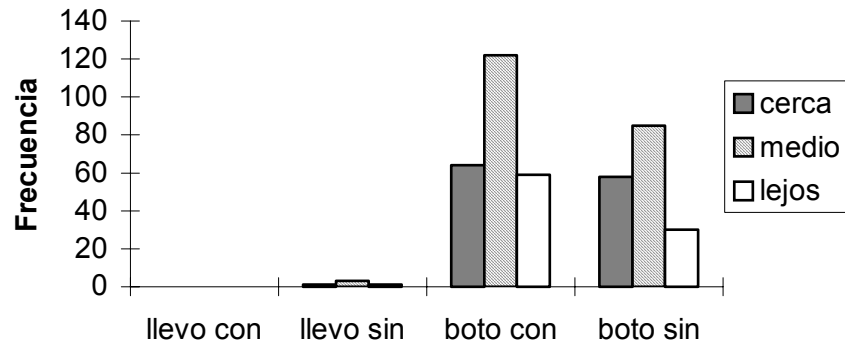


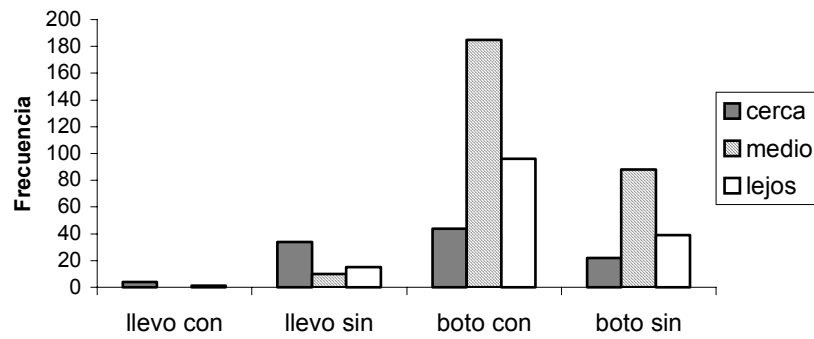
Fig. 1. Preferencia de tipo de planta (Palma vs. Melina circular) y forma del fragmento de hoja ( Melina circular vs. triangular) para cada categoría de forrajeo observada en las hormigas (llevar y botar), con y sin epífilos.

Cuadro 1. Condiciones climáticas presentadas durante el último día de muestro en los sitios donde fueron colocadas las hojas según la distancia del nido

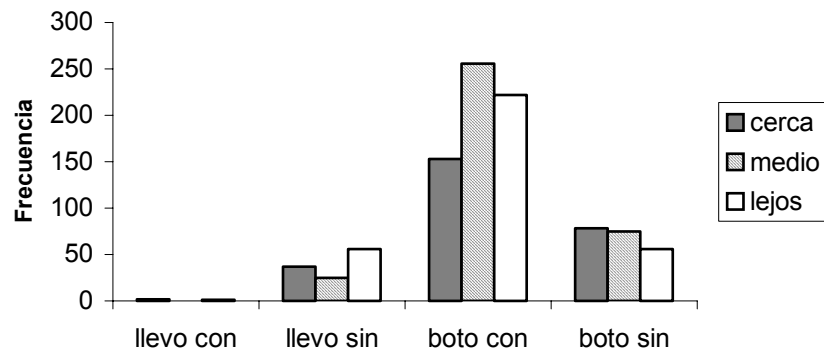
Categoría	Distancia al nido (m)	Temperatura (C°)	Luz (Lux)
Cerca	5.2	27	233
Medio	30.7	29	973
Lejos	46.2	33	2100



A.



B.



C.

Fig. 2. Número de trozos de planta llevados al nido o botados a la orilla del camino, con y sin epífilos para las tres distancias observadas. A. Palma, B. Melina circular y C. Melina triangular





## Movimiento del polen en flores de *Pseudobombax septenatum*

**Katya Barrantes Salas**

**Coordinador: Jorge Lobo**

El polen es solo una pequeña parte de la flor, cuya estructura ésta sujeta a presiones de selección para adaptarse a un modo de polinización, en especial, a interacciones con polinizadores animales (Flores 1998). Los animales vectores cubren un ámbito que varía desde insectos hasta mamíferos y siempre hay un mecanismo de atracción o recompensa para el vector. Según Flores (1998) este puede ser el néctar de la flor, el exudado azucarado de algunos estigmas o el mismo polen, utilizado como fuente de alimento, en gran cantidad por las abejas.

Como polinizadores, las abejas juegan un papel importante en la ecología de los diferentes tipos de flores. Estas forrajean desde el amanecer hasta el anochecer. Según Janzen (1991) este comportamiento esta influenciado por el nivel de luz. En el forrajeo intervienen también bailes y señales especiales de potenciales lugares de forrajeo, como la posición del sol y también la distancia empleada en el vuelo para localizar un recurso en particular (Roubik 1989). La posibilidad de que una abeja recolecte néctar o polen de una planta en particular depende de la distancia entre ella y la colmena y la morfología de la planta. En meliponas como *Trigona fulviventris* el forrajeo es disperso, pero si una forrajeadora es recompensada varias veces en un mismo sitio es estimulada a traer a otros miembros (Janzen 1991).

Los murciélagos son también parte importante de la polinización, más que todo en los trópicos; donde ocurre mayormente (Proctor et al. 1996). Las flores polinizadas por murciélagos no se abren antes de que el sol se oculte; y pasan abiertas durante toda la noche y una pequeña parte de la mañana. Según Proctor et al. (1996) las flores polinizadas por murciélagos tienen características ecológicas, en cuanto a color, forma de la flor, hora de apertura, cantidad de néctar y polen, que las hacen especiales.

Con este estudio se pretende determinar la contribución de los polinizadores y las características de la polinización en *Pseudobombax septenatum*.

### Métodos

Se observó un árbol de *Pseudobombax septenatum*, en un área abierta en Golfito, durante el mes de enero del 2001, para determinar el momento y la característica de la polinización de sus flores.

Durante tres días se hicieron observaciones; en la noche (de 17:30 a 21:00) y en la madrugada (de 4:00 a 8:00). Se observó el momento en el que las flores se abrieron y cuando se cayeron al día siguiente. También fueron colectados los estigmas y algunos estambres de las flores, inmediatamente después de abrirse y al día siguiente; cuando cayeron, además del néctar de varias flores recién abiertas, para observar la cantidad de recurso que estas estaban ofreciendo a sus polinizadores

Se contabilizó la cantidad de abejas que llegaron a las flores, durante todas las horas de muestreo en que sitio de flor se encontraban y a que horas lo hicieron.

### Resultados

Se comparó el número de granos de polen por estigma antes y después de la llegada de las abejas y se observó que el promedio de polen “antes” fue mayor que el promedio de polen “después” (Figura 1), la diferencia fue significativa; con  $U = 102.00$ ,  $n_1 = 8$ ,  $n_2 = 16$ ,  $p > 0.018$ . Al comparar el número de granos de polen por antera se observó que hubo mayor cantidad “antes” de la llegada de las abejas que “después”, (Figura 2) esta diferencia no fue significativa ( $U = 110$ ;  $n_1 = 8$ ,  $n_2 = 16$ ,  $p = 0.300$ ).

Hubo mayor visitas en las anteras (más de 350 abejas) y dentro de la flor (más de 150). En el estigma y fuera de la flor se observaron pocas (menos de 50), con  $X^2 = 6571$ ;  $gl = 3$ ;  $p = 0.001$ . (Figura 3).

La actividad de las abejas comenzó aproximadamente alas 5:15 (excepto el día 1 pues las observaciones se empezaron entre las 5:30 y las 5:45). La actividad del día 1 empezó a disminuir a las 5:30 y aumentó; aunque poco; después de las 6:00. En el día 2 podemos observar que la actividad disminuyó antes de las 5:15 y continuó hasta las 5:45, luego aumentó hasta antes de las 6:15, por último bajó poco a poco. El día 3 se observó un comportamiento diferente, la actividad bajó hasta las 5:15 y luego aumentó poco a poco hasta aproximadamente las 6:15, en ese momento empezó a disminuir (Figura 4). Se realizó una prueba de Kolmogorov-Simirnov y se

obtuvo para los días 1 y 2 ( $d_{max} = 0.39$ ;  $n_1 = 788$ ,  $n_2 = 711$ ;  $p = 0.001$ ), para los días 1 y 3 ( $d_{max} = 0.24$ ;  $n_1 = 788$ ,  $n_2 = 1235$ ;  $p = 0.001$ ) y para los días 2 y 3 ( $d_{max} = 0.160$ ;  $n_1 = 711$ ,  $n_2 = 1235$ ;  $p = 0.001$ ).

En el cuadro 1 se pueden observar algunos datos fenológicos acerca de Pseudobombax septenatum; como hora de apertura de las flores, hora de llegada de las primeras abejas y la hora en la que se empiezan a caer las primeras flores; donde se puede apreciar que este sigue abriendo sus flores durante toda la noche y parte de la mañana y que los únicos polinizadores que se observaron fueron las abejas; y solamente en horas de la mañana.

Se colectó néctar; con el fin de observar si estas estaban ofreciendo a sus principales polinizadores; el género Glossophaga, recurso suficiente para que estos se acercaran y polinizaran; las cantidades obtenidas en tres diferentes flores fue de 15  $\mu$ l, 40  $\mu$ l y 20  $\mu$ l.

Al determinar los polinizadores se observó: 4 especies de abejas meliponas (Trigona fulviventris, Trigona corvina, Partamona cupira, Trigonisca) y ningún murciélago.

## Discusión

El hecho de encontrar un mayor número de granos de polen en el estigma antes de la llegada de las abejas que después sugiere que estas abejas están polinizando estas flores; de hecho los Himenóptera, especialmente las abejas, son considerados los polinizadores por excelencia (Endress, 1994). Se debe aclarar que el número de granos de polen de estos estigmas estuvo muy influenciado por la manera en que se colectaron, pues las flores en el momento de la colecta cayeron bruscamente y el polen se dispersó por lo que pudo haber caído dentro del estigma. El número de granos de polen en la antera fue mayor antes lo que indica que el polen fue extraído por las abejas, pues como se sabe el recurso esencial más importante para los animales es el alimento, este es un factor decisivo (Krebs 1985) además el polen es un recurso muy utilizado por las abejas para su alimentación (Roubik 1989).

Las características de las flores de Pseudobombax septenatum de poseer centenares de estambres con polen Proctor et al. (1996) probablemente provoca que se haya observado mayor cantidad de abejas en las anteras que en ninguna otra parte de la flor. Se observaron varios individuos dentro de la flor que posiblemente contribuyeron a que el polen cayera dentro del estigma y llegara a ser polinizado.

La actividad de las abejas es variada. Biesmeijer (1997) explica que la recolección de polen y néctar no es uniforme durante el día, además que existen variaciones entre especies, en este caso la hora de recolección esta influenciada por factores característicos de las flores. Como pudimos observar las abejas empiezan a forrajear a las 5:15, pues las flores comienzan a caerse a las 7:15 (Cuadro 1). Biesmeijer (1997) demostró que las abejas con experiencia del día anterior salen más temprano que las otras y que regresan a chequear si la fuente presentaba alimento o no. Se ha observado comportamientos en la colmena donde cientos de abejas salen antes del amanecer. Biesmeijer (1997) demostró que las abejas con experiencia del día anterior regresan a chequear si la fuente presenta alimento o no.

Los picos de actividad observados se deben al tipo de forrajeo, Janzen (1991) explica que si una abeja es recompensada varias veces en un mismo sitio es estimulada a traer a otros miembros, por lo que la actividad baja probablemente en el momento que las abejas visitan la colmena cargadas de polen. En el día 3 (Figura 4) se observa un comportamiento diferente, pues las abejas están muy influenciadas por la cantidad de luz (Biesmeijer 1997) y ese día amaneció nublado.

La cantidad de néctar recolectado por nosotros fue muy poco como para obtener una conclusión, como la de si todas las flores presentan una cantidad constante de néctar; sin embargo se sabe que las abejas y los murciélagos lo usa como fuente de alimento (Proctor et al. 1996) aunque esto no fue observado.

Se encontraron 4 especies de abejas y no se observó ningún murciélago. Se sabe que el polen es roído por los murciélagos (Proctor et al. 1996) aunque estas flores también producen néctar para atraerlos. En Pseudobombax septenatum se ha observado polinización por Glossophaga (Salazar y Fernández 2000). Este es un árbol con flores características para ser polinizada por murciélagos, sus flores se abren al anochecer, su color es blanco, no tiene perfume, es robusta, con gran cantidad de polen, néctar mucilaginoso y flores bastante expuestas) (Proctor et al. 1996), a pesar de esto parece que la polinización esta siendo llevada acabo por las abejas.

## Bibliografía

- Biesmeijer, J.C. 1997. Abejas sin aguijón. Elinkwijk BV. Utrecht. 80 p.  
 Endress, P. 1994. Diversity and Evolutionary Biology and tropical Flowers. Cambridge Press. Gran Bretaña. 800 p.  
 Flores, E. 1989. La Planta. Editorial tecnológica de Costa Rica .504 p.

- Janzen, D. H. 1991. Insectos. En: D. H. Janzen (ed). Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 822 p.
- Krebs, CH. J. 1985. Ecología. Estudio de la distribución y abundancia. Harla, S.A. México. 753 p.
- Proctor, M. Yeo, L. Lack, H. 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press. Oregon.
- Roubik, D. 1989. Ecology and Natural history of tropical bees. Cambridge Press. USA.
- Salazar, K. y Fernández, R. 2000. Cambios en Abundancia y la utilización de recursos florales, a través de 1 año, en murciélagos nectarívoros de la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura Escuela Nacional de estudios profesionales, Izcala.

Cuadro 1. Aspectos fenológicos de *Pseudobombax septenatum*

Hora	Evento
5:30	Murciélagos sobrevuelan el árbol.
6:15-6:30pm	Comienzan a abrir los botones, con un lapso de 10-15 min. Desde el momento en que se marca la línea de división de las brácteas hasta que la flor abre por completo.
6:45 PM	Terminan de abrir las últimas flores
8:30 PM	Finaliza el muestreo sin observaciones de murciélagos alimentándose.
5:15 AM	Llegan las primeras abejas a las flores.
6:00 AM	Ya se encuentran al menos 4 sp de abejas
7:15 AM	Empiezan a caerse las primeras flores.

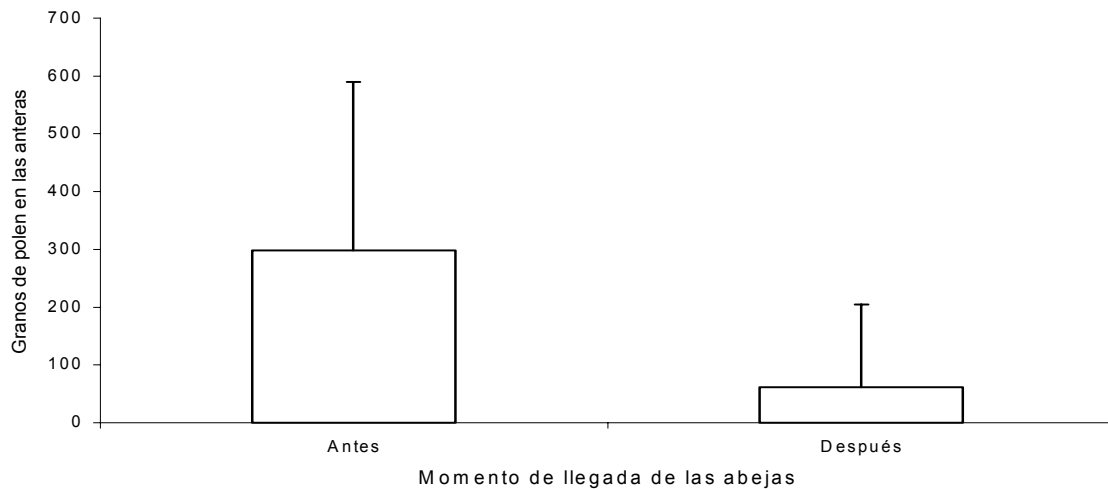


Figura 1. Promedios de polen en las anteras, antes y después de la visita de las abejas (Antes n =8, Prom =298.125, s =291.284; Después: 16, 61.519, 143.484).

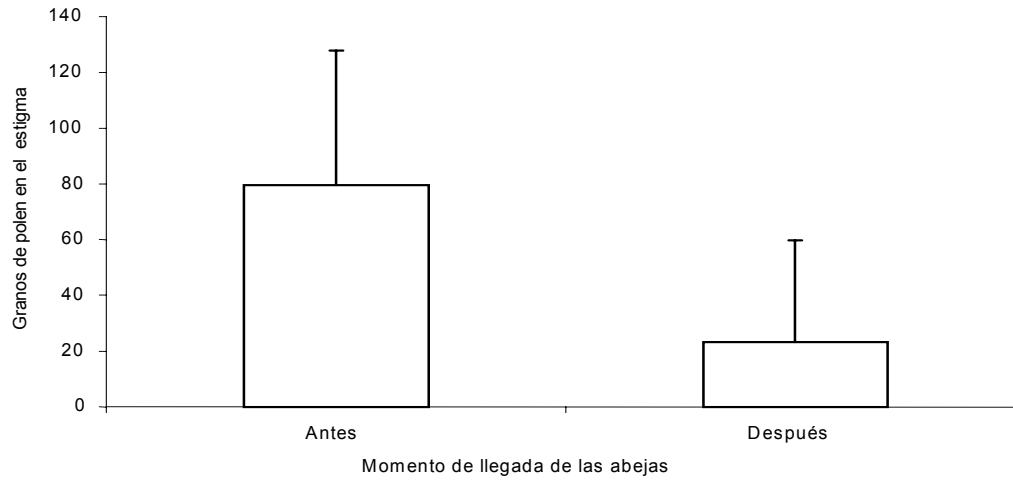


Figura 2. Promedios de polen en el estigma, antes y después de la visita de las abejas (Antes n =8, Prom =79.65, s =46.106; Después: 16, 23.212, 36.457).

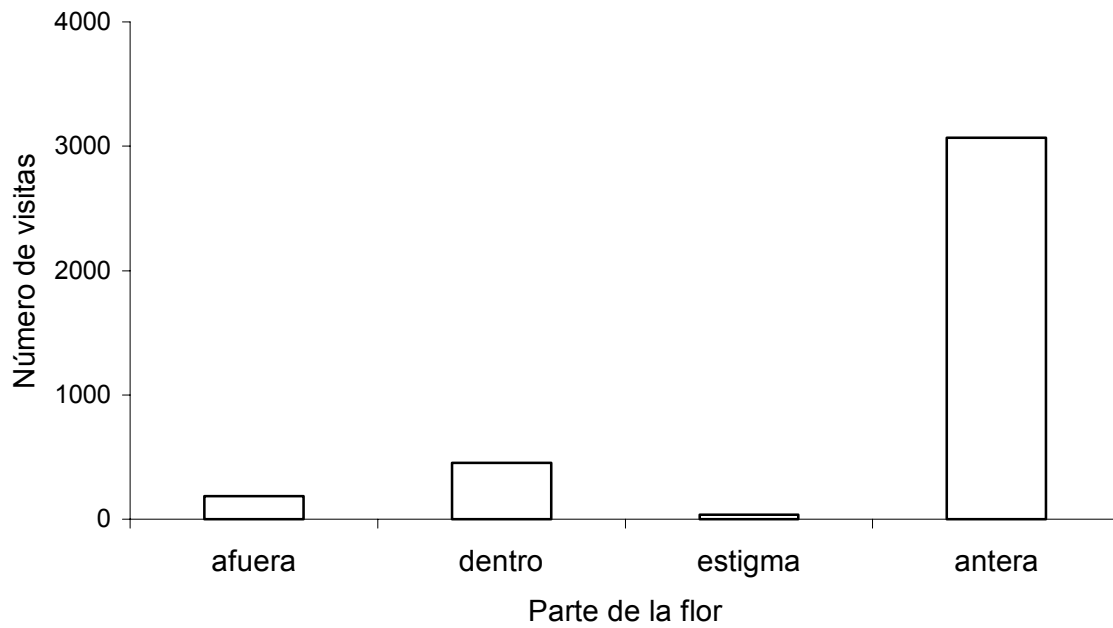


Figura 3. Ubicación de individuos de abejas; en las flores de Pseudobombax septenatum

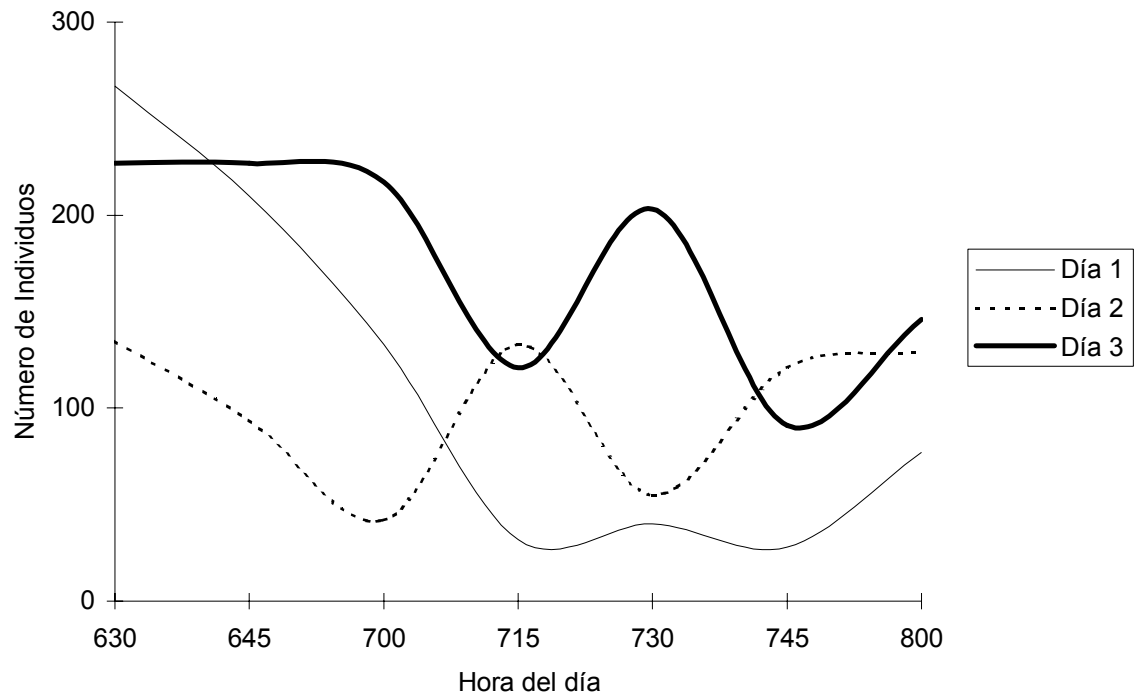


Figura 4. Actividad de las abejas por día en las flores de *Pseudobombax septenatum*.



## **Factores que influyen sobre el desplazamiento y preferencia de percha de Hetaerina sp. (Zygoptera: Calopterygidae)**

**Esteban Bermúdez R.**

**Coordinador: William Eberhard**

Los organismos del orden Odonata, llamados libélulas o caballitos del diablo, son insectos hemimetábolos cuyo periodo larval es acuático, la mayoría ponen sus huevos sobre la vegetación flotante o emergente (Roldán 1988). Los adultos capturan presas en vuelo, en la mayoría de las especies de la familia Calopterygidae, los machos permanecen cerca del agua defendiendo territorios, en tanto que las hembras visitan el lugar únicamente para copular y depositar los huevos en el agua (Paulson 1982).

En Hetaerina vulnerata algunos individuos defienden territorios en sitios de las quebradas que contienen material de oviposición atractivo para las hembras, mientras otros machos no agresivos son satélites (Thornhill y Alcock 1983). Este tipo de comportamiento territorial parece ser bastante común en este género, ya que también ha sido estudiado en H. fuscoguttata (Rojas 1995) y en H. macropus (Eberhard 1986).

Los machos de Hetaerina sp en la Quebrada Cañaza en Golfito, parecen presentar también comportamiento territorial, aunque esta supuesta territorialidad no está clara, ya que se han observado complicadas y largas peleas que no se resuelven, es decir, al final de las peleas ninguno de los machos parece resultar vencedor (Eberhard, com pers.).

En este trabajo se estudian algunos factores que influyen en el desplazamiento y la preferencia de percha de Hetaerina sp en la Quebrada Cañaza. Los objetivos son los siguientes:

1) Determinar si existe una relación entre las densidades de población en diferentes años y las distancias de desplazamiento. 2) Determinar si existe relación entre el tamaño y/o edad del macho y la distancia que se desplaza. 3) Determinar si existe preferencia por cierto tipo de percha, de acuerdo al tipo de vegetación y presencia de sol o sombra, según sexo y en total. 4) Determinar si existe una relación entre el tamaño y/o edad del macho y la preferencia por cierto tipo de vegetación como sitio de percha.

### **Métodos**

El trabajo se llevó a cabo el 7 de enero del 2001, en un sector de la Quebrada Cañaza en Golfito de Puntarenas, entre las 8:00 y 12:30. El grupo de trabajo se dividió en dos subgrupos, se definió un punto cero a partir del cual el subgrupo A trabajó en un transecto de 110 m de largo río arriba y el subgrupo B trabajó en un transecto de 110 m río abajo. Los dos transectos se marcaron con cinta cada 5 m a partir del punto cero.

Una persona de cada subgrupo estimó la oferta porcentual de los tipos de perchas presentes a ambos lados de la quebrada en su respectivo transecto, según la siguiente clasificación: a) Encima: vegetación colgando sobre el agua, b) Junto: vegetación llegando al límite del curso de agua pero sin colgar sobre ésta y c) Lejos: cuando existe por lo menos 1 m lineal de sustrato sin vegetación a partir del agua. También se estimó la oferta porcentual de sustrato con sombra o con sol en el momento en que se tomaron los datos para cada individuo.

En el primer recorrido de 8:00 a 10:30 se capturaron todos los individuos encontrados en los dos transectos y se marcaron con tinta indeleble en las alas, anotando el número de individuo y la letra correspondiente al transecto A o B. Para cada individuo se anotaron los siguientes datos: el sexo, la edad del macho (joven o viejo) según la coloración roja de las alas, el tamaño según la longitud de las alas, lo que se midió con una regla (incertidumbre  $\pm 0.1$  cm), ubicación en m a lo largo del transecto, hora de captura y el sitio de percha según tipo de sustrato (hoja o palo), tipo de vegetación y presencia de sol o sombra.

Posteriormente se realizó un segundo recorrido de 11:00 a 12:30, donde se tomaron los mismos datos para individuos no marcados. Para los individuos marcados se anotó el nuevo sitio de percha, según tipo de sustrato, tipo de vegetación y presencia de sol o sombra; además se anotó la ubicación a lo largo del transecto, para calcular la distancia que se había desplazado a partir de la primera captura, ésta se calculó tanto a lo largo de la quebrada como en forma lineal, es decir tomando la distancia desde un punto hasta el otro en línea recta, sin seguir el curso de la quebrada.

Se estimó el tamaño de la población de Hetaerina sp por medio del método de Lincoln, para calcular posteriormente la densidad de la población en un área de 220 m<sup>2</sup>.

Para determinar si existe relación entre el tamaño del macho y la distancia de desplazamiento lineal y a lo largo de la quebrada, se aplicó una regresión lineal. Para estimar la relación entre distancia de desplazamiento

y edad del macho se utilizó una prueba de U Mann-Whitney. Para determinar si existe preferencia por sitio de percha según tipo de vegetación y presencia de sol o sombra, se utilizaron pruebas de chi cuadrado para el total y pruebas G por sexo. Para determinar si existe relación entre la preferencia de percha por tipo de vegetación y el tamaño del macho se aplicó una prueba t de student, y un chi cuadrado para determinar la relación entre preferencia de percha y edad del macho.

## Resultados

Se estimó un tamaño de población de *Hetaerina* sp de 92 individuos en un área de aproximadamente 220 m<sup>2</sup>, en el primer recorrido se capturaron 61 individuos, en el segundo 53 y 35 recapturas, para un total de 79 individuos capturados. La densidad de población obtenida fue de 0.42 ind./m<sup>2</sup>, un valor similar al de años anteriores, en 1998 fue de 0.48 ind./m<sup>2</sup>, en 1999 de 0.27 ind./m<sup>2</sup> y en el 2000 de 0.47 ind./m<sup>2</sup>.

Se obtuvo una distancia media de desplazamiento de 5 m, tanto de forma lineal (rango: 0-93) como a lo largo de la quebrada (rango: 0-103); en contraste, en 1999 se obtuvo una media de desplazamiento de 24 m

No se encontró relación entre la distancia de desplazamiento a lo largo de la quebrada y el tamaño del macho ( $r = -0.093$ ,  $n = 35$ ,  $p = 0.595$ ), ni entre la distancia de desplazamiento lineal y el tamaño del macho ( $r = -0.070$ ,  $n = 35$ ,  $p = 0.688$ ; Fig. 1).

No se encontraron diferencias significativas entre la distancia de desplazamiento de machos jóvenes (prom.= 23.9 m, desv. est.= 33.64) y machos viejos (9.9, 10.92) ( $U = 164.5$ ,  $n = 34$ ,  $p = 0.444$ ).

En total, para machos y hembras juntos, existe una preferencia por sitios de percha en vegetación encima de la quebrada ( $\chi^2 = 87.94$ , g.l.= 2,  $p < 0.001$ ; Fig. 2) y por sitios de percha con sol ( $\chi^2 = 86.21$ , g.l.= 1,  $p < 0.001$ ; Fig. 3). Por sexo no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la preferencia de percha según tipo de vegetación ( $G = 0.83$ , g.l.= 2,  $p = 0.660$ ) o con sol ( $G = 0.18$ , g.l.= 1,  $p = 0.672$ ).

No se encontró relación en cuanto al tamaño del macho y la preferencia de percha por tipos de vegetación ( $t = 0.504$ , g.l.= 67,  $n = 69$ ,  $p = 0.616$ , Cuadro 1). Tampoco se encontró relación entre la edad del macho y la preferencia de percha ( $\chi^2 = 0.64$ , g.l.= 2,  $p = 0.724$ , Cuadro 1).

## Discusión

Las densidades de población de *Hetaerina* sp. en los últimos cuatro años resultaron ser sorprendentemente similares, en este tipo de organismos se esperaba encontrar mucha variación anual de poblaciones (Eberhard, com pers). Por lo tanto, no es posible relacionar el desplazamiento de los individuos en diferentes años con la densidad de población, se requieren de más estudios para determinar qué factores están afectando la densidad poblacional de esta especie.

En promedio los machos se desplazaron cortas distancias a lo largo de la quebrada, el valor medio de la distancia de desplazamiento en esta especie es el mismo encontrado por Eberhard (1986) para *H. macropus*. Sin embargo algunos individuos jóvenes se desplazaron grandes distancias, cercanas a los 100 m. Además, los machos jóvenes se desplazaron distancias levemente mayores que los machos viejos, pero estas diferencias no fueron significativas, contrario a lo que se esperaba si existiera territorialismo, como lo encontrado para *H. fusciguttata*, en la cual los machos más viejos se comportan de una forma más agresiva desplazando a los individuos más jóvenes (Rojas 1985). Esta conducta de los machos jóvenes podría relacionarse con el movimiento de éstos en busca de sitios alejados de la quebrada con mejores condiciones para la depredación, tal como lo expone Eberhard (1986) para *H. macropus*, donde un porcentaje mayoritario de individuos jóvenes se traslada durante el día a un área de pastos lejos de la quebrada.

La fidelidad a sitios de percha en vegetación colgante coincide con Alfaro (1999), sin embargo, es riesgoso afirmar que esto se relacione con la cercanía a sitios de oviposición o cópula, tomando en cuenta que durante el estudio no se observó ninguna cópula.

La preferencia por sitios con sol ya había sido encontrada por Rojas (1985) para *H. fuscoguttata*, lo cual es una estrategia utilizada por organismos con perchas fijas para la termorregulación. En *H. macropus* las hembras se concentran en un sector de la quebrada donde la radiación de luz solar con un fondo oscuro del sustrato, representa condiciones muy buenas para la depredación (Eberhard 1986).

La preferencia por sitios de percha bajos y con alta incidencia de luz solar, también puede deberse a una estrategia para atraer hembras. La coloración roja en el tórax y alas de *Hetaerina* sp es más conspicua al observar a un individuo desde un punto a mayor altura y con incidencia de luz solar (obs. pers.), lo cual llama más la atención de las hembras.

La evidencia demostró que si bien algunos machos muestran alguna tendencia a defender ciertos tipos de percha, no se puede afirmar la existencia de machos territoriales y machos satélites en esta especie. Es decir, la



fidelidad al sitio de percha no está relacionada tanto con el sitio de oviposición, sino con sitios de forrajeo o de encuentros con hembras.

### Bibliografía

- Alfaro, O. 1999. Factores que afectan el comportamiento del la libélula *Hetaerina* (Odonata: Calopterygidae). En: Bolaños, F. y G. Umaña (Eds.) Curso Biología de Campo, Golfito, Puntarenas. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Costa Rica. pp. 9-15
- Eberhard, W.G. 1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 15(1): 51-60.
- Paulson, D.R. 1982. Odonata. En: Hurlbert, S.H. y A. Villalobos (Eds.). Aquatic Biota of Central America and the West Indies. EEUUU. 529 pp.
- Rojas, E.A. 1985. Efecto de la edad y tamaño sobre el éxito reproductivo (la capacidad de tener un territorio en un "lek"), en los machos de la libélula *Hetaerina fuscaguttata* (Odonata: Calopterygidae). Tesis. Universidad de Costa Rica. 48 pp.
- Roldán, G. 1988. Guía para el Estudio de los Macroinvertebrados Acuáticos del Departamento de Antioquía. Editorial Presencia, Bogotá, Colombia. 217 pp.
- Thornhill, R. y J. Alcock 1983. The Evolution of Insects Mating Systems. President and Fellows of harvard College. EEUU. 547 pp.

Cuadro 1: Promedio del tamaño y número de individuos encontrados por edad de machos de *Hetaerina sp.*, según la preferencia de percha por tipo de vegetación al lado de la Quebrada Cañaza

Tipo de vegetación	Promedio de tamaño (cm.)	Número de individuos jóvenes encontrados	Número de individuos viejos encontrados
Encima	2,59	21	28
Junto	2,58	5	9
Lejos	2,55	1	3

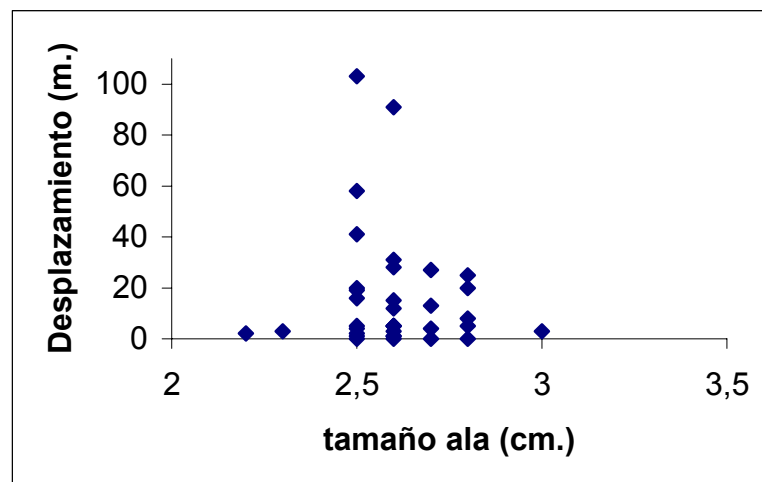


Fig. 1: Desplazamiento de machos de *Hetaerina sp.* a lo largo de la Quebrada Cañaza según tamaño

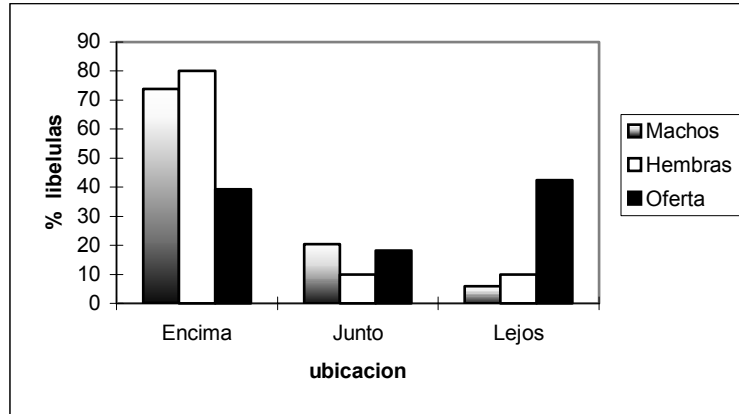


Fig. 2: Porcentaje de individuos machos y hembras de *Hetaerina* sp según tipo de vegetación en la Quebrada Cañaza y oferta de tipos de vegetación.

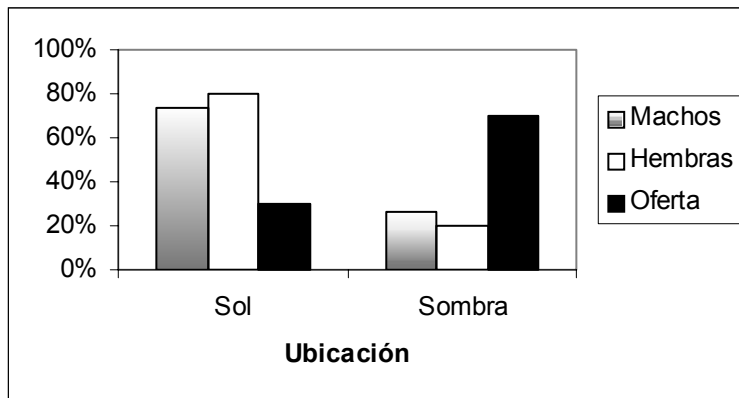


Fig. 3: Porcentaje de individuos machos y hembras de *Hetaerina* sp según presencia de sol o sombra en la Quebrada Cañaza y oferta de sol.

## Uso del espacio por comunidades vegetales

Melvin Cartín Núñez

Coordinadores: Rodolfo Ortiz y Jorge Gómez

Los organismos y las poblaciones de especies no viven solas, forman parte de un ensamblaje en la naturaleza junto con otros organismos en una misma área (Krebs, 1985). Al observar la vegetación de una determinada región, es posible distinguir diferentes tipos, gracias a su forma de crecimiento: árboles, arbustos, hierbas y otros (Lacoste y Salomon 1981). La correspondencia del espacio y el ambiente, así como la similitud entre los tipos vegetales hacen posible estructurar las unidades de vegetación (Matteucci y Colma, 1982).

Cuando se hace una primera evaluación de la flora de una región dada, es probable reconocer cierto patrón donde las especies halladas juntas en un sitio se encuentran juntas en otro. Ello nos podría estar indicando cuánto se asemejan las especies con relación al uso del espacio. Inclusive podríamos pensar en posibles asociaciones o “alianzas” entre las especies vegetales (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

El presente estudio, tiene como objetivo comparar la presencia o ausencia de las especies de árboles, arbustos y hierbas para evaluar posibles semejanzas en cuanto al uso del espacio, así como evaluar posibles asociaciones entre especies, en la zona conocida como Fila La Gamba, Golfito.

### Métodos

El estudio se llevó a cabo durante los días 26, 27 y 28 de Enero del 2001, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. El área de trabajo se localizó en Fila La Gamba. En dicho lugar se delineó un transecto de 100 m. Cada 5 m se marcaron puntos (numerados del 1 al 20), de ellos se eligieron 10 al azar en cada muestreo. En tales puntos se construyó una cuadrícula cuyo tamaño varió para cada grupo: 6 x 6 m para árboles, 4 x 4 m para arbustos y 3 x 3 m para hierbas. En estas cuadrículas se levantó un inventario de todas las especies de árboles el primer día, arbustos el segundo y hierbas el tercero.

La identificación de las especies se hizo en el sitio. Para el grado de asociación entre especies se usó un Chi cuadrado (Poole, 1974), y se reportan solo aquellos donde da significativo. Dicho análisis se resume con el índice de Jaccard en los análisis de grupos con el método de unión simple, ambos hechos para cada estrato vegetal.

### Resultados

De los grupos estudiados, en el de arbustos se encontró la mayor cantidad de especies, un total de 48. Dicho número prácticamente duplica al de hierbas (con 25 especies), así como al de árboles (con 21 especies). En cuanto a familias, se identificaron 12 familias de árboles, 23 de arbustos y 7 de hierbas (Cuadros 1-3).

En el grupo de los árboles, la mayoría de las especies aparecieron en una única cuadrícula. *Iriartea deltoidea*, *Guarea* sp y Desconocida 1 aparecieron en dos y sólo una especie, *Carapa* sp, apareció en tres cuadrículas (Cuadro 1). Con relación a las especies con una sola aparición, estas tienden a formar grupos entre sí, por ejemplo, Desconocida 3, Anonaceae 1, Rubiaceae 2 y *Apeiba* sp forman un grupo; mientras que *Dendropanax* sp, *Posoqueria* sp y Desconocida 4 forman otro, así como el formado por *Inga* sp, *Brosimum* sp y *Protium* sp (Figura 1). Solo la especie Desconocida 2 se encuentra totalmente disasociada.

Algo similar se observó en el grupo de los arbustos, en donde de las 45 especies encontradas, 33 aparecen en una sola cuadrícula, 7 aparecen en dos, 1 aparece en tres (Flacourtiaceae 1), y tan sólo cuatro se observaron en más de tres cuadrículas: *Tetrathylacium macrophyllum*, *Psycotria* 1, Desconocida 1 y Desconocida 2 (Cuadro 2). Como para los árboles, tiende a verse ciertos grupos conformados por las especies con una sola aparición, por ejemplo, *Trichilia* sp, *Piper* 2, Apocynaceae 1, *Amphitecna* sp, *Meliosma* sp y *Posoqueria* sp forman uno de estos grupos mientras que *Zanthoxylum* sp, *Inga* sp y *Miconia* 1 forman otro (Figura 2).

Con relación a las hierbas, se observa un mayor número de apariciones para cada especie, a diferencia de lo obtenido en los otros dos estratos (árboles y arbustos). En este grupo, el 60% de las especies (15 en total) se encontró en al menos dos cuadrículas, mientras que el otro 40% (o sea, 10 especies) no apareció en más de una cuadrícula (Cuadro 3). Resalta el caso de *Geonoma* sp, quien fue la especie con mayor número de apariciones, pues se observó en nueve de las 10 cuadrículas de muestreo. Al hacer el análisis de grupo (Figura 3), se distingue

el mismo comportamiento observado en los otros dos estratos en cuanto a las especies con una sola aparición, así por ejemplo, *Cyclanthus bipartitus*, *Costus* sp y *Anthurium* 4 se encuentran agrupadas.

A pesar de ello, en los diferentes grupos no se obtuvo asociación positiva entre ningún par de especies a excepción de *Dieffenbachia* y *Heliconia* 2 ( $X^2 = 4.727$ ,  $p = 0.022$ ) dentro del estrato herbáceo.

### Discusión

El grupo de los arbustos fue el de mayor cantidad de especies observadas y ello le confiere una importancia especial. Este resultado puede deberse al hecho de que el sotobosque de un bosque tropical no solo contiene especies herbáceas y arbustivas, sino también árboles inmaduros (Morales, 1993). Estos últimos se toman dentro del grupo arbustivo y por ello se “infla” la cifra de especies observada.

La mayoría de las especies de árboles solo aparecieron una vez. Este resultado concuerda con lo esperado, pues en las selvas tropicales las especies son numerosas pero muy dispersas (Dreux, 1975). También se demuestra la gran riqueza del bosque tropical, la cual según Townsend *et al.* (2000), es norma para los bosques tropicales lluviosos. Esta elevada diversidad biológica ha sido demostrada por varios autores como Di Stéfano *et al.* (1995), en diferentes zonas de vida dentro del bosque tropical. Probablemente muchas de las especies encontradas sean especies críticas, o sea, especies raras o poco frecuentes (Matteucci y Colma, 1982), aunque es necesario considerar el efecto del método de muestreo, pues tanto para árboles como para arbustos, se requiere un área de muestreo mucho mayor al utilizado.

A pesar de la poca o ninguna evidencia estadística de asociación positiva entre especies, fue posible observar que algunas parecen comportarse de forma conjunta, como en el caso de aquellas con una sola aparición. Así entre los árboles, Desconocida 3, Anonaceae 1, Rubiaceae 1 y *Apeiba* sp se hallaron agrupadas, pues la única vez que aparecieron, lo hicieron juntas en la misma cuadrícula (cuadrícula 3), como es el caso de *Dendropanax* sp, *Posoqueria* sp y Desconocida 4 cuya única aparición fue en la cuadrícula 1. De manera contraria, la especie Desconocida 2, no se encuentra agrupada con ninguna otra pues en la única cuadrícula en la cual apareció, ninguna otra especie lo hizo. En otras palabras, parece que si existe algún tipo de asociación o disociación entre las diferentes especies, lo cual puede ponerse a prueba en investigaciones futuras.

En arbustos, el hecho de que la mayoría de las especies solo tengan una aparición, sugiere la misma línea de una alta diversidad, pero una gran dispersión (Dreux, 1975). Además, por ser formas arborescentes ocupan un área basal considerable, por lo cual no sería de esperar el encontrar muchos individuos juntos en un área pequeña.

Por otra parte, *Trichilia* sp, *Piper* 2, Apocynaceae 1, *Amphitecna* sp, *Meliosma* sp y *Posoqueria* sp por un lado, y *Zanthoxylum* sp, *Inga* sp y *Miconia* 1 por otro, no solo comparten el mismo número de apariciones, sino también la cuadrícula en la cual estuvieron presentes: cuadrícula 6 en el primer grupo y cuadrícula 5 en el segundo, por esta razón se encuentran agrupadas. Así, en arbustos también pareciera existir asociaciones positivas entre algunas especies.

Finalmente, dentro del estrato herbáceo, se observó un mayor número de apariciones para cada especie con respecto a los otros dos grupos (árboles y arbustos), como es el caso de *Geonoma* sp. Esto puede deberse al hecho de que los individuos de este estrato ocupan un área basal considerablemente menor al de los individuos de los otros dos estratos. En consecuencia, es de esperar que se encontraran más de 1 individuo ocupando un área relativamente pequeña, lo cual efectivamente sucedió.

Sin embargo también hubo un porcentaje considerable de especies con una sola aparición, y tal y como se encontró en árboles y arbustos, suelen estar agrupadas pues comparten el mismo número de apariciones y la cuadrícula en donde estuvieron presentes. Así, *Cyclanthus bipartitus*, *Costus* sp y *Anthurium* 4 compartieron la cuadrícula 6. Por tanto, se podría poner a prueba si en realidad estas especies se encuentran efectivamente asociadas de forma positiva o si solo fue un efecto casual del método de muestreo.

De todas las especies muestreadas, solo en un par de especies se encontró evidencia de asociación positiva. Ello demuestra una vez más la gran heterogeneidad de los bosques tropicales, la cual puede estar dada por la variedad de ambientes y condiciones (Chavarría, 1998). Sin embargo, el método utilizado no es el más apropiado para conocer el verdadero comportamiento de las comunidades vegetales. Como lo señala Krebs (1985), este método plantea un grave problema de interpretación pues los resultados de los análisis de asociación a partir de datos de cuadrantes (cuadrículas), dependen del tamaño de los cuadrantes usados.

### Bibliografía

Chavarría, G. 1998. Cambios en la composición y estructura florística en diferentes planos altitudinales del bosque tropical húmedo de la zona sur de Costa Rica. Stoner, Briceño y Lobo (Eds.). Curso Biología de Campo. UCR. Costa Rica. pp. 18-22.











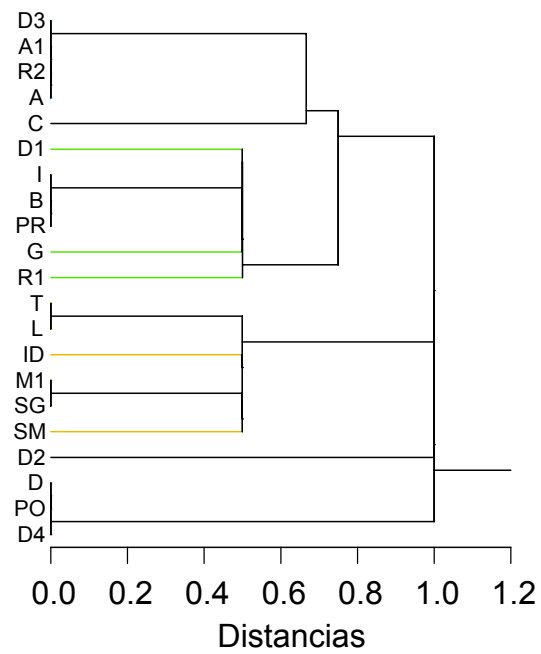


Figura 1. Análisis de grupo basado en el índice de Jaccard, para el estrato de árboles en Fila La Gamba, Golfito.

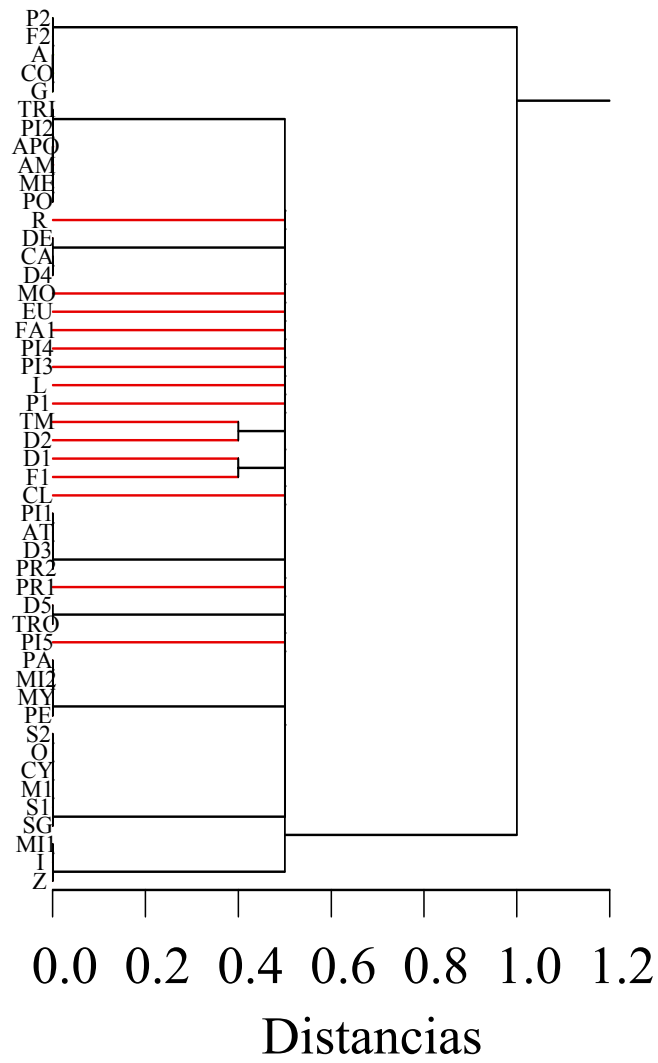


Figura 2. Análisis de grupo basado en el índice de Jaccard, para el estrato de arbustos en Fila La Gamba, Golfito.

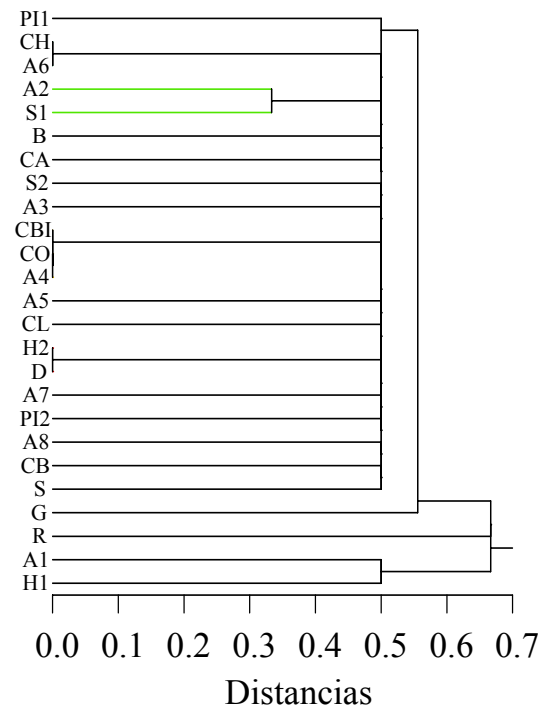


Figura 3. Análisis de grupo basado en el índice de Jaccard, para el estrato herbáceo en Fila La Gamba, Golfito.



## Funciones de los estabilimentos en las telas de arañas orbiculares

Tania Chavarría Pizarro

Coordinador: Daniel Briceño

Los estabilimentos son un diseño de seda que principalmente incluyen un engrosamiento de la tela en un lugar determinado, estos diseños se encuentran en muchos géneros de arañas que hacen telas orbiculares. Tienen formas muy variadas que incluyen discos en espiral, líneas verticales y cruzadas y algunos con forma incompleta (Eberhard 1973).

Muchas funciones han sido propuestas para los estabilimentos. Sin embargo las teorías que son más aceptadas y en las cuales se enfocaron la mayoría de estudios son en las cuales se considera el estabilimento como una señal visual, la cual puede ser utilizada 1) para defensa de depredadores de la araña o para evitar la destrucción de la tela, 2) para atraer presas. Los estabilimentos son diseños que pueden disminuir la presencia de depredadores ya que estos toman como señales de peligro las reflexiones de luz emitidas por los estabilimentos y evitan acercarse a la tela, debido a que lo asocian a depredadores grandes como aves o insectos de gran tamaño (Eberhard 1990, Edmunds y Edmunds 1986). Si los estabilimentos poseen dicha función se esperaría que la cantidad de estabilimentos fuera mayor en una tela de araña muy expuesta a la vista de los depredadores o a los organismos destructores de estas, que en una tela poco expuesta. También se esperaría que la cantidad de estabilimentos fuera mayor en una tela que tuviera posición horizontal ya que la tela es mucho más visible en dicha posición.

Por ejemplo Blackledge y Pickett (1998) y Blackledge y Wenzel (1999b) encontraron que la tasa de depredación que sufre la araña *Argiope trifasciata* por una avispa parasitoidea, disminuye en un 40% por la presencia de estabilimentos. También se ha encontrado que al aumentar la cantidad de depredadores aumenta la frecuencia de estabilimentos en las telas orbiculares (Schoener y Spiller 1992; Kerr 1993).

También puede ser que las presas se vean atraídas por las reflexiones de luz ultravioleta de los estabilimentos (Craig y Bernard 1990). En este caso se esperaría que el número de presas aumente conforme aumenta la frecuencia de estabilimentos en la tela. Blackledge y Wenzel (1999a) y Blackledge (1998a) encontraron que en las telas donde hay mayor cantidad de presas hay más estabilimentos.

En estudios recientes Blackledge y Wenzel (2000) han demostrado que las presas no se ven atraídas por los estabilimentos, esto se debe a que pueden detectar las reflexiones que estos emiten. Estos nuevos resultados han hecho que se especule una nueva teoría, la cual dice que a pesar de que los estabilimentos tienen resultados negativos en la atracción de las presas, disminuyen la tasa de depredación de manera considerable, por lo cual las arañas mejor alimentadas, con una mayor cantidad de presas en sus telas, pueden construir más estabilimentos y no verse tan afectadas por una disminución de las presas, porque el recurso es abundante. Por el contrario las arañas poco alimentadas no pueden construir una gran cantidad de estabilimentos, debido a que se verían afectadas por cualquier disminución del recurso presa (Blackledge y Wenzel 2000).

El objetivo de este estudio es determinar las posibles funciones de los estabilimentos ya sean para atraer las presas o de advertencia a depredadores.

### Métodos

El presente estudio se llevó a cabo los días 25, 26 y 27 de enero del 2001 en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, en el lugar conocido como El Naranjal. El área de estudio es una zona abierta y alterada a lo largo del sendero que lleva a la catarata. Se trazó un transecto y buscaron telas de formas orbiculares. Se muestreó por un periodo de tres horas cada día.

En cada tela se contó el número de estabilimentos y de presas. Se vio la ubicación de los estabilimentos si estaban en el marco o en la espiral pegajosa. Se observó si la tela tenía posición vertical, horizontal u oblicua. También si estaba expuesta o protegida a la depredación, para esto se hicieron categorías de exposición: 0) si la tela no estaba expuesta (con vegetación abundante que la protegiera), 1) si estaba poco expuesta (con poca vegetación), 2) si esta medio expuesta (con muy poca vegetación) y 3) si estaba totalmente expuesta (sin vegetación). Por último se midieron variables como largo y ancho con estas variables se determinó el área de cada tela y se clasificaron en 3 categorías: 1) si el área medía entre 0 y 250 mm<sup>2</sup>, 2) si el área medía entre 251 y 500 mm<sup>2</sup> y 3) si el área medía más de 500 mm<sup>2</sup>. También se midió la altura de la tela con respecto al suelo y esta

se clasificó en 4 categorías: 1) si la altura era de 0 a 50 mm<sup>2</sup>, 2) si la altura media entre 51 y 100 mm<sup>2</sup>, 3) si media entre 101 y 150 mm<sup>2</sup>, 4) si media entre 151 y 250 mm<sup>2</sup>.

Se utilizaron ANDEVAs comparando la cantidad de establecimientos con relación a: posición, altura, área y exposición de la tela. También se utilizaron Andevas para determinar si había diferencias del número de presas con respecto a la altura, área y posición de la tela.

Se utilizaron pruebas de Chi cuadrado para ver si había diferencias en la distribución de frecuencias de los establecimientos y de las presas por la posición de la tela y también se utilizaron para determinar si el número de presas difiere por la presencia o ausencia de establecimientos.

#### Resultados

No se encontraron diferencias en el número de establecimientos por grado de exposición de la tela ( $F=0.679$ ,  $gl=3$  y  $128$ ,  $p=0.997$ , Cuadro 1). Se encontró que no hay una preferencia en el sitio donde las arañas ponen los establecimientos dentro de la tela, puede ser tanto en la espiral pegajosa como en el marco ( $F=2,201$ ,  $gl:1$  y  $128$ ,  $p=0,140$ ; Cuadro 2). Tampoco se encontraron diferencias en la frecuencia de los establecimientos según la posición de la tela ( $\chi^2=4,463$ ,  $gl=2$ ,  $p=0,107$ , Fig. 1).

Al aumentar la altura aumentó el promedio de establecimientos por tela ( $F=2,82$ ,  $gl 3$  y  $365$ ,  $p=0,039$ , Cuadro 3). También al aumentar el área de la tela aumentó el promedio de establecimientos ( $F=23,370$ ,  $gl=2$  y  $365$ ,  $p<0.001$ , Cuadro 4).

Con respecto la cantidad de presas se encontró que esta no difiere debido a la altura de la tela ( $F=1,092$ ,  $gl=3$  y  $365$ ,  $p=0,352$ , Cuadro 3). Tampoco difiere por la posición que tenga la tela ( $\chi^2=1,002$ ,  $gl=2$ ,  $p=0,061$ , Cuadro 5). Al aumentar el área de la tela aumentó la cantidad de presas por tela ( $F=16,057$ ,  $gl=1$  y  $367$ ,  $p<0,001$ , Cuadro 4). El número de presas también aumentó al incrementarse la cantidad de establecimientos en la tela ( $\chi^2=65,434$ ,  $gl=1$ ,  $p<0,001$ , Fig. 2).

## Discusión

Los resultados apoyan tanto a la teoría de atracción de presas como la de advertencia para los depredadores. El que no se encontrara diferencias del número de establecimientos por el grado de exposición ni por la posición de la tela, apoyan la teoría de que los establecimientos sirven para atracción de presas. Sin embargo, estos resultados no concuerdan con la mayoría de estudios efectuados en establecimientos en los cuales se demuestra que disminuyen la cantidad de depredadores, esto posiblemente se debe a que las señales brillantes que emiten, pueden ser confundidas con la presencia de animales grandes y así engañar a los depredadores (Blackledge y Pickett 1998 y Blackledge y Wenzel 2000).

El hecho de que no haya diferencia en el sitio donde las arañas ponen los establecimientos de la tela, apoya la teoría de depredación, debido a que si tuvieran la función de atraer presas se ubicarían en la espiral pegajosa porque este es el sitio en el cual las presas quedan atrapadas (Blackledge y Wenzel 1999a).

Se encontró que la altura es uno de los factores que afectan la proporción de establecimientos por tela, debido a que a una mayor altura se encontró una mayor cantidad de establecimientos. Esto posiblemente se deba a que a una mayor altura, hay una mayor exposición a depredadores si se piensa en aves e insectos grandes voladores, por eso las arañas pondrían una mayor cantidad de establecimientos para evitar la depredación de ellas mismas o la destrucción de su tela. También se encontró que al aumentar el área de la tela aumento el número de establecimientos, esto podría explicarse debido a que entre más grande sea la tela la araña invierte mucho más energía en su construcción y los depredadores pueden asociar que una tela de este tipo fue diseñada por una araña grande, por eso la araña necesita poner una mayor cantidad de establecimientos que abarquen toda el área de la tela, esto para advertir o distraer a los depredadores. Estos resultados concuerdan con la mayoría de estudios realizados (Blackledge 1998b; Blackledge y Wenzel 1999a).

Al no encontrarse diferencias en la cantidad de presas debido a la posición de la tela coincide con el hecho de que no se encontró diferencia del número de establecimientos por posición de la tela, estos datos apoyarían la teoría de la atracción de presas. Sin embargo se encontró que el número de presas no se vio afectado por la altura de la tela y el número de establecimientos sí, se esperaría que al aumentar el número de establecimientos, se incrementará el número de presas, pero esto no se vio, lo cual apoya la teoría de que los establecimientos tienen función de disminuir la tasa de depredación. El que se encontrara una mayor cantidad de presas por área coincide con el hecho de que a una mayor área se encontraron más establecimientos, y también con el hecho que se encontrara que a una mayor cantidad de establecimientos se incrementa la cantidad de presas.

Estos resultados apoyan la teoría de atracción de presas, sin embargo se ha encontrado que las reflexiones de luz ultravioleta que emiten los establecimientos, en vez de atraer a las presas las repelen, debido a que la mayoría de insectos pueden ver las ondas de luz ultravioleta (Blackledge 1998b; Blackledge y Wenzel 2000). Esto se apoya en los estudios efectuados por Blackledge y Pickett (1998) y Blackledge y Wenzel (1999a).

Sin embargo se ha encontrado que ha una mayor cantidad de presas se incrementa el número de establimientos (Blackledge 1998b). Entonces los resultados obtenidos pueden explicarse mediante la nueva teoría, posiblemente porque al poseer una mayor cantidad de presas, no se afecta tanto la alimentación de las arañas al tener una mayor cantidad de establimientos en la tela y puede ser beneficioso para disminuir la tasa de depredación de la araña o de destrucción de las telas .

Los establimientos son señales visuales que pueden utilizarse para disminuir la tasa de depredación de las arañas o para atraer presas. Con los resultados obtenidos en este experimento no se puede excluir ninguna de las dos teorías. Sin embargo, estudios recientes han encontrado que la presencia de los establimientos, disminuye la cantidad de presas capturadas . Por lo cual se ha postulado una nueva teoría en la cual se asocia la construcción de establimientos para disminuir la tasa de depredación, y la relación de que ha una mayor cantidad de establimientos hay una mayor cantidad de presa, puede explicarse a que arañas mejor alimentadas no se ven tan afectadas por una disminución de presas. Los resultados obtenidos en este experimento pueden explicarse mediante esta nueva teoría.

### Bibliografía

- Blackledge, T.A. 1998a. Signal conflict in spider webs driven by predators prey. Proc. R. Soc. Lond.B. 265: 1991-1996.
- Blackledge, T.A. 1998b. Stabilimentum variation and foraging success in *Argiope aurantia* and *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae). J. Zool. Lond. 246: 21-27.
- Blackledge, T.A y K.M. Pickett. 1998. Predatory interactions between mud-dauber wasps (Hymenoptera: Sphecidae) and *Argiope* (Araneae: Araneidae) in a experimental setting. Journal of Arachnology. 48:1-17.
- Blackledge, T.A y J. Wenzel. 1999a. Prey capture as a determinate of tangle web architecture in *Dictyna volucripes* (Araneae: Dytinidae). Ethology, Ecology and Evolution. 52:235-245.
- Blackledge, T y J. Wenzel. 1999b. Cryptic silk defenses in orb webs: spider versus wasp running head: spider and wasps. Behavioral Ecology and Sociobiology. 67:1-16.
- Blackledge, T y J. Wenzel. 2000. The evolution of cryptic spider silk: a behavioral test. Behav. Ecol. 56:417-418.
- Craig, C.L y Bernard, G.D. 1990. Insects attraction to ultraviolet reflecting spiders webs and webs decorations. En: Blackledge, T.A. 1998. Signal conflict in spider webs driven by predators prey. Proc. R. Soc. Lond. B. 265: 1991-1996.
- Eberhard, W.G. 1973. Stabilimenta on the webs of *Uloborus diversus* (Araneae: Uloboridae) and other spiders. J. Zool. 171:367-388
- Eberhard, W.G. 1990. Function and phylogeny of spider webs. Annu. Rev. Ecol. Syst. 21:341-372.
- Edmunds, J y Edmunds, M. 1986. The defensive mechanisms of orb weavers (Araneae: Araneidae) in Ghana, West Africa. In Proceedings of the ninth international congress of arachnology, Panama 1983. (Ed. W.G. Eberhard, Y.D. Lubin y B.C. Robinson). p73-89. Washington, DC. Smithsonian Institution Press.
- Kerr, A.M.1993. Low frequency of stabilimenta in orb webs of *Argiope appensa* (Araneae: Araneidae) from Guam: An indirect effect of an introduced avian predator?. Behavioral Ecology and Sociobiology. 76:17-24.
- Schoener, T.W y D.A. Spiller. 1992. Stabilimenta characteristics of the spider *Argiope argentata* on small islands: support of the predator-defense hypothesis. Behavioral Ecology and Sociobiology. 64:1-16.

Cuadro 1. Promedio y desviaciones estándar del número de establimientos por exposición.

Exposición	Promedio	Desviaciones estándar
No expuesta	0,32	0,75
Poco expuesta	0,54	1,58
Medio expuesta	0,53	1,56
Totalmente expuesta	0,54	1,58

Cuadro 2. Promedios y desviaciones estándar del número de estabilimentos según su osición dentro de la tela.

Posición	Promedio	Desviaciones estándar
Marco	1,36	0,757
Espiral	1,46	0,88

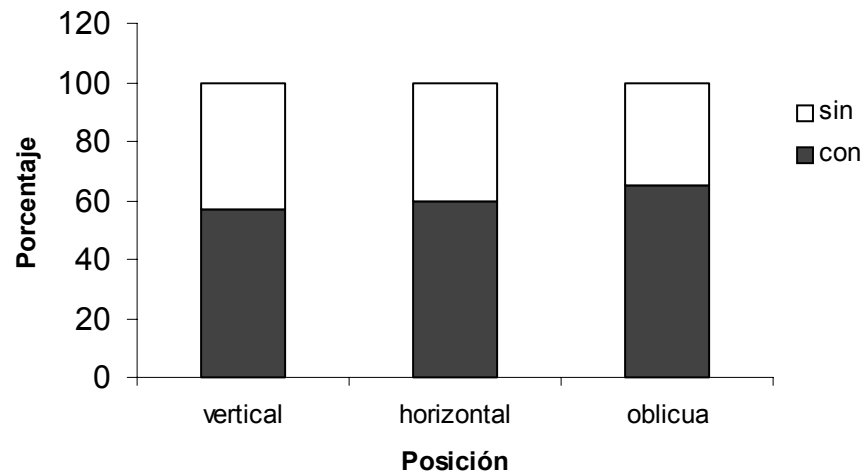


Fig1. Porcentaje de telas con o sin estabilimentos según posición de la tela.

Cuadro 3. Promedios y desviaciones estándar del número de presas y estabilimentos por altura.

Altura	Estabilimentos	Presas
0-50mm <sup>2</sup>	1,33 ±0,32	0,76±1,49
51-100mm <sup>2</sup>	1,83±0,44	0,51±0,98
101-150mm <sup>2</sup>	1,17±0,85	0,83±1,39
151-250mm <sup>2</sup>	4,56±1,01	0,5±0,85



Cuadro 4. Promedios y desviaciones estándar del número de presas y establecimientos por área.

Area	Establecimientos	Presas
0-250mm <sup>2</sup>	0,83±0,27	0,48±0,08
251-500mm <sup>2</sup>	2,75±0,57	1,08±0,16
>500mm <sup>2</sup>	6,06±0,08	1,59±0,22

Cuadro 5. Promedios y desviaciones estándar del número de presas por posición de la tela.

Posición	Promedio	Desviaciones estándar
Vertical	0,13	0,45
Horizontal	0,24	0,79
Oblicua	0,22	0,75

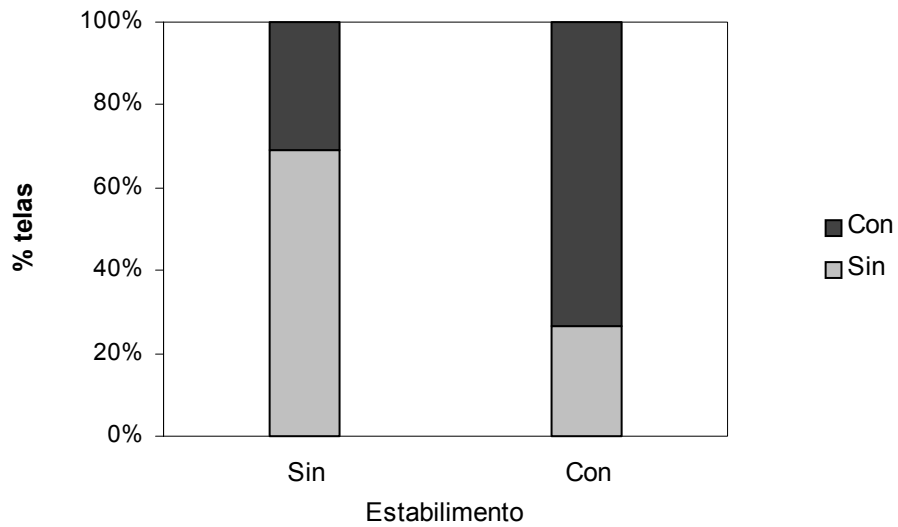


Fig 2. Promedio de telas con o sin presa según presencia o ausencia de establecimientos



## Efecto de la condición climática y el sexo sobre la actividad de *Hetaerina* sp (Odonata: Calopterygidae) y comparación del desplazamiento en dos días

Ramsa Chaves

Coordinador: William Eberhard

Dentro del orden Odonata, casi todos los zigópteros dependen de las condiciones del ambiente para mantener una temperatura estable y óptima, por medio de procesos termorregulatorios heliofóbicos (Dias 1981).

Los adultos de estos insectos se encuentran volando en días cálidos cerca de cualquier cuerpo de agua, donde ovipositan y se desarrollan sus ninfas (Westfall 1984); y se vuelven inactivas en cuanto una nube obscurece el sol (Dias 1981).

Son depredadores, sobretodo de otros insectos, incluyendo libélulas, siendo a su vez depredados por pájaros y anfibios y representando un importante papel en el equilibrio de los ecosistemas (Paulson 1982).

Durante el vuelo son capaces de capturar presas posadas o que vuelan, con golpes certeros y mortales, ya que poseen ojos extremadamente grandes y pueden ver en todas direcciones (Dias 1981).

Los individuos del género *Hetaerina*, pertenecientes a la familia Calopterygidae, son depredadores diurnos, que se alimentan principalmente de insectos pequeños (Paulson 1982).

Este género presenta un dimorfismo sexual claro, observándose en la hembra una coloración más críptica con respecto al ambiente. Los machos presentan un comportamiento territorial en el que actúan agresivamente desplazando de un área determinada todo intruso de la misma o diferente especie (Rojas 1985).

Dedicar mucho de su tiempo a perchar sobre el suelo, o en tallos o ramas prominentes, desde donde vuelan a interceptar presas, pelear con otros machos de su especie o seducir hembras (Watson *et al.* 1991).

El presente trabajo pretende determinar si aspectos como la condición climática y el sexo afectan la actividad, éxito de depredación y cantidad de interacciones agresivas de los individuos de *Hetaerina* sp, así como hacer una comparación del desplazamiento de los individuos en dos días.

### Métodos

El trabajo se realizó los días 7 y 8 de enero del 2001, en la Quebrada La Cañaza, en las cercanías del Barrio Ureña en Golfito de Puntarenas. Un primer grupo de estudiantes, el día 7 de enero, definió un transecto de 220 m a lo largo de la quebrada, del que se tomó 44 m de transecto para cada persona.

El procedimiento consistió en caminar, empezando aproximadamente a las 07:30, buscando los individuos de la especie de *Hetaerina*. Para cada libélula se anotó el código del individuo, previamente marcado por el primer grupo, el sexo, el lugar de observación, la hora, condición climática en el momento de la observación, salidas de la percha, razón de estas salidas, si fueron para pelear o si se presentaba depredación.

En cuanto a la condición climática, se establecieron cuatro categorías: nublado 1, correspondiente a la primera parte del muestreo, a partir de las 07:30, antes de la aparición del sol, la segunda categoría es sol, a partir de las 09:30. A las 10:45 el sol es opacado por las nubes, siendo esta etapa la nublado 2; finalmente a las 11:10 comienza una leve lluvia, correspondiente a la última categoría climática. Una vez realizado el recorrido, este se repetía el número de veces posible hasta las 12:30.

Se utilizó la prueba estadística de Kruskal- Wallis, para determinar si existe diferencia en las salidas por minuto de los individuos de *Hetaerina*. También se utilizó para ver si hay variación en cuanto al éxito de depredación o número de peleas según la condición ambiental. Se usó la U de Mann- Whitney para determinar la relación entre el éxito de depredación y el sexo. También se usó en el caso de las peleas, para determinar la relación del sexo con la cantidad de salidas a pelear. Esta prueba también se usó para comparar los desplazamientos realizados por los machos marcados el día 7 de enero, denominado día 1, y los desplazamientos realizados por estos el día 8 de enero, designado como día 2.

### Resultados

La condición climática afecta la actividad de los individuos en estudio, observándose como el promedio de salidas por minuto de los individuos varía según la condición ambiental. Se da una mayor cantidad de salidas en el sol, y la menor cantidad durante el periodo de nublado 1 (Kruskal- Wallis = 30.14,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ; cuadro 1).

El éxito de depredación no presenta variación a través de las diferentes condiciones ambientales (Kruskal- Wallis =4.87, gl = 3, p =0.182; cuadro 1). Con respecto al éxito de depredación según el sexo, las hembras presentan un mayor éxito que los machos (U = 434.5, n1= 10, n2= 55, p<0.001; Fig 1).

La cantidad de salidas a pelear se vieron afectadas por la condición climática, presentándose la mayor cantidad durante el período en el que hay sol, y la menor en la lluvia, presentando cero salidas (Kruskal- Wallis = 39.40, gl = 3, p< 0.001; cuadro 1).

En cuanto al sexo y las salidas a pelear, se presenta una leve tendencia a la variación, presentándose un promedio de 0,09 (D.E. =0,29) salidas a pelear en el caso de las hembras y 0,35 (0,70) para los machos (U =858.00, n1= 22, n2= 95, p =0.076).

El desplazamiento observado el día 1, es menor que el observado el día 2 (U =525.0, n1= 35, n2= 50, p = 0.002; Fig 2).

## Discusión

La actividad de *Hetaerina* sp varía notablemente con relación a las condiciones climáticas, presentando la menor cantidad de salidas de la percha en el período de nublado 1, anterior a los primeros rayos solares, aumentando en presencia de estos y disminuyendo de nuevo al ser opacado el sol por la presencia de nubes.

Para los individuos de este género la temperatura es un factor importante en el comportamiento (Dias 1981); requieren mantener una temperatura estable y óptima la cual regulan por medio de procesos termorregulatorios homeotérmicos producidos por cambios de posición del cuerpo y la cantidad de temperatura del medio (Dias 1981), lo que explica que la mayor actividad se lleve a cabo durante las horas de sol.

En cuanto al éxito de depredación, no presenta una variación a través de las condiciones climáticas. La similitud que se presenta en este factor posiblemente se debe a que los cambios climáticos entre los periodos no fueron lo suficientemente fuertes como para producir una variación en este sentido. Los individuos se alimentaron a través de la mañana.

Se presentan diferencias en cuanto al éxito de depredación según el sexo, siendo las hembras las más exitosas. Esto se explica porque las hembras presentes se dedican a buscar alimento mucho más que a buscar pareja para copular, a diferencia de los machos (Rojas 1985).

Las peleas en las diferentes condiciones climáticas presentan promedios bajos para los periodos diferentes al soleado, esto ya que según Rojas (1985) los machos de este género solamente practican la defensa de sus territorios cuando sus sitios de protección reciben rayos solares directos.

La tendencia a que se dé una diferencia en cuanto a las salidas a pelear en los sexos, se puede deber a que aunque se observaron varios comportamientos de agresión por parte de las hembras, los machos presentan territorialidad y por lo tanto es frecuente observar peleas entre machos, pero los objetivos principales de las hembras que visitan el sitio son copular y ovipositar, sin ocupar ni defender un territorio (Eberhard 1986).

Con respecto a la comparación entre los desplazamientos en dos días, fue mayor el desplazamiento observado para el día 1, esto probablemente debido a la mayor cantidad de tiempo transcurrido en este periodo. Según Rojas (1985), los transectos no mantienen números constantes de individuos, a lo largo de un mismo día, ni entre días. Además, un porcentaje importante de individuos se desplazan del sitio donde fueron marcados, lo que sugiere la ausencia de verdaderos territorios en estos individuos.

Se observa como la condición climática es un factor determinante en la actividad de *Hetaerina* sp en cuanto a sus salidas fuera de la percha así como a pelear. Se ve también como los individuos de este género se alimentan a lo largo de la mañana, sin que los cambios climáticos leves afecten su forrajeo.

Se marca una diferencia en el éxito que presenten los individuos según el sexo a la hora de capturar presas, así como también este factor influye en las interacciones agresivas.

## Bibliografía

- Dias, N. 1981. Odonata. En : Hulbert, S.H., G. Rodríguez y N. Dias (Eds.) Aquatic Biota of Tropical South America. Part I. Arthropoda. EEUU. 323pp.
- Eberhard, W. 1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Selys (Zygoptera : Calopterygidae). Odonatologica 15(1):51-60.
- Paulson, D. R. 1982. Odonata. En: Hulbert, S.H. y Villalobos- Figueroa, A. (Eds.) Aquatic Biota of Central America and the West Indies. EEUU. 529pp.
- Rojas, E. 1985. Efecto de la edad y tamaño sobre el éxito reproductivo (la capacidad de tener un territorio en un lek), en los machos de la libélula *Hetaerina fuscaguttata* ( Odonata : Calopterygidae). Tesis. 48pp.

- Watson, J.A.L., Theischinger, G. y Abbey, H.M. 1991. The Australian Dragonflies. CSIRO Publications. Australia 278p.
- Westfall, M.J. Jr. 1984. Odonata. En : Merrit, R.W. y Cummins, K. W. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. 2º ed. EEUU. 722pp.

Cuadro 1. Promedio ( $\pm$  desviación estándar) para tres comportamientos presentados en las diferentes condiciones climáticas, por los individuos de *Hetaerina sp* el 8 de enero del 2001.

		Condiciones climáticas			
		Nublado 1	Soleado	Nublado 2	Lluvia
Salidas por Minuto	Promedio	0.12 $\pm$ 0.20	0.49 $\pm$ 0.38	0.28 $\pm$ 0.30	0.22 $\pm$ 0.28
Éxito de Depredación	Promedio	0.68 $\pm$ 1.40	0.22 $\pm$ 0.94	0.25 $\pm$ 0.50	0.58 $\pm$ 0.90
Salidas a pelear	Promedio	0.04 $\pm$ 0.20	0.76 $\pm$ 0.88	0.25 $\pm$ 0.46	Ausencia

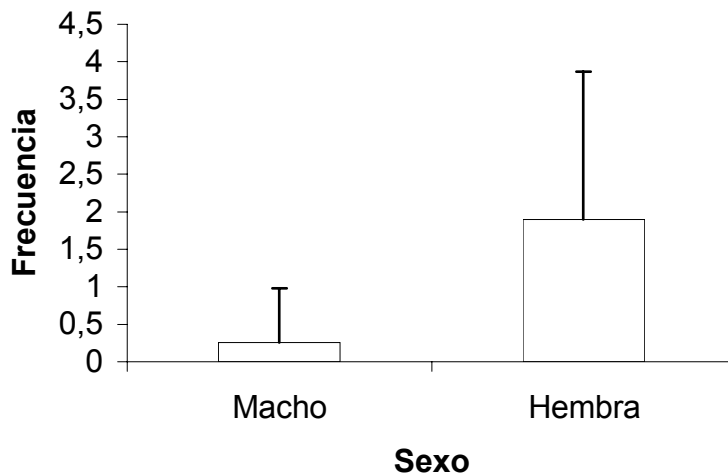


Fig. 1 Promedio ( $\pm$  desviación estándar) del éxito de depredación según sexo para los individuos de *Hetaerina sp* el 8 de enero del 2001.

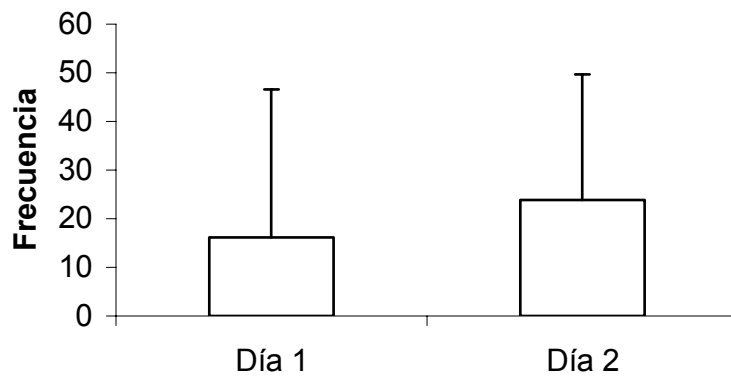


Fig. 2. Promedio (+ desviación estándar) del desplazamiento observado el día 1, 7 de enero y el día 2, 8 de enero del 2001, para los individuos de *Hetaerina sp.*

## Distribución y abundancia de organismos en un gradiente de marea, en dos sustratos diferentes

**Erik Fallas Balletero**

**Coordinador: José Antonio Vargas.**

Comunidad se puede definir como el sistema compuesto de poblaciones que habitan un espacio. Sus características incluyen desde la composición de especies, diversidad y la estratificación, hasta las interacciones entre ellos: cadenas alimenticias, por ejemplo (Brewer, 1994). Según Margalef (1974) la comunidad es aquella población mixta, que está formada por individuos de diferentes especies que viven en un espacio continuo, delimitado de manera convencional.

La zona litoral del océano es aproximadamente el área entre las líneas de marea alta y marea baja (Brewer, 1994), lo cual llega a formar un gradiente debido a: la cantidad de agua salada sobre el sitio, el tiempo de exposición al Sol y a depredadores fuera del agua y dentro de ella.

La zona litoral del océano es un hábitat de extremos físicos, cambiante de terrestre a acuático por las mareas que suceden dos veces al día. Los cambios están acompañados por diferencias en la temperatura, salinidad, disponibilidad de alimento, depredadores (Brewer, 1994). Por lo que la composición de las comunidades dependerá de la marea: baja o alta, de la hora del día: día y noche, para un mismo sitio (Gibson *et al.* 1996). Se cree que el tamaño del grano de arena, de lo compacto del sedimento, pueden influir en la distribución faunística; pero, si se sabe con certeza que el gradiente de humedad de la arena llega a ser un factor limitante de la distribución de los organismos (Jaramillo *et al.* 2000).

El presente estudio pretende identificar grupos de especies, la composición taxonómica y estructura de las comunidades, a lo largo de un gradiente de marea (en la zona litoral) con dos sustratos diferentes: uno de ellos rocoso y el otro con barro.

### Métodos

El estudio se llevó a cabo durante los días del 11 al 13 de enero del 2001 en horas de la mañana. Los dos primeros días se muestreó en la boca del manglar conocido como Llano Bonito y el tercer día en Playa Cacao.

En cada uno de los días se hicieron dos transectos siguiendo un gradiente de marea, iniciando desde la línea de marea alta; los días 11 y 12 siguieron un gradiente de sustrato que inició con arena y terminó con barro. El día 13, el gradiente del sustrato se caracterizó por ser de naturaleza rocosa, al inicio, y finaliza con arena, a partir de la segunda mitad del transecto.

Se ubicaron 14 cuadrículas de 50 por 50 cm separadas por 5m de distancia, una a la vez, mientras la marea estaba bajando. Por períodos de 3 minutos se cuantificaron todos los organismos presentes en cada cuadrícula. Los conteos fueron realizados por grupos de 5 ó 6 personas. La identificación de cada organismo se hizo en el ámbito de morfoespecie; en algunos casos se llegó en el ámbito de especie, en otros en el ámbito de género o familia, sin embargo siempre se tuvo en cuenta que las características externas fueran diferentes, como lo fue la coloración y el tamaño (principalmente para el caso de gastrópodos y decápodos).

Se utiliza el método multivariable de agrupamiento con distancia Euclidiana para la identificación de grupos de especies según abundancia, y para comparar la similitud de los 6 transectos, similar a los trabajos de ictioplancton (Molina 1996; Wolf 1996; Jesse 1996). Como las muestras de los días 11 y 12 son del mismo sitio, para efectos comparativos se obtiene promedios de abundancia por sitio. Similar ocurre para los datos de P. Cacao; en el primer caso se promedia la abundancia de 4 transectos, y en el segundo la de dos.

### Resultados

Se encontró un total de 31 morfoespecies durante los tres días de estudio, de las cuales 21 fueron halladas el primer día; el segundo día se encontraron 17, y de ellas 4 no se cuantificaron el primer día; para el tercer día se encontraron 17, 6 morfoespecies no encontradas en ninguno de los días anteriores y 3 no encontradas durante el segundo día, el resto coincide. Según sitio se puede observar que 25 morfoespecies fueron halladas en Llano Bonito, y 17 en P. Cacao.

En el Cuadro 1 se presenta la abundancia promedio de cada una de las morfoespecies según sitio: manglar y playa. Además se puede observar la presencia de individuos únicos y exclusivos de cada sitio, como

lo son todos los poliquetos, un gastrópodo, los 3 bivalvos, 1 decápodo, los isópodos, los ácaros, los coleópteros y los hemicordados de Llano Bonito; mientras que 3 gastrópodos, el poliplacóforo, un decápodo, el miriápodo y la anguila son exclusivos de P. Cacao. Tres grupos son los que presentan mayor abundancia en ambos sitios, Cirripedia, Amphipoda y Alpheidae, de ellos se obtiene una mayor abundancia en uno de los sitios, los dos primeros en P. Cacao, y el tercero en Llano Bonito.

En la Figura 1 se obtiene un agrupamiento de los 6 transectos, dándose una mayor similitud entre los transectos de Llano Bonito del día 2, estos se unen a una misma distancia con los del día 1, los cuales son más disímiles entre sí que los anteriores. Los transectos de P. Cacao son más similares entre sí que con cualquier otro transecto, sin embargo la distancia que los une es mayor que la de cualquier otro agrupamiento.

El agrupamiento de los taxa se puede observar en la Figura 2, donde se destacan tres grupos por encontrarse a una mayor distancia que los otros: Cirripedia (175), Amphipoda (80) y Alpheidae (58); el resto de taxa no alcanzan entre sí, una distancia mayor a 25, según distancia Euclidiana.

CUADRO 1: Diversidad y abundancia faunística promedio con su desviación estándar, en dos sitios de sustrato diferente, en la zona litoral de Golfo.

Taxa	Llano Bonito	Cacao
Phylum Annelida		
Clase Polychaeta		
Familia Nereidae		
<i>sp 1</i>	0.5 ± 0.58	0 ± 0
Onuphidae		
<i>sp 1</i>	30 ± 26.95	0 ± 0
<i>sp 2</i>	11 ± 4.19	0 ± 0
Capitellidae		
<i>sp 1</i>	2 ± 2.36	0 ± 0
Terebellidae		
<i>Amphitrite</i>	10 ± 10.72	0 ± 0
Mollusca		
Gastropoda		
<i>sp 1</i>	6 ± 6.14	0 ± 0
<i>Rhynocorina</i>	1 ± 2.00	1 ± 0.71
<i>sp 3</i>	2 ± 1.71	7 ± 2.83
<i>sp 4</i>	0 ± 0	12 ± 10.61
Nassaridae		
<i>sp 1</i>	0 ± 0	1 ± 0
Neritaceae		
<i>Nerita</i>	0 ± 0	3 ± 2.12
Naticidae		
<i>Natica</i>	3 ± 2.06	2 ± 2.12
Polyplacophora		
<i>sp 1</i>	0 ± 0	1 ± 0
Bivalvia		
<i>sp 1</i>	1 ± 0	0 ± 0
<i>sp 2</i>	0.3 ± 0.50	0 ± 0
Ostreidae		
<i>Ostrea</i>	1 ± 0	0 ± 0
Arthropoda		
Crustacea		
Cirripedia		
<i>sp1</i>	112 ± 49.08	398 ± 38.89



Cuadro 1 (Continuación)

Taxa	Llano Bonito	Cacao
Malacostraca		
Decapoda		
<i>sp 1</i>	3 ± 1.92	1 ± 1.41
<i>sp 2</i>	40 ± 15.00	12 ± 9.90
<i>Uca</i>	4 ± 3.65	4 ± 2.12
<i>sp 4</i>	0 ± 0	1 ± 1.41
Alpheidae		
<i>sp 1</i>	174 ± 59.26	12 ± 10.91
Penaeidae		
<i>sp1</i>	0.3 ± 0.50	0 ± 0
Isopoda		
<i>sp1</i>	1 ± 2.50	0 ± 0
Amphipoda		
<i>sp 1</i>	8 ± 10.63	95 ± 70.71
Chelicerata		
Acarii		
<i>sp 1</i>	5 ± 6.14	0 ± 0
Uniramia		
Diplopoda		
<i>sp 1</i>	0 ± 0	1 ± 0.71
Insecta		
Coleoptera		
<i>sp 1</i>	0.3 ± 0.50	0 ± 0
Hemichordata		
<i>sp 1</i>	17 ± 7.85	0 ± 0
Chordata		
Vertebrata		
Osteichthyes		
Gobiidae		
<i>sp 1</i>	11 ± 7.44	14 ± 5.68
Anguillidae		
<i>sp 1</i>	0 ± 0	1 ± 0.71

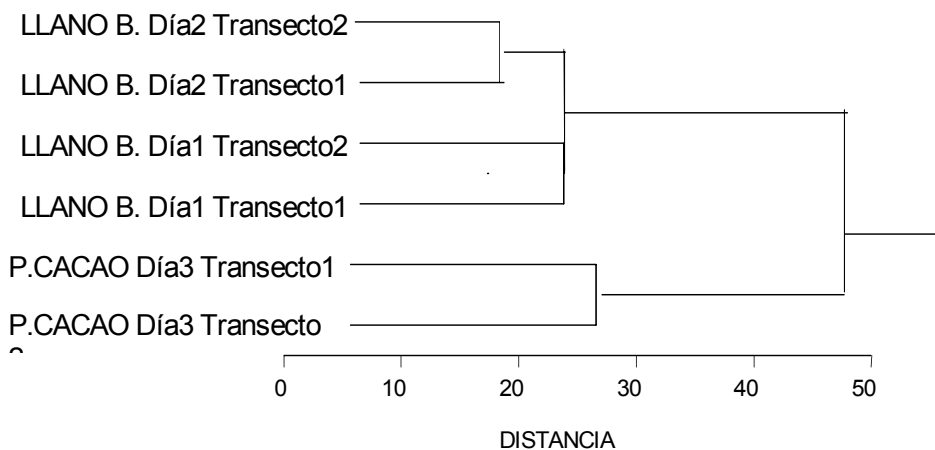
### Discusión

La presencia de algunos grupos en Llano Bonito y en Playa Cacao, y por consiguiente la ausencia de otros en cualesquiera de los sitios, muchas veces es influida por razones históricas, principalmente para organismos pequeños como los encontrados en este estudio, los cuales por sí solos pueden moverse muy pocas distancias. Otra de las razones es su relación con el tipo de ambiente, el sustrato donde viven les impide a algunos alimentarse, moverse, entre otras actividades. La sola presencia de todos los poliquetos, bivalvos, isópodos y ácaros se debe en gran parte al sustrato. Sin embargo se ha reportado que la presencia de poliquetos, y principalmente su incremento en la diversidad está relacionada con la presencia de desperdicios humanos según Mathew y Govindan (1995). Lo anterior concuerda con que Llano Bonito es una zona altamente contaminada, donde se encuentra gran cantidad de desechos, producto de la actividad humana. Otros estudios también mencionan que el componente polución afecta en gran medida la diversidad de la zona entre mareas, causada por las actividades recreativas y económicas (Ray 1996; Barale y Folving 1996).

Los 6 transectos se componen de una diversidad similar, sin embargo se espera que entre transectos del mismo día y del mismo sitio hayan más similitudes que con los de otros días o lugares, lo que se llegó a comprobar con los resultados. Los cuales son un reflejo de un momento, y de esta manera se podrán encontrar

diferencias en los días. Las pocas diferencias que se hallaron entre los transectos de un mismo sitio se deben principalmente al azar y no muy probablemente a que hayan microclimas y microhábitats que determinen la distribución de los organismos, pues los transectos son uniformes en cuanto a las variables que pueden llegar a presentar (Fig.1). El método empleado no tiende a fallar para ambientes no cambiantes, sin embargo la playa es una ambiente dinámico por lo que estudios sobre patrones de zonación tienden a fallar (Brazeiro y Defeo 1996), y el empleo de transectos no es muy recomendado para efectos de este tipo de ambiente (James y Fairweather 1996).

Otro factor que influye en la abundancia de los organismos es su relación con otros, y esto dependerá en gran medida si la función de un organismo ya está representada en una comunidad, de tal forma que en algunos ambientes se encontrarán organismos que son mutuamente excluyentes, mientras que otros dependerán de la presencia de otros para también encontrarse (Fig.2), como ocurre con los bancos de mejillones en la zona entremareas del subtropical, los cuales están asociados con un gran número de invertebrados, entre los que destacan los poliquetos (Tokeshi y Romero 2000); otros organismos como los anfipodos se caracterizan por encontrarse en sitios con pocas especies dominantes según Chavanich-Suchana y Wilson-Kim (2000), y en otros casos el efecto de los depredadores puede controlar la distribución de otros, como en el caso de los gastrópodos litorínicos de la zona entremareas (Rochette y Dill-Lawrence 2000).



**Bi**

Fig.1 Dendrograma de transectos, aplicando distancia Euclidiana, durante 3 días en dos sitios de Golfito, Costa Rica.

### Bibliografía

- Barale, V. y S. Folving. 1996. Remote Sensing of Coastal Interactions in the Mediterranean Region. *Ocean & Coastal Management*. 30 (2-3): 217 – 233.
- Brazeiro, A. y O. Defeo. 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: Is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 42 (4): 523 – 536.
- Brewer, R. 1994. *Ecology*. Saunders College Publishing. EEUU. 773 p.
- Chavanich-Suchana y A. Wilson-Kim. 2000. Rocky intertidal zonation of gammaridean amphipods in Long Island Sound, Connecticut. *Crustaceana-Leiden*. 73 (7): 835 – 846.
- Gibson, R., Rob, L., Burrows, M. A. Ansell. 1996. Tidal, diel and longer term changes in the distribution of fishes on a Scottish Sandy Beach. *Marine Ecology Progress Series* 130 (1 –3): 1 –17.

- James, R. y P. Fairweather. 1996. Spatial variation of intertidal macrofauna on a Sandy Ocean Beach in Australia. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 43 (1): 81 – 107.
- Jaramillo, E., Duarte, C. y H. Contreras. 2000. Sandy beach macroinfauna from the coast of Ancud, Isla de Chiloe, southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 73 (4):771- 786.
- Jesse, S. 1996. Demersal crustacean assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assesment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 115-134.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 951 p.
- Mathew, A. y K. Govindan. 1995 Macrobenthos in the Nearshore Coastal System of Bombay. *Proceedings of the National Academy of Sciences India Section B (Biological Sciences)*. 65 (4): 411 – 430.
- Molina, H. 1996. Ichthyoplankton assemblages in the Gulf of Nicoya and Golfo Dulce embayments, Pacific coast of Costa Rica *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 173 – 182.
- Ray, G. 1996. Coastal-marine Discontinuities and Synergisms: Implications for Biodiversity Conservation. *Biodiversity and Conservation*. 5 (9): 1095 – 1108.
- Rochette, R. y M. Dill-Lawrence. 2000. Mortality, behavior and the effects of predators on the intertidal distribution of littorinid gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 253 (2): 165-191.
- Tokeshi, M. Y L Romero. 2000. Spatial overlap and coexistence in a mussel-associated polychaete assemblage on a South American rocky shore. *Marine Ecology* 21 (3 -4): 247 –261.
- Wolf, M. 1996. Demersal fish assemblages along Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assesment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994) *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 187 – 214.

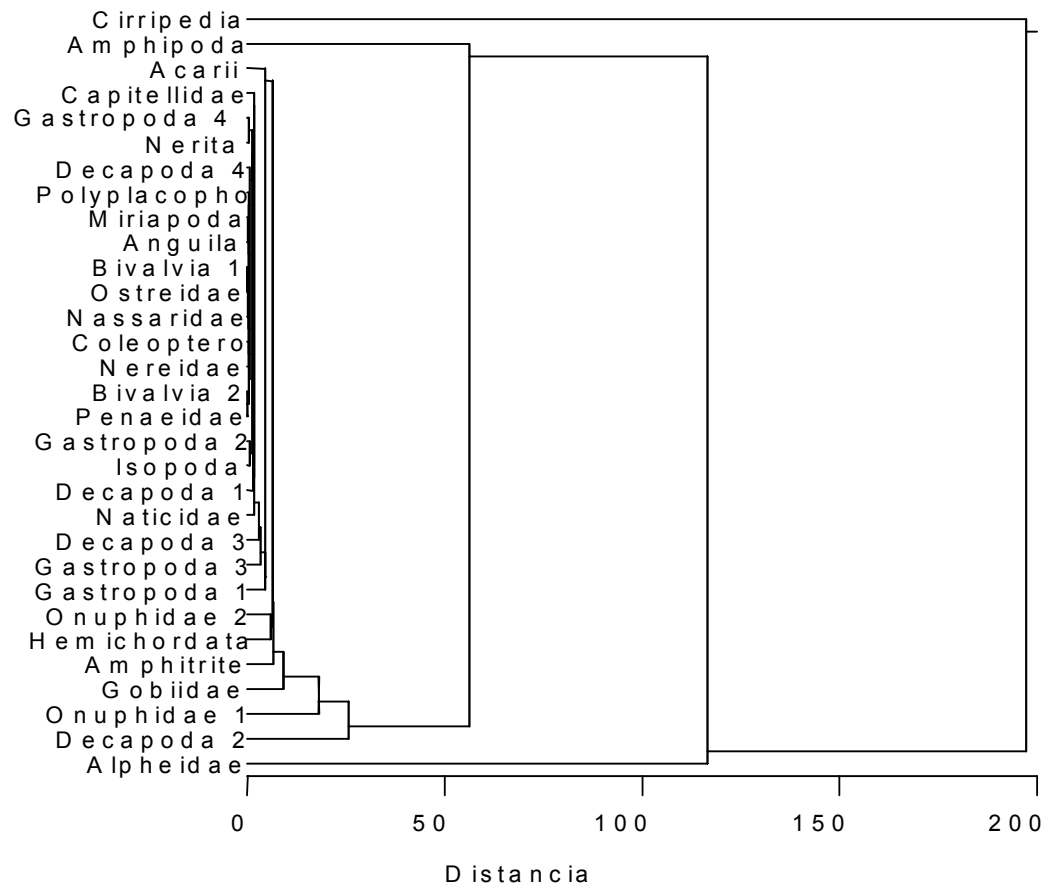


Fig.2 Dendrograma de la abundancia de especies, aplicando distancia Euclidiana, durante 3 días en dos sitios de Golfito, Costa Rica.

## Herpetofauna de mantillo en un bosque y un cacaotal comparando cuatro años

Eunice Fallas Madrigal

Coordinador: Federico Bolaños

Los anfibios y reptiles son un componente importante de la comunidad de vertebrados del Neotrópico (Guyer, 1990), además son un constituyente primordial de la fauna que habita en el mantillo (Fauth *et al.*, 1989).

El mantillo que se acumula en el suelo de los bosques tropicales forma un microhábitat importante para muchas especies de reptiles y anfibios; las capas de hojas muertas y en descomposición proveen refugio, comida y sitios de oviposición (Slowinski *et al.* 1987). Se cree que además existen varios factores físicos que influyen en la densidad, diversidad o biomasa de éstas comunidades; dentro de los cuales están la humedad, la profundidad del mantillo y la elevación (Heinen, 1992).

Fauth *et al.* (1989) encontraron que la profundidad del mantillo tiene correlación positiva con la riqueza de especies y también encontró que la riqueza de especies disminuye conforme la elevación aumenta.

Lieberman (1986), encontró que en un bosque primario en la Estación Biológica La Selva tiene mayor diversidad pero menor abundancia de anfibios y reptiles, que un cacaotal cercano. En Costa Rica se han realizado otros trabajos en los cuales se compara la diversidad y abundancia de herpetofauna entre un bosque primario y un cacaotal abandonado (Heinen, 1992; Frenkel, 1997; Cartín, 1999; Artavia, 2000).

Los objetivos de este trabajo son comparar la diversidad y composición de herpetofauna entre un cacaotal y un bosque poco alterado y comparar los resultados de los años 1997, 1999, 2000 con este año.

### Métodos

El trabajo se llevó a cabo en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, cerca de la Quebrada La Gamba, el 18 de enero del 2001, se muestrearon un total de 10 cuadrículas de 8 x 8 m, cinco se hicieron en un cacaotal abandonado y las otras en el bosque, ambos sitios presentaban topografía plana y mostraban evidencia de ser áreas de inundación.

En cada cuadrícula se midió con una regla la profundidad en centímetros del mantillo, el porcentaje de cobertura boscosa con un densiómetro, se contabilizó el número de troncos caídos, y de árboles y arbustos en pie.

Para el muestreo había cinco personas, se colocó una persona en cada esquina de la cuadrícula y otra en uno de los lados. Las 5 personas fueron avanzando en conjunto hacia el centro de la cuadrícula removiendo la hojarasca durante el recorrido, se capturó los anfibios y reptiles que aparecieran dentro de la cuadrícula, los mismos eran identificados y posteriormente liberados.

La diversidad de ambos sitios se determinó mediante el Índice de Shannon con logaritmo en base 2. La similitud entre ambos sitios se determinó con el Índice de Morisita. Para tener una comparación de especies e individuos por año, así como de especies e individuos por sitio, se realizó un análisis de varianza factorial. Para observar la relación entre sitios a través de los años, se realizó un análisis de grupos (Cluster) con método de variación simple y se basó en el Índice de Morisita.

### Resultados

En este muestreo se encontró un total de 7 especies, de las cuales 2 se encontraron tanto en el bosque como en el cacao, en el cacao se encontró mayor número de individuos y en el bosque se obtuvo mayor número de especies. La especie que registra mayor cantidad de individuos capturados es *Eleutherodactylus stejnegerianus*, con un promedio de 3.67 individuos por cuadrícula en el cacao (Cuadro 1).

Al observar los datos de los 4 años, se tiene que *E. stejnegerianus* es la especie que se ha capturado en mayor promedio por cuadrícula (Cuadro 1), y siempre ha sido más abundante en el cacao. Fue en 1999 cuando en total se capturó la mayor cantidad de individuos (Cuadro 1).

Al observar los datos de número de especies por sitio (Cuadro 1), se observa que en 1999 y 2000 hubo mayor número de especies en el cacao, sin embargo, en los años 1997 y 2001 se obtuvo mayor número de especies en el bosque que en el cacao.

Al comparar los ocho sitios de muestreo se obtiene que, el sitio más diverso es el bosque del 2001 y el bosque de 1997 (Cuadro 1), para el 2000 fue más diverso el bosque y en 1997 el sitio más diverso fue el cacao.

Al observar los datos de los cuatro años de estudio se tiene que en promedio hay mayor número de individuos por cuadrícula en el cacao que en el bosque para los cuatro años (Cuadro 1).

No se encontró diferencias en la cantidad de individuos encontrados por año ( $F= 0.80$ ,  $gl= 3$ ,  $p= 0.5$ ), sin embargo se encontró que el número de individuos por sitio es mayor en el cacao de 1999 ( $F= 17.62$ ,  $gl= 1$ ,  $p<0.0001$ ).

Los sitios más parecidos son el bosque de 1999 y el cacao del 2000, el cacao de 1999 y el cacao del 2000 y el cacao de 1999 con el cacao del 2001, además son muy parecidos el bosque de 1999 y el cacao del 2001 y el cacao del 2000 con el cacao del 2001, los sitios que presentaron menor similitud fueron el bosque de 1997 con el bosque de 1999. (Fig. 1)

## Discusión

Al igual que en los años anteriores en que se realizó este estudio en el 2001 se encontró mayor número de individuos en el cacao (Cuadro 1), esto concuerda con datos obtenidos por Lieberman (1986) en La Selva, que lo explica porque el cacao es un sistema alterado que provee un excelente ambiente para algunas especies, como es el caso de *E. stejnegerianus*, la cual al igual que en años anteriores fue la especie más abundante, podría ser que se encuentra en estos sitios por alguna o todas las siguientes razones: que la disponibilidad de artrópodos sea más favorable en el cacao, el riesgo de depredación es menor, la competencia es menor, el éxito reproductivo es mayor o bien un sitio alterado como el cacaotal presenta ventajas fisiológicas para esta especie (Lieberman, 1986).

En los cuatro años de estudio el sitio con mayor diversidad fue el bosque, esto concuerda con datos obtenidos en un estudio similar realizado en la Estación Biológica La Selva por Heinen (1992), el cual apunta que pueden existir varios mecanismos que causan estas diferencias en diversidad, como son, que el cacao tiene una estructura de hábitat muy simple si se compara con el bosque lo cual causa que haya baja diversidad, y/o la baja diversidad puede ser un efecto del tiempo que ha transcurrido desde que se alteró el sitio. Si ciertas especies por alguna razón, no pueden vivir en un cacaotal pasará un periodo de tiempo amplio antes de que puedan entrar en este ambiente.

Existe un 98% de similitud entre el bosque de 1999, el cacao del 2000 y el cacao del 2001, y entre el bosque de 1999 y el cacao de 1999 hay un 96% de similitud. Se podría agrupar el cacao de todos los años (Fig. 1) debido a que a través de los años han presentado una composición de especies similar, lo cual se puede deber a los factores antes mencionados.

Aparentemente la similitud entre el bosque de 1999 y el cacao de todos los años (Fig. 1), se debe a que en el bosque de 1999 se encontró *Colosthetus flotator*, especie que solamente se había encontrado en el cacao, además de que fue el año que en el sitio de bosque se encontró menor número de especies (Cuadro 1). Sin embargo al observar la lista de especies (Cuadro 1), se puede ver como en los otros tres años de estudio la composición de herpetofauna en cada sitio es muy similar, por lo que cabe la duda de hasta que punto el fenómeno ocurrido en 1999 se debe a que precisamente en este año la composición del bosque varió posiblemente por algún factor ambiental o de otro tipo que no fue determinado, o bien a un error de muestreo, aunque en el mismo cuadro podemos ver que en 1999 el esfuerzo realizado fue mayor, ya que fue el año en que se trazaron más cuadrículas, por lo tanto sugiero que se continúe con este estudio en los próximos años para observar si fue un fenómeno propio de ese año o si es comparativo con otros.

En general, se observó que hay diferencias entre cacao y bosque para todos los años. El cacao presenta mayor cantidad de individuos, durante los años de muestreo.

La información generada de estos muestreos es muy importante, se ha recopilado información del bosque y el cacao por varios años, lo cual es una herramienta muy valiosa cuando se piensa en términos de conservación de sitios que pueden ser idóneos para la reproducción, refugio u otro tipo de actividad de algunas especies, sin embargo, como se mencionó antes se recomienda que se continúen realizando estos muestreos pero con un mayor esfuerzo ya que se podría esperar encontrar más especies en ambos sitios.

## Bibliografía

- Artavia, L.G. 2000. Herpetofauna de mantillo comparando un bosque y un cacaotal en tres años. En F. Bolaños y J. Lobo(ed.) Curso de Biología de Campo. Ene-Feb 2000. Universidad de Costa Rica
- Cartín, A. 1999. Comparación de la herpetofauna de mantillo entre un cacaotal y un bosque maduro intervenido. En F. Bolaños, G. Umaña (ed.). Curso de Biología de Campo. Ene-Feb 199. Universidad de Costa Rica.

- 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. *Biotropica* 21:178-185.
- Frenkel, C. 1997. Herpetofauna de mantillo en una zona de bosque y un cacaotal. En F. Bolaños, J. Lobo, D. Briceño (eds.). *Curso de Biología de Campo*. Ene-Feb. 1997. Universidad de Costa Rica. 61-65
- Guyer, C. 1988. Food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis*: demographic effects. *Ecology* 69(2): 350-361.
- Heinen, J.T. Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24(3): 431-439.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zool. Mex. Nueva Ser.* 15: 1-72.
- Slowinski, J.B. y B.I. Crother. 1987. Diel differences in leaf-litter abundances of several species of reptiles and amphibians in an abandoned cacao grove in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35(2): 349-350.

Cuadro 1. Especies encontradas en un bosque y un cacaotal con su promedio de individuos e índice de diversidad para los años 1997, 1999, 2000 y 2001. Golfito, Costa Rica. Enero 2001

Taxa	1997		1999		2000		2001	
	Bosque	Cacao	Bosque	Cacao	Bosque	Cacao	Bosque	Cacao
Amphibia								
Bufonidae								
<i>Bufo coniferus</i>				0.13 + 0.35				
<i>Bufo melanochloris</i>		0.43		0.25 + 0.46		0.20 + 0.45	0.20 + 0.45	
Centrolenidae								
<i>Centrolene prosoblepon</i>	0.29				0.20 + 0.45			
Dendrobatidae								
<i>Colostethus flotator</i>		1.43	0.25 + 0.46	0.50 + 0.76		0.80 + 1.30		0.33 + 0.55
<i>Colostethus talamancae</i>	0.14	0.28		0.38 + 0.74				
Leptodactylidae								
<i>Eleutherodactylus fitzingeri</i>					0.20 + 0.45	0.20 + 0.45	0.20 + 0.45	
<i>Eleutherodactylus steinegerianus</i>	0.29	1.86	1.00 + 0.93	2.90 + 2.64	0.60 + 0.55	4.60 + 2.51	0.60 + 1.34	3.67 + 4.34
<i>Eleutherodactylus vocator</i>	0.14	0.43			0.20 + 0.45	0.20 + 0.45		
Reptilia								
Polychridae								
<i>Norops capito</i>	0.14				0.20 + 0.45			
<i>Norops polylepis</i>	0.43	0.28		0.50 + 0.76			0.60 + 0.55	0.33 + 0.55
Corytophanidae								
<i>Corytophanes cristatus</i>	0.14							
Colubridae								
<i>Coriophanes fissiden</i>						0.20 + 0.45	0.20 + 0.45	
<i>Enulius sclateri</i>						0.20 + 0.45		
Teiidae								
<i>Ameiva festiva</i>							0.20 + 0.45	
Número de individuos	11	33	10	50	7	32	10	28
Número de especies	7	6	2	6	5	7	6	3
Número de cuadrículas	7	7	8	9	5	5	5	5
Diversidad	2.7	2.2	0.7	1.6	2.1	1.5	2.4	1.1

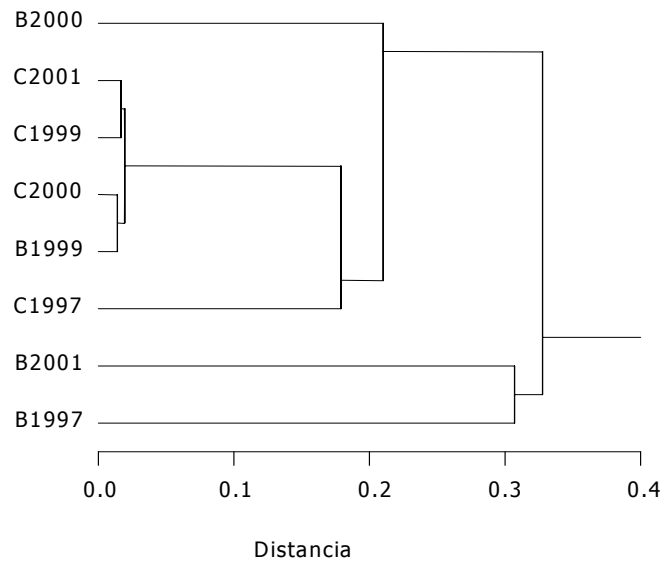


Fig. 1. Análisis de grupos de individuos en el bosque (B) y el cacaotal (C) en enero de 1997, 1999, 2000, 2001. Golfito, Costa Rica.



## **Relación entre caracteres morfológicos, estrategias de forrajeo y gremio alimentario en aves**

**Loretta Goldberg**

**Coordinadora: Ana Pereira**

El estudio de la morfología ecológica es un intento para entender la relación funcional entre la variación morfológica de los animales y su ecología. Requiere de la integración de información acerca de las relaciones filogenéticas entre taxas y sus adaptaciones al ambiente (James 1982). La selección del hábitat apropiado, el área que provee las condiciones óptimas para la sobrevivencia y la reproducción, provee un futuro de vida mejor que el ofrecido por una escogencia al azar (Cody 1985, Klopfer y Ganzhorn 1985). Para todos los animales la calidad del hábitat donde llevan a cabo sus actividades es de vital importancia. Muchas especies tienen gran influencia sobre la selección del hábitat, ya que les permite desarrollar las capacidades locomotoras que se ajusten a sus capacidades físicas (Winkler y Leisler 1985).

El grupo de las aves es extremadamente móvil y ocupa un amplio rango de hábitats. Los recursos ofrecidos por un hábitat así como algunos aspectos del comportamiento, morfología y ecología de un ave pueden estar acoplados estrechamente de forma tal que actúen como influencias selectivas recíprocas para que exista coevolución entre ellos (Cody 1985). Muchas especies similares de aves, pueden ocupar distintos hábitats y se ha demostrado que la morfología está cercanamente asociada con la selección del hábitat (Winkler y Leisler 1985).

La evolución hacia la preferencia de hábitat determina las estructuras morfológicas de las aves y sus funciones de comportamiento, su habilidad para obtener alimento empleando diversos métodos de forrajeo y refugio exitoso contra el clima y depredadores. Además, puede ofrecer fuentes de recursos para distintas clases de aves, sitios de forrajeo y de anidamiento (Cody 1985). Los métodos por los cuales las aves buscan su alimento determinan en gran parte la frecuencia y el tipo de presas que encuentran, y esto es de gran importancia para entender los patrones de explotación de recursos (Robinson y Holmes 1982).

El principio de las estrategias de alimentación es especificar las características morfológicas y de comportamiento de un ave que mejor se adapten para poder obtener el alimento adecuado (Schoener 1971). Debido a que la diversidad de hábitats existentes en una región les permite explotar los recursos de una forma diferencial acorde con su morfología y sus necesidades, en este trabajo se pretende relacionar algunas características morfológicas de las aves con sus estrategias de forrajeo y gremios alimenticios.

### **Métodos**

El estudio se realizó durante el mes de enero del 2001 en el Naranjal, Refugio de Vida Silvestre de Golfito. El primer día se colocaron 5 redes de niebla en áreas abiertas y cerradas del sitio. El segundo día se agregaron 4 más para un total de 9 redes para los últimos dos días. Las redes se colocaron el día anterior en horas de la tarde y se abrieron al día siguiente desde las 06:00 hasta las 11:00 hr. Las aves capturadas se identificaron a nivel de especie según Stiles y Skutch (1995).

Las medidas morfológicas tomadas para cada especie fueron longitud del pico, altura del pico, anchura del pico y comisura con un vernier (mm). Se midió la longitud total del ala desde la axila hasta la punta, y el ancho del ala desde el álula hasta las últimas plumas con una regla (mm). Se calculó la proporción del largo entre el ancho del ala obteniendo así una medida de su forma. Se obtuvo la longitud de la cola midiendo el largo de las plumas desde su base con una regla (mm). También se midió la longitud del tarso y la apertura de la pata dada por la medición obtenida entre el dedo medio y halux con un vernier (mm). Se obtuvo el peso (g) de cada individuo utilizando una pesola. Los valores de los caracteres medidos se dividieron entre la raíz cúbica del peso, con el fin de estandarizarlos en forma proporcional al tamaño y así compararlos entre las diferentes especies. Las unidades de medición para cada carácter se definieron como unidades estandarizadas por peso (uep).

Se establecieron categorías de forrajeo, gremios alimentarios y sustrato para cada especie según Stiles y Skutch (1995) y fueron las siguientes: Forrajeo: al vuelo; en ramas, hojas, troncos, raíces (follaje); en el suelo, sobre el suelo y entre la hojarasca (follaje y suelo), y escalando. Gremio alimentario: nectarívoro, insectívoro, frugívoro, semillero y mixto. Sustrato: dosel, sotobosque, suelo y troncos.

Se realizó un análisis de componentes principales para agrupar las especies de aves según las dimensiones proporcionales de las características morfológicas. Se realizaron análisis de varianza para comparar

las dimensiones del pico según las estrategias de forrajeo y gremio alimentario; para comparar la forma del ala según las estrategias de forrajeo y el tipo de sustrato; para comparar las patas en cuanto a la longitud del tarso y la apertura de la pata con el sustrato, y para comparar la longitud de la cola según el forrajeo y el sustrato.

## Resultados

Las especies de aves capturadas se listan en el Cuadro 1. El análisis de componentes realizado agrupó a las especies de aves en tres grupos: el primero formado por *Geotrygon montana*, el segundo formado por las especies de colibríes y el último que incluye las especies restantes de acuerdo con las dimensiones proporcionales de algunas características morfológicas (Fig. 1).

Las aves que forrajean al vuelo tienen el pico más largo ( $F= 4.870$ ,  $gl= 3$  y  $27$ ,  $p= 0.008$ ) y más ancho ( $F= 3.643$ ,  $gl= 3$  y  $27$ ,  $p= 0.025$ ) y la mayor comisura ( $F= 3.552$ ,  $gl= 3$  y  $27$ ,  $p= 0.027$ , Cuadro 2). Estas especies fueron los colibríes, *Manacus aurantiacus*, *Mionectes oleagineus*, *Pipra coronata*, *Pipra mentalis* y *Myobius sulphuripygius*. Las especies que forrajean en el follaje poseen el pico más alto ( $F= 7.298$ ,  $gl= 3$  y  $27$ ,  $p= 0.001$ ) y fueron *Xenops minutus*, *Troglodytes aedon*, *Eucometes penicillata*, *Thamnophilus bridgesi*, *Coereba flaveola*, *Saltator maximus*, *Ramphocelus passerinii* y *Volatinia jacarina*.

Las especies nectarívoras tienen el pico más largo ( $F= 38.969$ ,  $gl= 3$  y  $26$ ,  $p< 0.001$ ). No hubo diferencia entre la altura promedio del pico ( $F= 2.096$ ,  $gl= 3$  y  $26$ ,  $p= 0.125$ ), la anchura promedio del pico ( $F= 0.867$ ,  $gl= 3$  y  $26$ ,  $p= 0.471$ ) y la comisura ( $F= 1.240$ ,  $gl= 3$  y  $26$ ,  $p= 0.315$ ) con respecto al gremio alimentario.

Las especies cuyo forrajeo es al vuelo poseen alas más alargadas (Cuadro 2,  $F= 8.823$ ,  $gl= 3$  y  $27$ ,  $p < 0.001$ ). Las aves que forrajean en el dosel tienen alas más alargadas, mientras que las que lo realizan en el suelo más cortas ( $F= 3.366$ ,  $gl= 2$  y  $28$ ,  $p= 0.049$ ). Las especies que forrajean en el dosel fueron

*X. minutus*, *C. flaveola*, *S. maximus*, *Florisuga mellivora* e *Hylocharis eliciae*.

Existe una tendencia a que la longitud promedio del tarso varíe según el tipo de sustrato de forrajeo (Cuadro 2,  $F= 3.040$ ,  $gl= 2$  y  $28$ ,  $p= 0.064$ ), en el suelo la longitud del tarso es mayor. Las especies que forrajean en el suelo fueron *Catharus ustulatus*, *Formicarius analis*, *Seiurus noveboracensis*, *Hylocichla mustelina*, *Turdus assimilis*, *Turdus grayi* y *G. montana*. La apertura de la pata promedio es similar según el sustrato ( $F= 0.109$ ,  $gl= 2$  y  $28$ ,  $p= 0.897$ ). No hubo diferencia entre la longitud promedio de la cola según las técnicas de forrajeo ( $F= 1.058$ ,  $gl= 3$  y  $27$ ,  $p= 0.383$ ) el tipo de sustrato ( $F= 0.499$ ,  $gl= 2$  y  $28$ ,  $p= 0.613$ ).

## Discusión

*G. montana* es una especie de paloma terrestre que frecuenta el sotobosque (Stiles 1991, Stiles y Skutch 1995). Forma un grupo cuya morfología difiere de las demás aves (Fig 1), ya que tiene el pico muy corto y delgado y la comisura angosta, características que se adaptan a su forrajeo. Camina sobre el suelo cubierto de hojas donde va recogiendo bayas caídas y semillas cabeceando y con el pico inclinado hacia abajo (Stiles 1991, Stiles y Skutch 1995).

Los colibríes poseen una morfología muy particular relacionada también con su comportamiento de forrajeo. Según Stiles y Skutch (1995) estas aves son notables por su tamaño reducido (5.7- 20 cm) y tipo de vuelo, características relacionadas con su especialización extrema en alimentación de néctar. Todas consumen insectos o arañas pequeños de las flores que visitan, los cuales son su principal fuente de proteínas. En el vuelo realizan aletazos rápidos y una rotación del ala, pueden volar en reversa o hacer vuelos cernidos, esencial para extraer néctar de las corolas tubulares largas. La morfología del pico varía desde largo y curvado hacia abajo en muchos ermitaños como *Trenetes ruckeri*, *Phaethornis longuemareus* y *Phaethornis superciliosus*, hacia corto y recto como en algunos no ermitaños como *Amazilia decora* y *Amazilia tzacatl*. Las demás especies se agruparon juntas porque sus dimensiones morfológicas no varían tanto entre sí a pesar de que hayan variaciones en su tipo de dieta y forrajeo, en relación a *G. montana* y los colibríes.

El carácter morfológico más relevante de un ave es el pico con el que se manipula y se ingiere el alimento. Las diferencias en su tamaño reflejan diferencias en el tamaño del alimento ingerido (Schoener 1965, Fitzpatrick 1980). Para las aves con un forrajeo al vuelo (Cuadro 1) el tener el pico más largo y ancho junto con una comisura ancha facilita la obtención del alimento cuando seleccionan frutos o flores conforme vuelan. Se han asociado tanto la longitud como la anchura del pico con un forrajeo al vuelo (Moermond y Sloan 1980, Cody 1985), además de que el ancho de la comisura determina el tamaño máximo de los frutos que se pueden consumir enteros (Wheelwright 1985). Las aves con comisuras anchas tienden a comer frutos más grandes (Wheelwright 1985) y por ello una comisura así ofrece ventajas al manipular y tragar frutos con diferentes dimensiones (Moermond y Sloan 1980, Martin 1985).

En el caso de los colibríes, debido a que se alimentan cuando vuelan, la comisura ancha les podría permitir un mejor manipuleo de las flores que visitan al introducir mejor el pico y para los frugívoros les permite manipular mejor los frutos sobre todo si se alimentan de frutos grandes. Las especies que forrajean en el follaje tienen el pico más alto y la mayoría se alimenta de insectos y otros artrópodos por lo que la morfología del pico también les debe de facilitar la captura de las presas.

Los colibríes representan al grupo de aves nectarívoras, y sostienen fuertes asociaciones con el hábitat en el que viven en términos de los recursos de néctar proveídos, (Cody 1985) donde la longitud del pico coincide con la longitud de la corola (Stiles y Skutch 1995). Por lo tanto, el tener la mayor longitud de pico facilita el acceso al néctar de las flores que visitan.

Las variaciones en el diseño de las alas están relacionadas con los hábitos migratorios y las técnicas de forrajeo aéreo. Las especies de aves que forrajean al vuelo y cuyo sustrato de forrajeo es el dosel tienen alas más alargadas y habitan áreas de vegetación caracterizadas por ser áreas de bosque parcialmente despejadas, bordes, claros, arboledas abiertas y despejadas, áreas de crecimiento secundario y matorrales abiertos (Stiles y Skutch 1995). Las visitas hacia áreas con esta vegetación conllevan a tener esa forma de ala, ya que generan poder más eficiente durante el vuelo sostenido y de alta velocidad. (Hamilton 1961, Fitzpatrick 1980).

Además, para poder desarrollar las actividades normales en áreas de poca vegetación, las aves deben de volar mayores distancias que en áreas de vegetación cerrada, por lo que las alas son una adaptación para altas actividades de vuelo. Por el contrario, las especies habitantes de áreas con vegetación densa o áreas más cerradas tienen alas redondeadas que proveen mejor levantamiento a la hora de despegar, facilitan el vuelo y permiten una mayor movilidad (Hamilton 1961, Fitzpatrick 1980).

El forrajeo en un sustrato como el suelo ha conllevado al desarrollo de patas con la mayor longitud de tarso para proporcionar a las aves mejor sostén. El uso de éste sustrato de forrajeo está relacionado con la evolución de patas largas, que proveen mayor velocidad al correr, mayor posición para observar, soporte físico fuerte, mayor área para la inserción de músculos y mayor capacidad para doblarse al aterrizar (Grant 1971, Cody 1974, Fitzpatrick 1980).

La estructura de la vegetación y la disponibilidad de recursos son factores importantes que influyen sobre la variación en las dimensiones morfológicas de caracteres como el pico, alas y patas de las aves. Estas estructuras determinan en gran medida la eficiencia de forrajeo de una especie, lo cual puede limitar o extender el acceso a sus fuentes principales de alimento, su manipuleo y el hábitat colonizable por ella.

## Bibliografía

- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press. New York. 318 pp
- Cody, M.L. 1985. An Introduction to habitat selection in birds. En: M. Cody. Habitat Selection in Birds. Academic Press Inc. San Diego, Cal. Pp. 4-35.
- Fitzpatrick, J.W. 1980. Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. Condor 82:447-471.
- Grant, P.R. 1971. Variation in the tarsus length of birds in island and mainland regions. Evolution 25: 599-614.
- Hamilton, T.H. 1961. The adaptive significances of intraspecific trends of variation in wing length and body size among bird species. Evolution 15: 180-195.
- James, F.C. 1982. The ecological morphology of birds: a review. Ann. Zool. Fennici 19:265-275.
- Klopfer, P.H. y J. Ganzhorn. 1985. Habitat selection: behavioral aspects. En: M. Cody. Habitat Selection in Birds. Academic Press Inc. San Diego, Cal. Pp. 435-439.
- Martin, T.E. 1985. Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. Oecologia 66:563-573.
- Moermond, T.C. y J. Sloan. 1980. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. Ornithological monographs No. 36: 865-900.
- Robinson, S.K. y R.T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. Ecology 63:1918-1931.
- Schoener, T.W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric cingeneric species of birds. Evolution 19: 189-213.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:369-374.
- Stiles, F.G. 1991. Aves. En D.H. Janzen (ed.). Historia Natural de Costa Rica. M. Chavarria (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. Pp 515-570 .
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 1995. Guía de Aves de Costa Rica. Loreta Roselli (trad). Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. 580 pp.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit - eating birds. Ecology 6:808- 815.

Winkler, H. y B. Leisler. 1985. Morphological aspects of habitat selection in birds. En: M. Cody. Habitat Selection in Birds. Academic Press Inc. San Diego, Cal. Pp. 415-431.

Cuadro 1. Especies de aves capturadas y tipo de gremio alimentario, forrajeo y sustrato.

Espece	Código	Nº individuos	Forrajeo	Gremio	Sustrato
<i>Amazilia decora</i>	Ad	7	vuelo	nectarívoro	sotobosque
<i>Amazilia tzacatl</i>	At	7	vuelo	nectarívoro	sotobosque
<i>Catharus ustulatus</i>	C	2	follaje-suelo	frugívoro	suelo
<i>Coereba flaveola</i>	c	2	follaje	mixto	dosel
<i>Dendrocincla anabatina</i>	D	3	escalador	insectívoro	troncos
<i>Eucometis penicillata</i>	E	2	follaje	insectívoro	sotobosque
<i>Florisuga mellivora</i>	Fm	1	vuelo	nectarívoro	dosel
<i>Formicarius analis</i>	F	2	suelo	insectívoro	suelo
<i>Geotrygon montana</i>	Gm	1	suelo	semillero	suelo
<i>Hylocharis eliciae</i>	He	2	vuelo	nectarívoro	dosel
<i>Hylocichla mustelina</i>	Hm	1	follaje-suelo	mixto	suelo
<i>Manacus aurantiacus</i>	Ma	1	vuelo	frugívoro	sotobosque
<i>Mionectes oleagineus</i>	M	33	vuelo	frugívoro	sotobosque
<i>Myobius sulphuripygius</i>	Ms	1	vuelo	insectívoro	sotobosque
<i>Myrmeciza exsul</i>	Me	3	follaje-suelo	insectívoro	sotobosque
<i>Oporornis formosus</i>	Of	1	follaje-suelo	insectívoro	sotobosque
<i>Oporornis philadelphia</i>	O	1	follaje-suelo	insectívoro	sotobosque
<i>Phaethornis longuemareus</i>	Pl	5	vuelo	nectarívoro	sotobosque
<i>Phaethornis superciliosus</i>	Ps	2	vuelo	nectarívoro	sotobosque
<i>Pipra coronata</i>	p	1	vuelo	frugívoro	sotobosque
<i>Pipra mentalis</i>	P	2	vuelo	frugívoro	sotobosque
<i>Ramphocelus passerinii</i>	Rp	2	follaje	frugívoro	sotobosque
<i>Saltator maximus</i>	Sm	1	follaje	mixto	dosel
<i>Seiurus noveborasensis</i>	S	1	suelo	insectívoro	suelo
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	Tb	2	follaje	insectívoro	sotobosque
<i>Threnetes ruckeri</i>	Tr	10	vuelo	nectarívoro	sotobosque
<i>Thryothorus semibadius</i>	T	3	follaje-suelo	insectívoro	sotobosque
<i>Troglodytes aedon</i>	Ta	1	follaje	insectívoro	sotobosque
<i>Turdus assimilis</i>	t	3	follaje-suelo	mixto	suelo
<i>Turdus grayi</i>	Tg	1	follaje-suelo	mixto	suelo
<i>Volatinia jacarina</i>	Vj	1	follaje	semillero	sotobosque
<i>Xenops minutus</i>	Xm	1	follaje	insectívoro	dosel

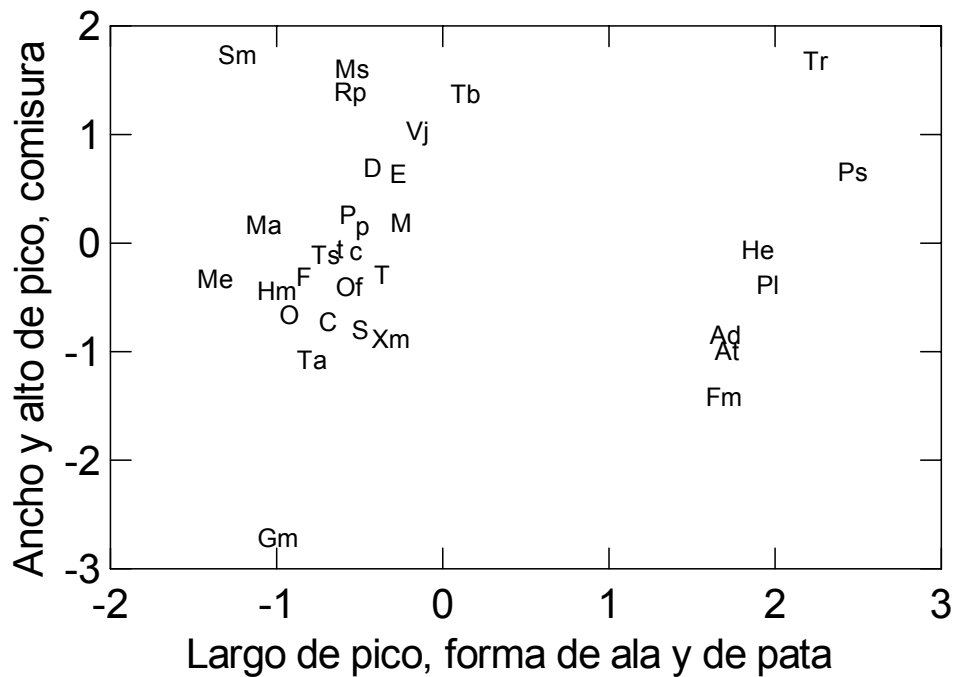


Fig. 1. Análisis de componentes principales para las especies de aves capturadas según dimensiones de caracteres morfológicos. Ver códigos de especies en Cuadro 1. El Naranjal, Golfito. 2001.

Cuadro 2. Promedios ( $\pm$  desviaciones estándar) para los caracteres morfológicos estandarizados con el peso según forrajeo, gremio alimentario y sustrato.

Carácter	Largo pico	Ancho pico	Alto pico	Comisura	Forma ala	Tarso
<b>Forrajeo</b>						
Al vuelo	9.354 $\pm$ 5.950	2.182 $\pm$ 0.580	1.539 $\pm$ 0.188	4.006 $\pm$ 0.947	1.397 $\pm$ 0.641	
Follaje	4.107 $\pm$ 1.110	2.167 $\pm$ 0.578	2.112 $\pm$ 0.491	3.492 $\pm$ 0.550	0.607 $\pm$ 0.189	
Follaje-suelo	3.664 $\pm$ 1.146	1.566 $\pm$ 0.162	1.555 $\pm$ 0.110	3.570 $\pm$ 0.227	0.568 $\pm$ 0.176	
Suelo	3.675 $\pm$ 1.720	1.451 $\pm$ 0.733	1.477 $\pm$ 0.374	2.598 $\pm$ 0.502	0.519 $\pm$ 0.202	
<b>Gremio</b>						
Nectarívoro	13.526 $\pm$ 3.993					
Insectívoro	4.419 $\pm$ 1.012					
Frugívoro	3.349 $\pm$ 0.591					
Semillero	2.492 $\pm$ 1.132					
Mixto	3.429 $\pm$ 0.825					
<b>Sustrato</b>						
Dosel					1.299 $\pm$ 0.892	4.839 $\pm$ 2.386
Sotobosque					0.933 $\pm$ 0.516	6.227 $\pm$ 2.621
Suelo					0.498 $\pm$ 0.141	8.222 $\pm$ 1.776



## Efecto de la disponibilidad de agua sobre la diversidad de la herpetofauna

**Branko Hilje R.**

**Coordinador: Federico Bolaños**

La diversidad de un lugar generalmente se medía contando el número de especies en un sitio determinado, sin embargo, en los últimos años se ha optado por evaluar además la abundancia de dichas especies. Se dice entonces que un sitio es más diverso que otro por la cantidad y frecuencia con que son capturadas u observadas las especies durante un muestreo (Begon et al. 1996).

La diversidad tiende a aumentar con el tamaño del área y desde las latitudes extremas hacia el ecuador, también aumenta dependiendo del tipo de hábitat o de la estación climática. La diversidad tiende a disminuir en las comunidades bióticas sometidas a estrés, y por la competencia en comunidades viejas establecidas en ambientes físicos estables (Odum 1986).

Pocos vertebrados son tan dependientes de la humedad del ambiente como los anfibios. Sus rangos geográficos, ecología, comportamiento e historia natural están fuertemente influenciados por la distribución y abundancia de agua. Estos alcanzan su máxima diversidad en los trópicos y subtrópicos húmedos (Stebbins y Cohen 1997 y McDiarmid 1994).

En Panamá Toft et al. (1990) observaron que muchas especies de ranas de hojarasca o mantillo son más fáciles de ver y en mayor abundancia cerca de fuentes de agua durante la estación seca en diferentes zonas de ese país, pues argumentan que en la época lluviosa, al haber mayor humedad las especies se dispersan y su observación es más difícil.

En este trabajo se pretende demostrar si sucede lo mismo para la zona de Golfito en Costa Rica durante la estación seca, determinando diversidades, similitudes y abundancia de especies e individuos de anfibios y reptiles para lugares con diferente influencia de humedad.

### Métodos

El estudio se llevó a cabo en el mes de enero del 2001 en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, concretamente en los sitios denominados la Fila del Naranjal, el cual consiste en un bosque maduro con árboles grandes y el suelo está cubierto de mantillo, y en la Quebrada del Naranjal, que presenta dos sitios, uno con cauce de agua y margen de río y otra en el que el agua entra al subsuelo en la época seca y por lo tanto solamente queda el cauce vacío, ambos presentan una menor cobertura boscosa que el primero.

Se realizó un muestreo en cada uno de estos tres lugares realizando transectos con cuadrículas de 10 m por 3m (30 m<sup>2</sup>). En la quebrada sin agua se muestrearon 13 transectos, en la quebrada con agua 25 y en el bosque 20. El trabajo de campo se basaba en contabilizar y clasificar todos los individuos y especies que se encontraran en el suelo y sobre vegetación inferior a 1 m.

Para el análisis de datos se utilizaron índices de diversidad y abundancia de Shannon (log base 2) para cada sitio y un análisis de varianza con pseudovalores de Jackknife para comprobar si éstos eran significativos, índices de similitud de Morisita para observar cuán parecidos eran los sitios en cuanto a especies presentes y pruebas de análisis de varianza para determinar en cual se encuentran más especies por condición bosque o toda la quebrada o por lugar (bosque, quebrada con agua y quebrada sin agua), para ver en cual se encontraba un mayor número de individuos, y entre especies determinar diferencias en abundancia para las que estuvieran en los tres sitios.

### Resultados

Se obtuvo un total de 10 especies y 166 individuos entre los tres lugares. El sitio más diverso fue la quebrada sin agua, y el menos diverso fue la quebrada con agua (Cuadro 1 y fig. 1).

Las zonas de la quebrada son las más similares entre sí porque comparten 4 especies, luego siguen el bosque y la quebrada sin agua compartiendo 2 especies, y por último el bosque y la zona de la quebrada con agua también con 2 especies en común (Cuadro 2).

Se da una tendencia a encontrar más especies por cuadrícula en el bosque que en la quebrada con agua y sin agua ( $F=3.601$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p=0.063$ ), pero no así cuando se separa la quebrada en dos ambientes ( $F=1.260$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p=0.266$ ).

No hay diferencias entre el bosque y la quebrada con agua y sin agua en cuanto a diversidad ( $F=0.011$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p=0.915$ ) pero si difieren cuando se separa la quebrada por sitio ( $F=6.165$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p=0.016$ ).

La cantidad de individuos por cuadrícula es mayor para el bosque cuando se compara con la quebrada con agua y sin agua ( $F=5.750$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p=0.020$ ) pero no así tomando en cuenta dos ambientes para la quebrada ( $F=1.013$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p=0.319$ ).

El número de *E. stejnegerianus*, única especie encontrada en los tres sitios, va a ser mayor por cuadrícula en el bosque que en la quebrada total ( $F=23.899$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p<0.001$ )(fig. 1), sin embargo no es así cuando se separa la quebrada en dos ambientes ( $F=0.602$ ,  $gL=1$  y  $55$ ,  $p=0.441$ ).

Por último, el promedio de individuos por cuadrícula de *E. fitzingeri*, especie observada únicamente y en gran número en la quebrada es mayor para el sitio con agua que para el que no tiene agua ( $T=3.774$ ,  $gL=36$ ,  $p=0.001$ )(fig. 1).

## Discusión

La quebrada seca es más diversa porque pese a tener una especie menos que los otros lugares, la distribución de los individuos de las especies es muy parecida, y en base a esta abundancia se miden este tipo de índices (fig. 1). Lo que sucede también enfocándose en los otros lugares, es que en ambos se da un gran número de individuos de una especie en particular y esto afecta también la prueba. *E. fitzingeri* está dominando el sitio con el recurso de agua y *E. stejnegerianus* el bosque, y de las dos se encuentra una pequeña cantidad en la quebrada sin agua (fig. 1). Posiblemente lo que se está presentando según lo observado en esta época del año, es una utilización del recurso acuático por parte de *E. fitzingeri*, la cual parece ser que se lanza al agua como uno de sus medios de escape ante depredadores, desempeñándose bien como nadadora (obs. pers.). Quizás se esté dando además exclusión competitiva por parte de estas dos especies para esos lugares por algún otro recurso como por ejemplo alimento, y ambas estrategias reducirían la diversidad de los lugares (Ricklefs y Schluter 1993 y Stebbins y Cohen 1997).

La similitud de especies entre los lugares de la quebrada podría deberse a que talvez son muy parecidos los ambientes entre sí y diferentes con el bosque. Es decir, que son sitios abiertos en su mayoría y con incidencia solar directa, en los cuales, factores como temperatura, viento o precipitación podrían tener una mayor influencia que en el bosque y afectarían la distribución de las especies o que éstas posean características para habitar allí (Krebs 1985).

El factor que está influenciando que no haya diferencia en la cantidad de especies por cuadrícula entre los tres sitios es la quebrada sin agua, pues parece que las proporciones de especies son similares al hacer esta separación, sin embargo sin separarla el bosque predomina en cantidad de especies. El bosque es un ambiente más homogéneo que la quebrada con y sin agua lo que podría mantener un número constante o más alto de especies para diferentes ubicaciones dentro del mismo, mientras que la quebrada al ser tan variada podría presentar especies para una zona (sin agua) y especies para otra (con agua).

Algo similar parece ocurrir con la cantidad de individuos por cuadrícula y podría deberse a que las especies encontradas en el bosque y las que abundaron en el muestreo son de menor tamaño que las observadas en la quebrada total, por lo cual podrían encontrarse muchos individuos compartiendo una cuadrícula en el bosque y menos en la quebrada al necesitar quizás más espacio para vivir o evitar interacciones con especies más grandes como *E. fitzingeri* o interacciones dentro de esta misma especie.

Al comparar las diversidades para los tres ambientes se observan diferencias basadas en proporciones de individuos por especie, pero al unir los sitios de la quebrada pareciera que ésta proporción se asemeja con la del bosque, notándose como dos especies dominan considerablemente en cada uno (fig. 1).

El recurso alimenticio (artrópodos) varía anualmente según la época del año en los trópicos, es decir, que es diferente para la época lluviosa o seca, y su abundancia y variedad determina la estructura de las comunidades de mantillo, esto podría estar apoyando el hecho de que *E. stejnegerianus* esté preferentemente y predominando en el bosque utilizando algún alimento en especial (Toft 1980a y 1980b). No obstante, separando la quebrada en dos no hay diferencias, pero aún así *E. stejnegerianus* parece preferir el sitio sin agua seguramente porque le ofrece algo de recurso que el otro no tiene (fig. 1).

La idea de que la mejor época para observar un mayor número de anfibios sea la seca no es tan factible al menos para Golfo, pues el sitio con más observaciones en promedio estaba alejado del agua y además parece que algunas de estas especies se especializan en distintos recursos, por lo cual el grado de dependencia o utilización de la humedad podría variar también para las especies. Finalmente sería interesante realizar este estudio por más tiempo abarcando ambas estaciones y varias zonas del país para ver en realidad si en Costa Rica las poblaciones de anfibios de mantillo se comportan diferente que en Panamá.



### Bibliografía

- Begon, M.,J. Harper y C. Townsen. 1996. Ecology: Individuals, populations, communities. Tercera Edición. Editorial Blackwell, Boston. 850p.
- McDiarmid, R.W. 1994. Amphibian Diversity and Natural History: An overview. En: Heyer, W.R., M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.C. Hayek y M.S. Foster. Measuring and Monitoring Biological Diversity. Smithsonian Institution, USA. 5-15.
- Krebs, C.J. 1985. Ecology: The experimental Analysis of Distribution and Abundance. 3rd Ed. Harper & Row Publishers, Inc. New York. 645p.
- Odum, E.P. 1986. Fundamentos de Ecología. Primera Edición. Nueva Editorial Interamericana, México D.F. 841p.
- Ricklefs, R.E y D. Schluter. 1993. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical perspectives. The University of Chicago Press.
- Stebbins, R.C. y N.W. Cohen. 1997. A Natural History of Amphibians. Princeton University Press., New Jersey. 316p.
- Toft, C.A. 1980a. Feeding Ecology of Thirteen Syntopic Species of Anurans in a Seasonal Tropical Environment. *Oecologia* 45:131-141.
- Toft, C.A. 1980b. Seasonal Variation in Populations of Panamanian Litter Frogs and Their Prey: A Comparison of Wetter and Drier Sites. *Oecologia* 47:34-38.
- Toft, C.A., A.S. Rand y M. Clark. 1990. Dinámica de población y reclutamiento estacional de *Bufo typhonius* y *Colostethus nubicola* (Anura). En: Leigh, E.G., A.S. Rand y D.H. Windsor. Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos Estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá.

Cuadro 1. Número total de especies e individuos por sitio y los respectivos promedios ( $\pm$  desviación estándar), índices de diversidad y equidad para los sitios muestreados, Golfito, enero 2001.

Sitio	Bosque	Quebrada	
		con agua	sin agua
Total (n)	76 (3.8 $\pm$ 0.683)	66 (2.6 $\pm$ 0.395)	24 (1.8 $\pm$ 0.373)
# especies (s)	6 (1.95 $\pm$ 0.256)	6 (1.24 $\pm$ 0.166)	5 (1.62 $\pm$ 0.266)
Shannon	1.6383 $\pm$ 0.314	0.8628 $\pm$ 0.427	1.9653 $\pm$ 0.373
Equidad (J)	0,6338	0,3338	0,8464

Cuadro 2. Índices de similitud de Morisita (sobre la diagonal) y número de especies compartidas (bajo la diagonal) entre los sitios muestreados, Golfito, enero 2001.

Sitio	Bosque	Qcon agua	Qsin agua
Bosque	-	0,052	0,552
Qcon agua	2	-	0,722
Qsin agua	2	4	-

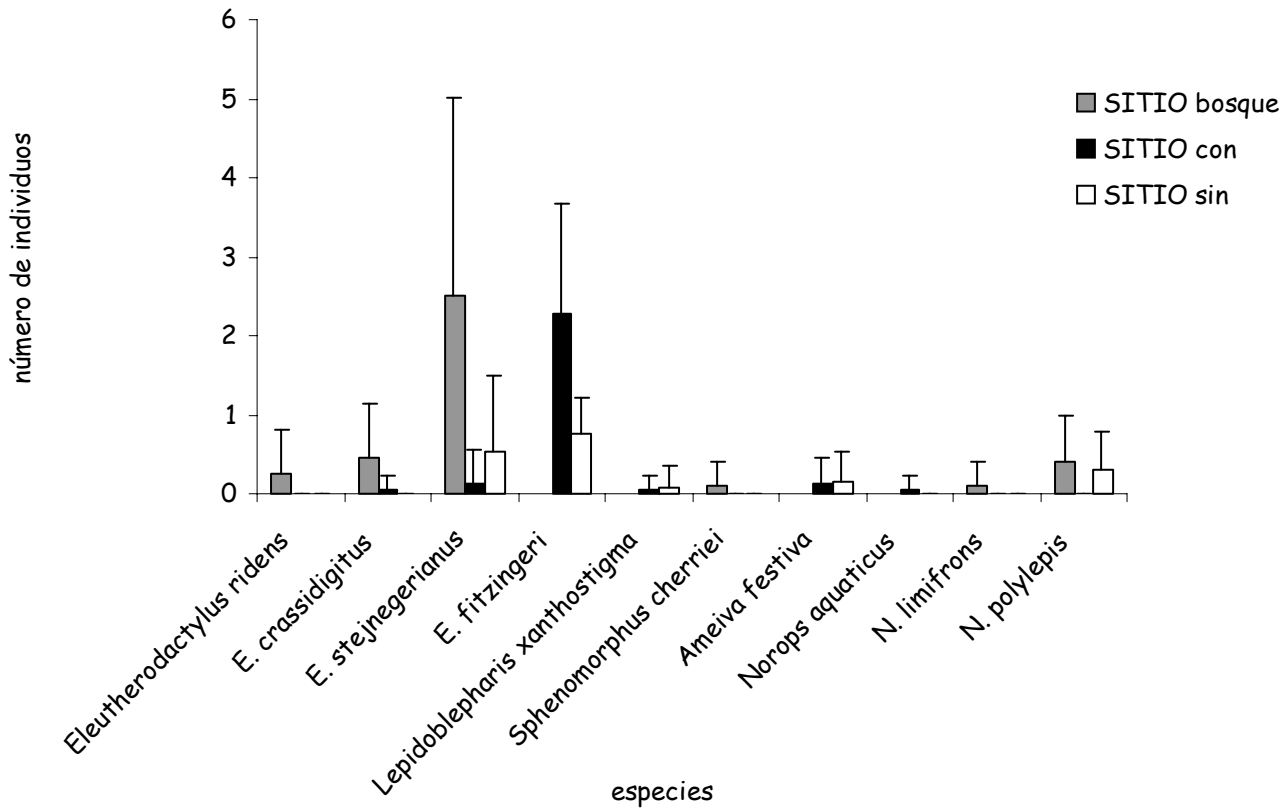


Fig. 1. Promedios y desviaciones estándar del número de individuos por especie por cuadrícula para los sitios muestreados.

## **Distribución de longitud y hábitat alimenticios en la comunidad de peces de dos ríos**

**Ivonne Meuche**

**Coordinadores: Marco Retana y Olman Alfaro**

Costa Rica es un país de alta precipitación y de numerosos ríos. La mayor parte de estos ríos nacen y aumentan su caudal por filtración a lo largo de su cauce. Otros brotan de la tierra, y a veces forman pequeños charcos con aguas ácidas, muy ricas en dióxido de carbono y ocasionalmente con aguas termales (Bussing, 1997).

Los factores ambientales que más influyen en la distribución de los peces en estos ríos de Costa Rica son: La velocidad de corriente, la temperatura, el tipo de fondo y el tamaño del río (Bussing y López, 1977). Obviamente, todas estas variables están relacionadas con la altitud de la localidad del río y su pendiente, y por lo tanto siempre existe una estratificación tipo altitudinal-longitudinal a lo largo de cada río. En las alturas se encuentran ciertas especies pequeñas adaptadas a quebradas de aguas a menos de 20°C, mientras la mayoría de las especies están restringidas a ríos de mayor tamaño, de menos corriente y temperatura mayor a 25°C. En cada segmento de un río existen muchos microhábitats que permiten una repartición de las diversas especies. Dentro de cada hábitat, cada especie se destaca por su alimentación específica. También cada especie se reproduce en determinadas épocas del año y aún más algunas se desplazan a otros sectores del río o a las desembocaduras para su desove (Bussing, 1997).

Los peces utilizan diferentes nichos alimentarios. Hay peces carnívoros, herbívoros y omnívoros. Muchas especies se alimentan de insectos (acuáticos o terrestres según su hábitat), otros son piscívoros y algunas especies omnívoras (comen insectos, semillas y detrito orgánico).

Los objetivos de este proyecto son cuantificar si existen diferencias en el tamaño de los peces según el hábitat para cada especie presente, y determinar si además se presentan diferencias de tamaño según el río y la altitud en que estos organismos se encuentran. Asimismo, otra finalidad es examinar la dieta de la ictiofauna de la zona según el hábitat y la especie.

### **Métodos**

El estudio se realizó en Golfito, Costa Rica, durante 3 días en enero de 2001. Los sitios de estudio fueron la Quebrada La Presa y la Quebrada La Gamba.

Para coleccionar los peces se utilizó una red rectangular denominada chinchorro, la cual posee flotadores en la parte superior y pesos metálicos en la parte inferior.

En el primer día de muestreo los individuos colectados se colocaron en bolsas plásticas con agua para luego ponerlas en un recipiente con hielo. Se muestrearon 3 pozas y 3 rápidos en la Quebrada La Presa. En el laboratorio se identificaron, se midió la longitud estándar y se disectaron para observar el contenido estomacal. Para cuantificar esta información una sola persona colocó el contenido estomacal en una caja petri con papel milimétrico, distribuyendo uniformemente la muestra y obteniendo el porcentaje de cada presa de acuerdo al nivel taxonómico que se pudiera determinar con claridad.

El segundo día se trabajó en la Quebrada La Presa, en 5 pozas y 5 rápidos. Los peces se atraparon, se midieron y se liberaron en el campo.

El tercer día se trabajó en la Quebrada Gamba en 3 pozas a 130 m.s.n.m. y 3 pozas a 80 m.s.n.m.. Se identificaron, se midieron y se liberaron en el campo.

Como pruebas estadísticas se utilizó la prueba t de student para analizar las diferencias en cuanto al tamaño de los peces entre diferentes sitios, hábitats y alturas. Para estudiar el efecto de la altura se utilizó un juego de datos independiente. Se hizo un análisis de grupo para agrupar a las especies según el porcentaje de cada uno de los componentes que conformaban el contenido estomacal. Además se calculó el Índice de Jacobs (O), para saber si los peces son selectivos en cuanto a su presa, y como datos esperados (para calcular este índice) se usaron datos del Proyecto de Insectos acuáticos.

### Resultados

Se capturó un total de 1104 individuos, abarcando 14 especies (cuadro 1). Los peces más comunes de la Gamba son Astyanax aeneus, Poeciliopsis retropinna y Poeciliopsis paucimaculata. En La Presa se encontró muchos Poeciliopsis retropinna y Astyanax aeneus, Gobiomorus maculatus y Agonostomus monticola.

Cuadro 1: Riqueza y abundancia de especies.

Familia	Especie	Gamba		Presa		Total
		Alto	Bajo	Rápido	Poza	
Characidae	<u>Astyanax aeneus</u>	66	160	5	122	353
Cichlidae	<u>Archocentrus sajica</u>	3	6	0	0	9
Eleotridae	<u>Eleotris picta</u>	0	0	0	2	2
	<u>Gobiomorus maculatus</u>	0	0	2	17	19
	<u>Hemieleotris latisfasciatus</u>	1	0	0	11	12
Mugilidae	<u>Agonostomus monticola</u>	0	0	6	9	15
Pimelodidae	<u>Pimelodella chagresi</u>	1	0	1	0	2
	<u>Rhamdia guatemalensis</u>	0	0	0	3	3
Poeciliidae	<u>Brachyrhaphis rhabdophora</u>	38	2	0	0	40
	<u>Poecilia gillii</u>	0	2	0	0	2
	<u>Poeciliopsis retropinna</u>	23	94	144	330	591
	<u>Poeciliopsis paucimaculata</u>	43	3	0	0	46
Syngnathidae	<u>Pseudophallus starksi</u>	0	0	6	3	9

En todas estas especies efemeróptera es el orden de insectos que se encontró en mayor porcentaje (cuadro 2). También un gran porcentaje de algas se encontró como contenido estomacal.

En figura 1 se puede ver que Agonostomus monticola es selectivo en cuanto a efemerópteros como presas (Índice de Jacobs para efemeróptera  $O_e = 1,49$ ). Además se encontró pocos dípteros en estomago de esta especie aunque muchos dípteros son disponibles en la naturaleza. Agonostomus monticola es selectivo en cuanto a efemerópteros ( $O_e = 4,19$ ) y coleópteros (Índice de Jacobs para coleoptera  $O_c = 10,36$ ) como presa. El análisis de agrupamiento con distancia euclidiana de la dieta para las diferentes especies (fig. 2) dio como resultado dos grupos: Poeciliopsis retropinna y Astyanax aeneus forman un grupo y Agonostomus monticola y Gobiomorus maculatus forman el otro grupo.

Cuadro 2: Porcentaje del contenido estomacal encontrado según la especie (Detr./m.veg.: Detritus/ materia vegetal).

	<u>Agomostomus monticola</u>	<u>Astyanax aeneus</u>	<u>Gobiomorus maculatus</u>	<u>Poeciliopsis elongata</u>
Efemeroptera	65,25	13,73	63,1	0
Tricoptera	0	0	6,25	0
Algas	10,32	61,77	9,45	92,72
Detr./m.veg	0	14,52	10,59	0
Peces	7,69	0	0	0
Coleoptera	7,75	0	0	0
Otros	8,99	9,98	10,61	7,28

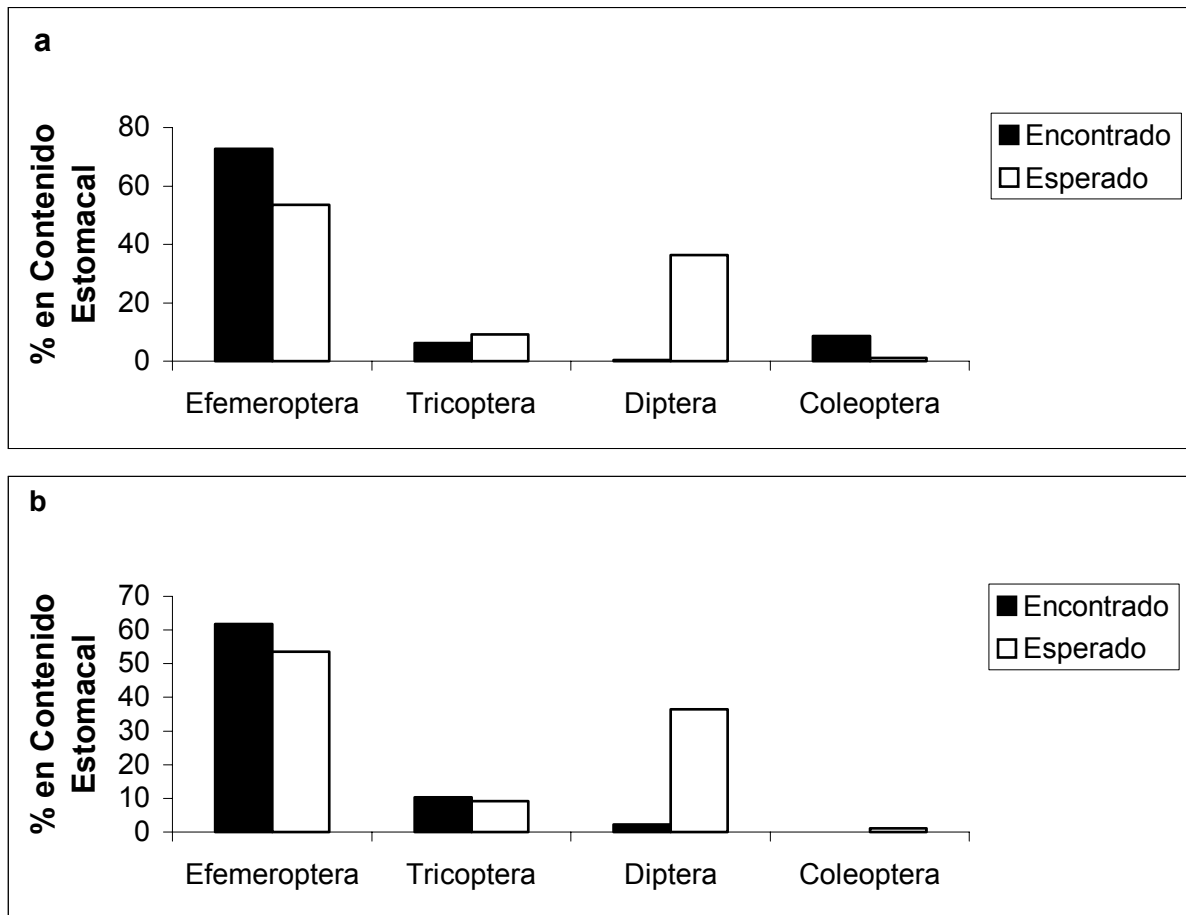


Fig. 1: Porcentaje contenido estomacal encontrado y esperado a) en Agonostomus monticola y b) en Gobiomorus maculatus.

El figura 3 enseña las relaciones tróficas de 4 especies representativas de peces. Brachyrhaphis rhabdophora (olomina) y Astyanax aeneus (sardina) comían principalmente algas mientras que Gobiomorus maculatus (guavina) y Agonostomus monticola (tepemechín) comían principalmente insectos.

La comparación de tamaño por hábitat, sitio y altitud por especie (fig.4-6) dio como resultado que en el caso de Astyanax aeneus los individuos son mas grandes en la Presa que en la Gamba ( $t = -9,08$ ;  $gl = 351$ ;  $p < 0,001$ ). También Poeciliopsis retropinna es mas grande en La Presa que en La Gamba ( $t = -2,76$ ;  $gl = 635$ ;  $p = 0,006$ ).

Además los individuos de Poeciliopsis retropinna son más grandes en el hábitat poza que en el hábitat rápido ( $t = 3,79$ ;  $gl = 472$ ;  $p < 0,001$ ) mientras que el tamaño de Astyanax aeneus no es significativamente diferente entre poza y rápido ( $t = 1,79$ ;  $gl = 125$ ;  $p = 0,075$ ).

El tamaño de Poeciliopsis retropinna no es diferente entre sitios bajos y sitios altos ( $t = -1,013$ ;  $gl = 114$ ;  $p = 0,31$ ).

Los individuos de Astyanax aeneus son mas grandes en sitios altos que en sitios bajos ( $t = 4,382$ ;  $gl = 224$ ;  $p < 0,001$ ).

## Discusión

La ictiofauna encontrada corresponde a la esperada según Bussing (1997). Se encontró muchos individuos de Astyanax aeneus (que es una de las especies más comunes de Costa Rica) y Poeciliopsis retropinna (Bussing, 1997; Ulloa et al., 1989) que es común en el pacífico sur de Costa Rica. También de Brachyrhaphis rhabdophora ( Bussing, 1997) y Gobiomorus maculatus ( Winemiller, 1983) es conocido que existe en la región

del Golfo Dulce donde son comunes. Aunque se encontró solo pocos individuos de Archocentrus sajica, esta especie también es común y autóctono en la zona del pacífico sur de Costa Rica (Bussing, 1997).

Las otras especies colectadas se conocen como poco comunes en esta región. Por lo tanto, estos resultados corresponden a lo reportado en la literatura (Bussing, 1998).

Se encontró muchos efemerópteros ( 63,1 %) en el estómago de Gobiomorus maculatus y de Agonostomus monticola (fig 1; cuadro 2 y 3). Estos resultados corresponden a la literatura (Bussing, 1997). También por esto G. maculatus y A. monticola están juntos en un grupo en el análisis de agrupamiento. El porcentaje del contenido estomacal encontrado de A. monticola corresponde a los resultados encontrados de un estudio en México (Torres-Navarro y Lyons, 1999). En Poeciliopsis retropinna y Astyanax aeneus el mayor contenido estomacal encontrado son algas (cuadro 2 y 3). Ambas especies están agrupadas en el análisis aunque se encontró muchas algas en el estómago A. aeneus, esto no es la comida principal de esta especie. Este pez se alimenta de casi cualquier cosa nutritiva como algas, semillas, hojas, insectos acuáticos y terrestres y crías de su misma u otra especie (Bussing, 1997). Una explicación del contenido estomacal encontrado puede ser la disponibilidad de alimento.

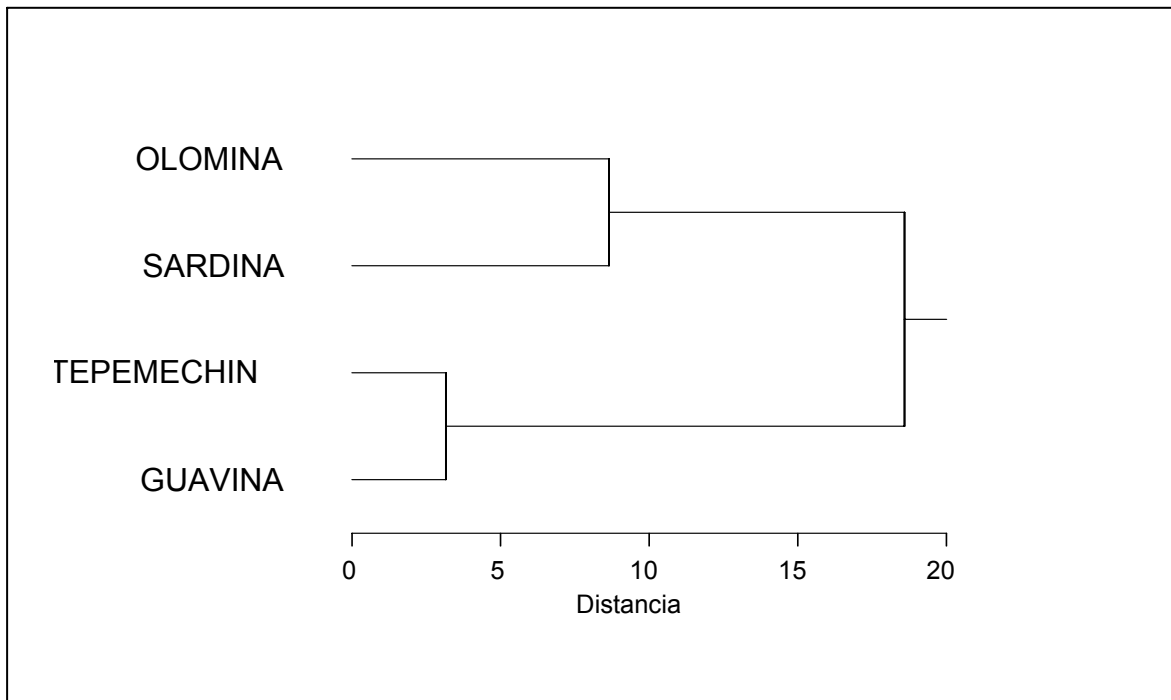


Fig.2: análisis de agrupamiento con distancia euclidiana de la dieta para las diferentes especies

El contenido estomacal encontrado en P. elongata corresponde al contenido estomacal esperado. Detritus y materia vegetal se conoce como alimento de P. elongata.

Gobiomorus maculatus es selectivo en cuanto a efemerópteros como alimento mientras Agonostomus monticola es selectivo en cuanto a efemerópteros y coleópteros ( fig. 1). Aunque en la naturaleza hay muchas dípteros, no se encontró ningún díptero en A. monticola. La causa puede ser que la mayoría de los dípteros esperados o encontrados en la naturaleza fueron Simuliidae. Normalmente las especies de esta familia están pegadas en piedras en la corriente mientras se encontró A. monticola en aguas de poca velocidad.

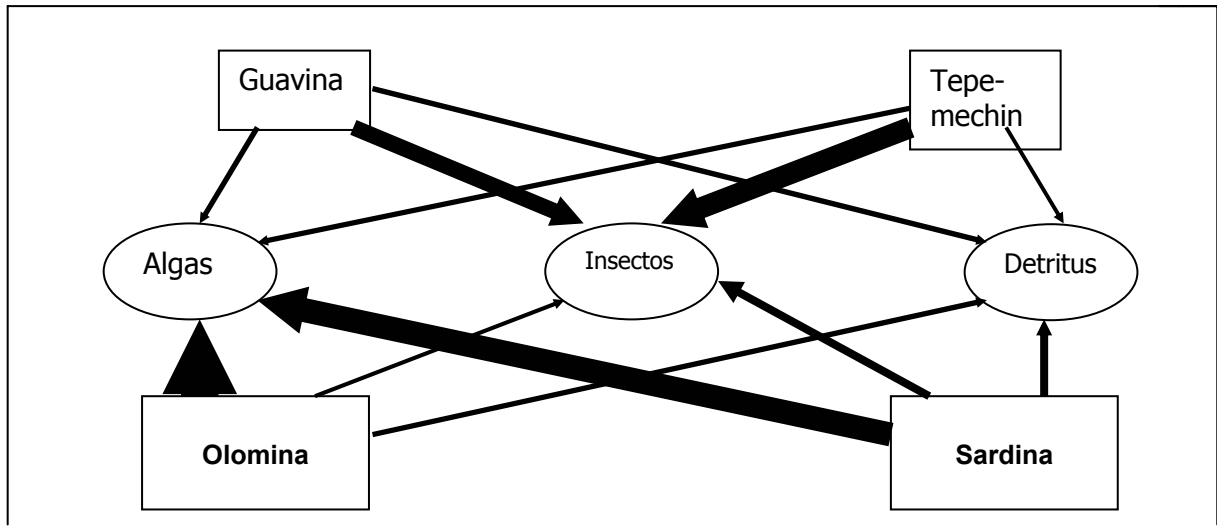


Fig. 3: Esquema trófico de 4 especies representativas de peces; el tamaño de las flechas indican el % de presa y el tamaño de los cuadros se refieren al tamaño de la muestra

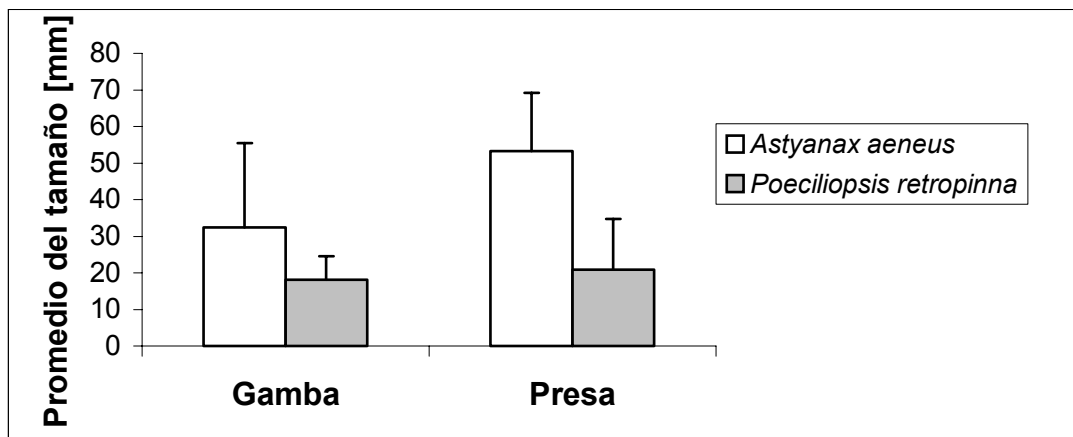


Fig.4: Tamaño de *Astyanax aeneus* y *Poeciliopsis retropinna* según el sitio; las líneas corresponden a 1 desviación estándar

Las diferencias entre los sitios (la quebrada La Presa y Gamba) en cuanto al tamaño de *Poeciliopsis retropinna* y *Astyanax aeneus* pueden ser el resultado de algunas características de los sitios. En comparación con la Gamba, La Presa es una quebrada más abierta. Esto significa más luz y más algas y por lo tanto más alimento (véase fig.2 y cuadro 2) para los peces. Por eso los peces pueden crecer más en La Presa que en la Gamba Alfaro, com pers).

También los individuos de la especie *Poeciliopsis retropinna* son mas grandes en el hábitat poza que en el hábitat rápido. Los del hábitat rápido son datos de juveniles que lógicamente son más pequeños. Pero la denominación rápido no es correcto en cuanto al hábitat de estos juveniles. Aunque el hábitat generalmente fue un hábitat rápido, los peces estuvieron cerca de la orilla en agua de poca corriente o agua sin corriente. Los adultos viven en pozas más grandes. Talvez como resultado de su tamaño porque el agua cerca de la orilla

normalmente es poco profunda. Además la competencia puede ser una causa porque los juveniles están en el hábitat rápido.

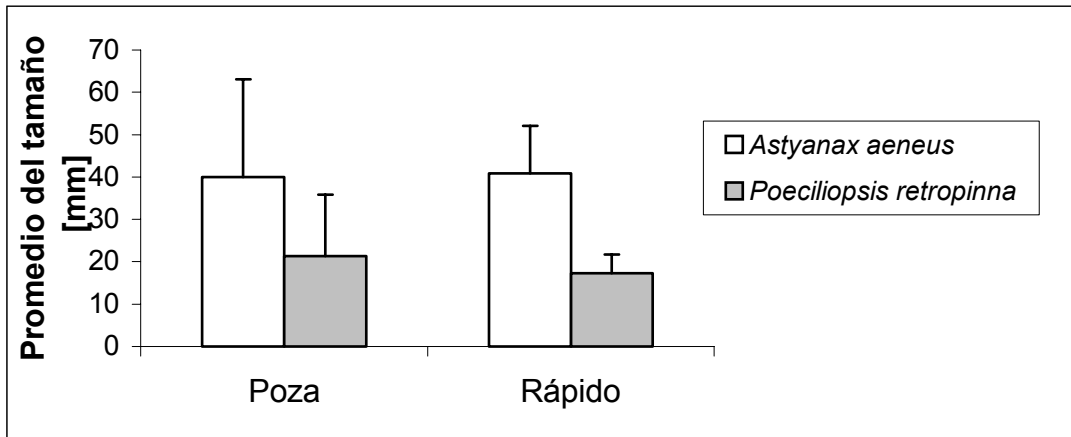


Fig.5: Tamaño de *Poeciliopsis retropinna* y *Astyanax aeneus* según el hábitat; las líneas corresponden a 1 desviación estándar

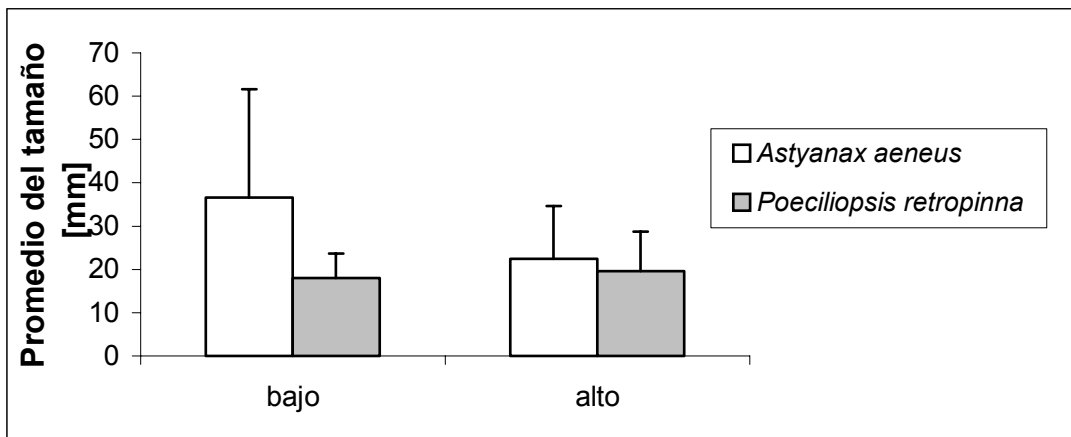


Fig.6: Tamaño de *Astyanax aeneus* y *Poeciliopsis retropinna* según altitud; las líneas corresponden a 1 desviación estándar

También hubo diferencias significativas entre sitios altos y bajos de la misma quebrada en cuanto al tamaño de *Astyanax aeneus*. Pero en este caso no se tiene datos de otros parámetros. Por lo tanto, esta diferencia puede ser el resultado de diferentes tamaños de las pozas en los sitios más bajos el agua era muy poco profundo.

### Bibliografía

Bussing, W. A.. 1997. Peces de las aguas Continentales de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 1998.



- Bussing, W. A. y López, M. 1977. Distribución y aspectos ecológicos de los peces de las cuencas hidrográficas de Arenal, Bebedero y Tempisque, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 2: 13-37.
- Torres-Navarro, C. I. y Lyons J. 1999. Diet of *Agonostomus monticola* (Pisces: Mugilidae) in the Río Ayuquila, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, México. *Rev. Biol. Trop.* 47(4): 187-1092.
- Winemiller, K. O. 1983. An introduction to the freshwater fish communities of Corcovado National Park, Costa Rica. *Brenesia* 21: 47-66.
- Ulloa, J. B., Cabrera, J. y Mora, M.. 1989. Composición, diversidad y abundancia de peces en el embalse Arenal, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 37 (2): 127-131.



## Comparación biométrica de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* (Pelecypoda: Arcidae) en dos manglares

Jorge Picado

Coordinadora: Margarita Silva

Las áreas fangosas de las líneas costeras y estuarios de las regiones subtropicales y tropicales son remplazadas por bosques de manglar (Waller *et al.* 1996). Los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica son sistemas ecológicos típicos cuyos bosques están formados en su mayoría por una comunidad de la especie *Rhizophora mangle*, la cual es una especie pionera en estos ambientes (Castaing *et al.* 1980). Sobre las raíces zancudas y troncos de los árboles de mangle, habita una gran variedad de moluscos gastrópodos, mientras que en el substrato el grupo de los bivalvos es el predominante, especialmente el de los árcidos (Campos 1995).

El género *Anadara* tiene una distribución tropical y subtropical, habita en los sedimentos lodosos y arenosos de la zona entre mareas. Algunas son cultivadas para explotar su carne, especialmente aquellas encontradas en Asia, mientras que las especies centroamericanas como *A. grandis*, *A. similis* y *A. tuberculosa* son explotadas directamente del ambiente natural (de la Cruz 1994). La especie *A. tuberculosa* se distribuye desde California hasta Perú, vive en el lodo asociada a las raíces de *Rhizophora mangle*, *R. racemosa* y *Pelliciera rhizophorae*. Por su alta tasa de crecimiento es considerado el principal recurso renovable de proteína que se extrae de los manglares. Además, es el bivalvo más importante comercializado en Costa Rica (Cruz 1984a, Cruz y Palacios 1983, de la Cruz 1994, Villalobos y Baez 1983). La distribución de *A. similis* va desde Corinto, Nicaragua, hasta Ecuador, se encuentra compartiendo estas áreas con *A. tuberculosa* y otros moluscos de importancia comercial (Cruz 1984b).

A pesar de la existencia de cierta legislación para su protección, los manglares siguen siendo explotados y utilizados en diversas actividades que implican cambio en el uso del suelo, ya sea agricultura, ganadería, acuicultura o desarrollo urbano. Además, siguen siendo una fuente importante de leña, postes, taninos, carbón, crustáceos, moluscos y peces para los pobladores de las zonas adyacentes al manglar (Pizarro y Angulo 1994 y Campos *et al.* 1990), un ejemplo lo constituyen los piangueros que son un grupo humano que recurre a los manglares con la finalidad de extraer los moluscos *A. tuberculosa* y *A. similis* conocidas popularmente como pianguas (Campos 1995), dicha extracción data desde 1940, desde entonces, el crecimiento de centros urbanos cercanos a los manglares provocó un aumento en la explotación, consumo y comercialización de la especie lo cual a provocado un decline en las poblaciones naturales (Campos *et al.* 1990).

De este modo el objetivo de este trabajo consiste en realizar una comparación de las tallas y rendimiento de las especies de pianguas que son explotadas en los manglares de Golfito.

### Métodos

El estudio fue realizado en Golfito, durante el mes de enero del 2001. Se seleccionaron dos áreas de muestreo, la primera ubicada en el manglar de Purruja y la segunda en el manglar de Llano Bonito.

Cada área se dividió en dos sitios correspondientes a la parte interna o arriba del manglar (parte más lejos de la línea de mareas) y otra a la parte externa o abajo del mismo (parte más cercana a la línea de mareas). Se hicieron dos cuadrículas de 10 m de lado en cada sitio y se precedió a realizar la extracción de los bivalvos con la ayuda de personas de la asociación de piangueros de Purruja.

El método de colecta consistía en introducir las manos y parte del brazo en el fango alrededor de las raíces de los árboles de mangle del género *Rhizophora* y extraer todos los bivalvos que se encontraran palpando el barro. De los bivalvos extraídos se escogieron todos los individuos pertenecientes a las especies *A. tuberculosa* y *A. similis*, sin importar el tamaño que estos presentaran.

En el laboratorio se procedió a separar los individuos colectados por especie, luego se tomaron medidas de longitud, peso total (el cual incluía la concha y carne) y peso fresco (correspondiente a la carne sin los fluidos corporales). Para las medidas de longitud se utilizó un vernier cuya incertidumbre es de  $\pm 0.05$  mm, para los pesos se utilizó una balanza granataria de  $\pm 0.5$  g de incertidumbre. Además, realizando una rápida disección en la región de las gónadas se procedió al sexado de cada individuo (hembras con gónadas de color naranja y consistencia granulosa, mientras que los machos tienen una consistencia pegajosa de color blanco).

En el análisis de los resultados se utilizaron Andevas factoriales para determinar las variaciones de las medidas de acuerdo a las especies, sexo y sitio de colecta, además del índice de condición (peso carne / peso total) con la longitud de cada especie.

## Resultados

Se colectaron un total de 1038 individuos de los cuales la mayoría correspondieron al manglar de Llano bonito ( $\chi^2=13.873$ ,  $gl=1$ ,  $p<0.01$ ), (cuadro 1). La especie más abundante fue *A. tuberculosa* ( $\chi^2=583.125$ ,  $gl=1$ ,  $p<0.01$ ), (cuadro 1). En cuanto a la proporción total de sexos para *A. tuberculosa* no se encontraron diferencias ( $\chi^2= 1.762$ ,  $gl= 1$ ,  $p= 0.184$ ) obteniendo una razón de 1:101 (machos / hembras), sin embargo, para *A. similis* hay una ligera tendencia que favorece a las hembras, la razón fue de 1:1.45 ( $\chi^2= 4.431$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.035$ ), cabe mencionar que para esta última no se colectaron machos en el sitio correspondiente a purruja abajo (Fig. 1). Al realizar la comparación de sexos por área de muestreo para *A. tuberculosa* no se encontraron diferencias para el manglar de Llano Bonito (radio= 1:1.05), ( $\chi^2=0.35$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.554$ ), ni para purruja (razón= 1:1.13), ( $\chi^2=1.715$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.19$ ), *A. similis* sigue el mismo patrón presentando una razón de 1:1.34 en Llano Bonito ( $\chi^2=2.042$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.153$ ) y de 1:1.8 en purruja ( $\chi^2=2.941$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.086$ ), (Fig. 1).

La mayor cantidad de *A. tuberculosa* se agrupó entre los 40-64 mm de longitud, observándose una disminución en la colecta conforme se disminuye en la talla, este patrón también fue seguido por *A. similis* (cuadro 1). La talla promedio total fue mayor para *A. tuberculosa* ( $F= 4.366$ ,  $gl= 1/1030$ ,  $p= 0.02$ ), (cuadro 2), para esta especie se encontró que el llano-arriba mostró las tallas promedio más grandes, seguido de purruja-abajo, purruja-arriba y llano-abajo ( $F= 44.55$ ,  $gl= 1/900$ ,  $p<0.01$ ), (cuadro 2). En el caso de *A. similis* la talla promedio mostró los valores más altos en el llano-arriba, seguido de purruja-abajo, llano-abajo y purruja-arriba ( $F= 19.256$ ,  $gl= 1/126$ ,  $p<0.01$ ), (cuadro 2).

Para *A. tuberculosa* se encontraron diferencias en cuanto a tallas promedio entre los sexos, siendo las hembras las más grandes presentando  $44.347 \pm 6.729$  mm, mientras los machos presentaron un promedio de  $43.258 \pm 6.963$  mm ( $F=7.761$ ,  $gl=1/900$ ,  $p<0.01$ ), mientras que *A. similis* no mostró diferencias entre la longitud por sexo, (hembras=  $42.053 \pm 4.047$ , machos=  $40.987 \pm 5.669$ ), ( $F=1.565$ ,  $gl=1/128$ ,  $p= 0.213$ ).

No se encontraron diferencias para el índice de condición entre las especies ( $F= 0.140$ ,  $gl= 1/1030$ ,  $p=0.708$ ) (cuadro 2). Los valores promedios más altos para el índice de condición para *A. tuberculosa* se encontraron en el llano-abajo, seguido de purruja-arriba, llano-arriba y purruja-abajo ( $F=9.319$ ,  $gl=1/900$ ,  $p<0.01$ ) (cuadro 2). Para *A. similis* el índice de condición difiere únicamente entre los manglares sin tomar en cuenta los sitios, siendo el manglar de Llano Bonito el que presentó los valores más altos ( $F=6.524$ ,  $gl=1/126$ ,  $p=0.01$ ) (cuadro 2). Al comparar el índice de condición entre las categorías de talla se encontraron diferencias para *A. tuberculosa* ( $F= 70.675$ ,  $gl=3/904$ ,  $p<0.01$ ), observándose un aumento conforme se aumenta en la talla, mientras que para *A. similis* no se encontraron diferencias ( $F= 0.592$ ,  $gl=3/126$ ,  $p=0.621$ ), (cuadro 3).

## Discusión

La mayor cantidad de pianguas colectadas en el manglar de Llano bonito se puede explicar por la gran cantidad de desechos orgánicos urbanos que llegan a este manglar por las quebradas Pita, Corozal y el río La Cañaza, estudios realizados en Kenya demostraron que las áreas bajo una mayor influencia de materia orgánica favorecen a muchas especies de bivalvos (de la Cruz 1994), relacionado con lo anterior en este manglar se encuentran gran cantidad de ostras, cuyas conchas al morir quedan atrapadas en el sedimento fangoso lo cual es una molestia para las personas que intentan aprovechar el recurso, pues muchas veces terminan con múltiples cortadas en los pies, de este modo la presión de recolección tiende a disminuir en este manglar. Aunque el manglar de la Purruja también tiene un efecto de contaminación urbana lo cierto es que por el tamaño de la población el efecto es mayor en el manglar de Llano Bonito, además, el manglar de Purruja estuvo afectado hasta hace 2 años por los desechos de una industria curtidora de cueros, la cual utilizaba los taninos de *Rhizophora mangle* en dicho proceso, se sabe que estos taninos permanecen en el sedimento y pueden seguir afectando a los organismos que habitan en él (Alongi 1987). Otro factor que puede ser determinante en la abundancia del recurso en estos manglares es la actividad de una asociación de piangueros en Purruja, así como también otras personas no asociadas, que han llevado a una mayor extracción de pianguas en este manglar.

Según Cruz (1984b), *A. similis* es una especie de menor abundancia que *A. tuberculosa*, de este modo los manglares de Golfito siguen con el patrón presentado en el resto de la costa Pacífica, aunque no se ha brindado explicaciones de su menor abundancia esta puede ser causa de que la especie no resiste la gran presión de extracción a la que es sometida, probablemente presenta diferencias en cuanto a la capacidad reproductiva en

comparación con *A. tuberculosa*, también puede ser una especie más sensible a la contaminación de los ambientes costeros.

Se ha reportado que en la mayoría de organismos diocos las hembras tienden a ser más abundantes conforme la población aumenta en edad, (Ampie y Cruz 189, Cruz 1984a), sin embargo, en el presente trabajo la proporción de sexos se mantiene muy cercana a 1:1, tanto para *A. tuberculosa* como para *A. similis*. Cruz (1984a y b) había reportado para estas especies en el Golfo de Nicoya la misma proporción de sexos, aunque se menciona que pueden haber variaciones estacionales y geográficas que pueden favorecer a una mayor cantidad de hembras en un determinado momento. De este modo los resultados concuerdan con los estudios realizados, reforzando la idea de que la proporción de sexos en muchas especies de árcidos se mantiene cercana a 1:1.

Dado el método de colecta de los piangueros, existe una tendencia a coleccionar los especímenes más grandes, dado a que son más fáciles de encontrar y diferenciar de restos de raíces y otros materiales que se encuentran en el fango (Campos 1995), sin embargo se debe mencionar que en poblaciones muy explotadas de estos moluscos el esfuerzo de colecta se dirige a extraer lo que se pueda sin importar la talla. Estudios realizados por Cruz (1984a) con *A. tuberculosa* en el Golfo de Nicoya, demostraron que existe gran variación de las tallas encontradas entre los sitios de estudio, en el presente trabajo también se encuentran diferencias entre los manglares estudiados, esto puede ser el resultado de diferencias en la disponibilidad de alimento, características del sustrato y presión de colecta. Este último factor parece ser el determinante en estos manglares ya que Campos *et al.* (1990), encontraron que la moda en Golfito era de 51-54 mm, de la Cruz (1994) reporta para la zona sur promedios de 49-52 mm, mientras que con el presente estudio se observa que el rango ha continuado disminuyendo (40-50 mm), lo cual demuestra una intensa recolección en los últimos diez años en estos manglares, lo cual lleva a una reducción en las tallas encontradas (de la Cruz 1994).

Aunque para algunos moluscos se encuentran dimorfismos sexuales externos, sobre todo en cuanto a los tamaños, en el caso de *A. tuberculosa* Ampie y Cruz (1989) reportan para el Golfo de Nicoya que este no existe, a pesar de ello los datos del presente estudio parecen contradecir esta afirmación, se sabe que en muchas especies las gónadas femeninas favorecen a un mayor tamaño en las hembras, debido a la necesidad de espacio para el desarrollo de muchos óvulos, como es el caso de estas especies (Rupert y Barnes 1996).

Cruz (1984b) concluyó que para *A. similis* que el índice de condición varía y fluctúa sus máximos y mínimos dependiendo del lugar de estudio, incluso estas variaciones se pueden encontrar en un mismo lugar en diferentes meses. Sin embargo, este autor encontró que los valores del índice de condición son mayores en *A. similis* que los calculados para *A. tuberculosa*, lo cual no fue posible probar en este estudio, sin embargo, se observa que los valores de este índice para *A. similis* tienden a variar menos que los encontrados para *A. tuberculosa*, posiblemente errores metodológicos están influyendo en estos resultados, ya que algunos individuos estuvieron expuestos mayor tiempo a la desecación antes de registrar el peso, la pequeña muestra de *A. similis* en comparación con *A. tuberculosa* es otro factor que puede estar afectando este resultado, además, Cruz (1987) y de la Cruz (1994) mencionan que entre todas los índices de condición el que se calcula tomando en cuenta el peso seco y el volumen ínter valvar de cada individuo ha probado ser el mejor, además siguiendo las metodologías de Cruz y Palacios (1983), lo que se ha utilizado como índice de condición en el presente estudio en realidad es el porcentaje de la carne presente en cada individuo, que si bien es cierto tiende a aumentar con forme aumenta el índice de condición, sin embargo está sujeto a muchos errores ya que estas especies siguen un crecimiento alométrico, o sea que el peso no aumenta proporcionalmente al cubo de la longitud, se sabe que este tipo de crecimiento puede ser el efecto a cambios estacionales, disponibilidad de alimentos, cambios con la edad y madurez sexual de los individuos, además, se ha observado que el peso de la concha contribuye más al peso total conforme se incrementa la longitud (Cruz y Palacios 1983, Villalobos y Baez 1983). A pesar de todo lo anterior, se aprecia que los individuos comprendidos en las mayores categorías de talla son los que presentan el mayor índice de condición, lo cual apoya la legislación sobre la explotación de este recurso en seguir explotando los individuos más grandes, ya que estos tienen un mayor rendimiento y a la vez se asegura que se hayan reproducido.

En conclusión se observa que *A. tuberculosa* es la especie más abundante en los manglares de Golfito, a pesar de ello dada la explotación de pianguas en estos sitios, la cual se ha incrementado en los últimos diez años, se ha producido una reducción en las tallas de los individuos que se encuentran actualmente. Dada la variabilidad de la biometría en estos organismos, se hace necesario realizar estudios más extensos para así poder definir con más certeza cuales son los sitios apropiados para realizar una extracción controlada de este recurso, de la misma forma es necesario realizar un mejor control sobre la extracción para garantizar que esta se mantenga en forma sostenible.

### Bibliografía

- Alongi, D. M. 1987. The influence of mangrove-derived tannins on intertidal meiobenthos in tropical estuaries. *Oecologia* 71: 537-540.
- Ampie C. L. y R. A. Cruz. 1989. Tamaño y madurez sexual de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en Costa Rica. *Brenesia* 31: 21-24.
- Campos, M. J. A., M. L. Fournier L. y R. Soto. 1990. Estimación de la población de *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) en Sierpe-Térraba, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 38(2B): 477-480.
- Campos S. Y. 1995. Pianguar: "Un trabajo cotidiano en los manglares" El caso de un grupo de extractores en el barrio Fray Casiano. Chacarita. Puntarenas. Tesis. Escuela de antropología. Universidad de Costa Rica. 138p.
- Castaing, A., J. M. Jiménez y C. R. Villalobos. 1980. Observaciones sobre la ecología de manglares de la costa pacífica de Costa Rica y su relación con la distribución del molusco *Geloina inflata* (Philippi) (Pelecypoda: Curculidae). *Rev. Biol. Trop.* 28(2):323-339.
- de la Cruz, E. M. 1994. Stable pollutants in the bivalve *Anadara tuberculosa*, from the Nicoya Gulf, Costa Rica. Tesis de doctorado en ciencia, Universidad de Bruselas. 216p.
- Cruz, R. A. 1984a. Algunos aspectos de la reproducción en *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda: Arcidae) de Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32(1): 45-50.
- Cruz, R. A. 1984b. 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. 1987. The reproductive cycle of the mangrove cockle *Anadara grandis* (Bivalvia: arcidae) in Costa Rica. *Brenesia* 27: 1-8.
- 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.
- Pizarro, B. F. Y H. Angulo. 1994. Diagnóstico de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. In: Suman, D. O. (ed). El ecosistema de manglar en América Latina y la cuenca del caribe: su manejo y conservación. Rosensteil School of Marine and Atmospheric science. Universidad de Miami, Florida. The Tinker Foundation. New York. p. 34-63.
- Ruppert, E. E. y R. D. Barnes. 1996. Zoología de los invertebrados. 6 ed. McGraw-Hill interamericana. México. 1114p.
- Villalobos, C. y A. L. Baez. 1983. Tasa de crecimiento y mortalidad en *Anadara tuberculosa* (Bivalvia: Arcidae) bajo dos sistemas de cultivo en el Pacífico de Costa Rica. *Rev. Lat. Acui.* 17: 1-54.
- Waller, G., M. Dando y M. Burchett. 1996. SEALIFE: a complete guide to the marine environment. Pica Press. East Sussex. 485p.

Cuadro 1. Número de individuos por especie de piangua, talla y sitio de muestreo. Golfito 2001.

Talla	<i>A. tuberculosa</i>					<i>A. similis</i>				
	Llano bonito (n= 483)		Purruja (n= 425)		Total	Llano bonito (n= 96)		Purruja (n= 34)		Total
	arriba	abajo	arriba	abajo		arriba	abajo	arriba	abajo	
0-29	2	12	3	1	18	-	-	2	0	2
30-34	3	35	8	10	56	-	4	2	0	6
35-39	9	92	32	32	165	-	22	8	2	32
40-64	53	277	98	241	669	6	64	6	14	90
Total	67	416	141	284	908	6	90	18	16	130

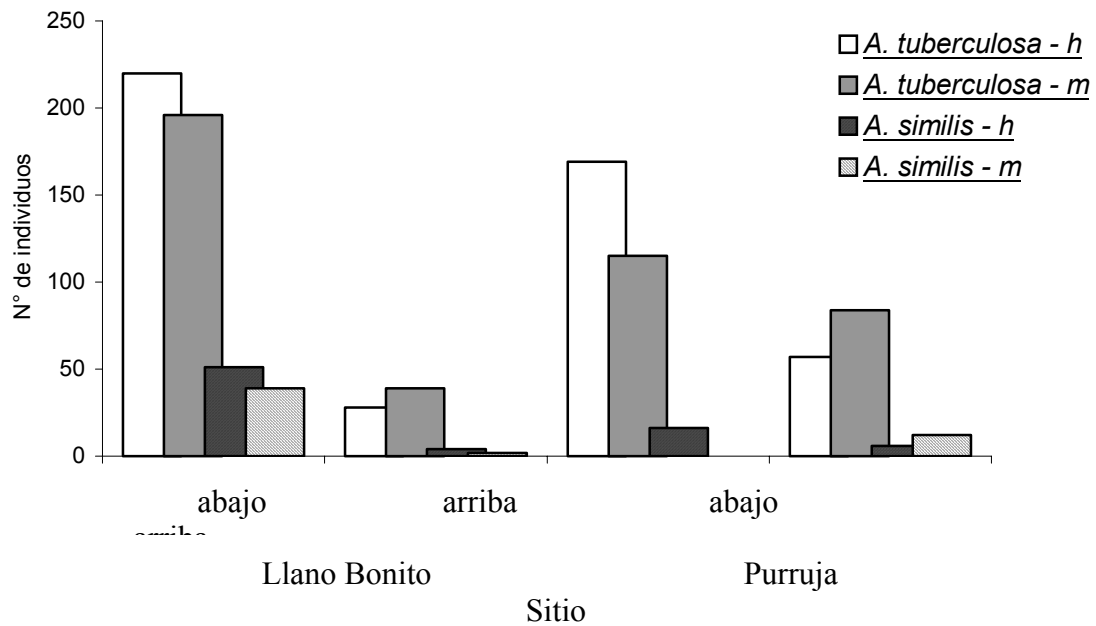


Fig. 1 Distribución de pianguas según especie, sexo (h = hembra, m = macho), y sitio de colecta. Golfito 2001.

Cuadro 2. Promedios (X) y desviaciones estándar (S.D.) para la Longitud e índice de condición según especie y sitio de muestreo. Golfito 2001.

Sitio	Longitud (mm)				Índice de condición			
	<i>A. tuberculosa</i>		<i>A. similis</i>		<i>A. tuberculosa</i>		<i>A. similis</i>	
	X	D.S.	X	S.D.	X	S.D.	X	S.D.
Llano								
Abajo	42.166	6.603	41.399	3.754	25.163	47.658	19.259	5.428
Arriba	47.380	8.304	46.662	2.723	13.928	10.332	16.993	3.578
Subtotal	42.889	7.087	41.727	3.902	23.604	44.557	19.117	5.346
Purruja								
Abajo	45.596	6.117	44.202	3.850	12.991	5.902	13.761	5.571
Arriba	43.473	6.835	38.741	7.767	19.118	28.825	14.293	8.520
Subtotal	44.891	6.435	41.311	6.743	15.024	17.491	14.043	7.182
Total	43.826	6.859	41.618	4.783	19.588	34.877	17.790	6.265

Cuadro 3. Promedios (X) y desviaciones estándar (S.D.) del índice de condición según especie y talla. Golfito 2001.

Talla	<i>A. tuberculosa</i>		<i>A. similis</i>	
	X	S.D.	X	S.D.
0-29	91.503	134.289	22.772	11.569
30-34	57.755	73.747	19.417	5.943
35-39	25.533	38.012	17.429	5.238
40-64	12.992	8.740	17.699	6.562



## **Efecto del sustrato, corriente y luminosidad en la distribución, diversidad y abundancia de macroinvertebrados acuáticos**

**Arturo Rodríguez Jiménez**

**Coordinadora: Mónica Springer**

Uno de los grupos más grandes de organismos sobre la tierra es el de los insectos, que han desarrollado todo tipo de adaptaciones para sobrevivir en todos los sitios emergidos o de agua dulce. Cerca de un 10% de las especies de insectos estimadas han sido capaces de dominar los ambientes dulce acuícolas, para lo cual han desarrollado una serie de importantes adaptaciones a este medio para explotarlo exitosamente (Roldán 1988). Son variados los medios donde viven los insectos acuáticos, entre ellos podemos nombrar ríos y lagos, siendo los primeros más oxigenados gracias a la turbulencia de las aguas y por ello brindan los requerimientos necesarios para el desarrollo de la vida (Springer, com. pers.).

Dentro de un mismo río hay una variedad de factores externos que determinarán como se encuentren los organismos presentes, encontrándose sitios de mayor apertura del canal, donde el agua disminuirá su corriente y la cantidad de materia orgánica estancada aumenta (Merrit y Cummins 1984). También la vegetación riparia va a determinar una diferencia térmica dentro del microhábitat acuático, al impedir la entrada de energía lumínica en la superficie del agua. Con ello se puede ver afectada la distribución de individuos de acuerdo a la tolerancia que estos tengan para los diferentes niveles térmicos (Springer, com. pers.)

Los objetivos son determinar el efecto de sol y sombra sobre la diversidad, abundancia y riqueza de macroinvertebrados acuáticos que habitan en sustratos de rocas y hojarasca. Además observar el efecto sobre estos organismos que puede darse a las variaciones en la velocidad de la corriente en los sustratos rocosos y de hojas.

### **Métodos**

El estudio se realizó entre los días 7, 8 y 9 de enero del 2001, en la quebrada de la Lechería en Golfito. Esta quebrada viene de un bosque primario sin alteración, pasando luego por un sector de pastos altamente modificado por las actividades humanas, siendo en este sector de la quebrada donde se muestreó.

Durante los tres días, seis personas colectaron los organismos por períodos de 10 min., dividiendo el grupo en subgrupos de 3 por sitio en cada sustrato. Se realizaron tres réplicas para el primer día y cuatro para el segundo y tercero. Para minimizar el sesgo de muestreo se alternaron las personas en cada réplica.

Las muestras se tomaron por colecta directa. Para el caso de piedras se levantaron. También se tomó hojarasca y se colocó en una bandeja blanca con agua para así colectar todos los individuos, y se uso un tamiz contracorriente para evitar pérdidas.

Para las colectas del primer día en piedra y hojarasca se seleccionaron sitios donde sólo varía la cantidad de luz incidente en el agua, tomando dos categorías: sol y sombra; los demás factores se mantuvieron constantes; la corriente se considero de carácter intermedio en relación con las utilizadas los otro días. El segundo día sólo se colectó en piedra y esto se hizo en áreas abiertas o soleadas, donde lo que varía es la corriente incidente (corriente rápida y aguas estancadas) sobre el sustrato. El tercer día se realizó lo mismo pero en el sustrato hojarasca.

Los organismos se fijaron en alcohol al 70% y se clasificaron en su mayoría hasta género con ayuda de claves. Los insectos colectados se depositan en la colección de insectos acuáticos del Museo de Zoología de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Se realizaron pruebas de Análisis de Varianza para ver el efecto de la condición, sustrato y corriente sobre número de especies, número de individuos y pseudovalores de Jackknife del índice de diversidad de Shannon calculado con logaritmo base 2; un análisis de grupos con el método de unión simple y basado en el índice de similitud de Morisita y pruebas de Chi-cuadrado para comparar dentro de un mismo sustrato y las preferencias de ubicación para cada género.

## Resultados

El primer día se encontraron un total de 1544 individuos distribuidos en 27 especies, 17 familias, 10 órdenes. Para el segundo día se obtuvieron 675 individuos en 28 especies, 21 familias y 11 órdenes. En el tercer día se observaron 1197 organismos en 27 especies, 22 familias y 12 órdenes.

Para el día 1 se observa que en ambos sustratos no hay diferencia entre número de especies (hojarasca:  $S=24$ ,  $X^2=0.857$ , g.l.=1,  $p=0.34$ ; piedra:  $S=27$ ,  $X^2=0.0244$ , g.l.=1,  $p=0.876$ ) y abundancia de individuos (hojarasca:  $N=941$ ,  $X^2=1.9649$ , g.l.=1,  $p=0.161$ , piedra:  $N=603$ ,  $X^2=0.0812$ , g.l.=1,  $p=0.78$ ) bajo las dos condiciones. Para los días 2 y 3, según sustrato se observa una mayor cantidad de individuos en hojarasca ( $N=1197$ ) que en piedra ( $N=673$ ). Mas del 62% de los individuos colectados se encontraron en la hojarasca ( $X^2=216.51$  g.l.=1,  $P<0.001$ ). (Cuadro 1).

Para el análisis de grupos se observa como se separa LHA, se agrupan LPA, IPA y RPA; además de IHC, IHA y RHA, y se separa IPC. (Figura 1).

Los análisis de varianza demostraron efectos significativos sobre la abundancia con respecto a corriente y sustrato; sobre número de especies con respecto a corriente y sobre pseudovalores con respecto a corriente, sustrato y condición (Cuadro 2).

Con respecto al número de organismos por género entre los diferentes ambientes, se observan diferencias significativas en algunos de ellos, los cuales son generalmente los más abundantes; mientras que en los géneros poco comunes no se observan diferencias significativas. *Americabaetis* prefiere sitios de hojas y con valores intermedios o altos de corriente, al igual que *Leptohyphes*, Chironomidae y Crustacea. *Leptonema* se halla en sitios de aguas rápidas o intermedias, al igual que *Smicridea* y *Simulium*. *Petrophyla* prefiere en aguas rápidas e intermedias adherido a rocas, al igual que *Baetodes*, *Camelobaetidius*, *Leucotrichia* y indet (Glossosomatidae). Los que se hallan en aguas lentas son *Thraulodes*, *Protoptila* y Gastropoda. (Cuadro 1).

Para taxa no se dan diferencias significativas entre corrientes, tanto para piedras ( $X^2=0.095$ , g.l.=1,  $p=0.757$ ) como para hojarasca ( $X^2=2.814$ , g.l.=1,  $p=0.093$ )

Se observa diferencia significativa entre los valores de total de organismos según sustrato para hojarasca ( $N=2138$ ,  $X^2=310.9427$ , g.l.=1,  $p<0.001$ ) y piedra ( $N=1276$ ,  $X^2=16.094$ , g.l.=1,  $p<0.001$ )

## Discusión

La riqueza de los organismos es indicadora de los recursos y hábitat que ellos prefieren (Roldán 1988) y la abundancia y composición de los recursos disponibles (Begon et al. 1987).

Los valores de diversidad pueden verse afectados por la condición del sitio, sin que esto sea un efecto muy marcada hacia la permanencia de organismos, ya sea en soleado o sombreado; esto puede verse afectado principalmente por la disposición de estos sitios a la hora de establecer los sitios de muestreo. Un ambiente mas soleado tendrá una mayor temperatura y esto afectará directamente la diversidad del sitio (Merritt y Cummins, 1984). En la zona de trabajo, con alta alteración antropogénica, la disponibilidad de sitios sombreados es mucho menor, por esto la distribución puede verse afectada y darse de manera más semejante entre diferentes ambientes.

Hay que apreciar también que los puntos de colecta fueron ubicados en lugares donde existía una corriente constante y considerable donde el agua esta bastante mezclada, lo que puede determinar que halla una alta homogeneidad en cuanto a la temperatura en estos sitios. Lo ideal sería utilizar termómetros para poder ubicar sitios con variaciones térmicas considerables, muchos organismos presentan diferentes niveles de tolerancia a factores y procesos que cambian en su entorno (Krebs 1984). Por ello es posible también que las variaciones dadas entre estos lugares puedan ser muy tolerables por la mayoría de organismos que allí coexisten y por ello podemos encontrar estas semejanzas entre sitios.

Hay un efecto importante del sustrato sobre la distribución de organismos en la quebrada, encontrándose incluso grupos exclusivos de ambientes con sustratos específicos, como puede verse en el cuadro 1. La causa de esto puede deberse a la especialización de diversos grupos para encontrar su alimento, por lo general en hojas tenemos detritívoros y cazadores en busca de presas, mientras en rocas tenemos raspadores de algas con adaptaciones para fijarse al sustrato. Los altos valores de abundancia en los ambientes de hojas son el producto de una mayor cantidad de alimento en forma de detritos y bajos niveles de depredadores, la funcionalidad de los macroinvertebrados recolectados se podría explicar en términos de recursos disponibles (Merritt y Cummins 1984). Los recursos favorecen a los organismos detritívoros y colectores. Además se da un aumento de la fotosíntesis en zonas soleadas por lo que los raspadores se podrían presentar en una mayor cantidad gracias a la presencia de algas bentónicas sobre rocas, lo que podría dar una mayor dominancia de algunos grupos dentro del sitio (Springer, com. pers.) , como se observa en la figura 1, donde se separan los sustratos de piedras en

corrientes rápidas o intermedias gracias a los factores de alimentación y también se separa IPC, donde la producción primaria debe ser baja por falta de luz y ello lleva a baja abundancia.

Con respecto al efecto de las corrientes sobre el sustrato, la razón para que en rocas los ambientes de aguas rápidas muestren un efecto sobre la diversidad, riqueza y abundancia de organismos se debe a la facilidad para obtener alimento, oxígeno y dispersión de larvas (Springer, com. pers.). La desventaja para estos lugares está en que son necesarias adaptaciones para fijarse al sustrato en estos ambientes (Roldán, 1988), como lo han desarrollado *Pretophylla* y *Camelobaetidius*. Los valores de diversidad y abundancia en sitios intermedios y rápidos se mantienen relativamente constantes porque las especies de rocas buscan lugares altamente oxigenados y donde las algas tengan un crecimiento aceptable para la alimentación.

También en hojarasca se observa mayor cantidad de organismos en aguas rápidas, posiblemente se deba a las razones antes mencionadas (oxígeno y tipo de alimento) y en que el número de depredadores es menor en estos lugares (Merritt y Cummins 1984), esto agrupa a los ambientes con valores de corriente rápidos o intermedios en hojas y allí encontramos organismos como *Americabaetis*, *Leptohyphes* y Chironomidae con adaptaciones para fijarse al sustrato. En ambientes de hojas y aguas lentas la diversidad y abundancia disminuye por razones de carencia de niveles de oxígeno, como se observa en la figura 1 donde se separa dicho grupo; la descomposición y mala oxigenación llevan a crear un ambiente más anóxico de lo normal, donde solo organismos adaptados sobreviven, como *Thaulodes* y *Protoptila*.

### Bibliografía

- Begon, M, J.L. Harper y C.R. Townsend. 1987. Ecology: Individuals, Populations, Communities. Sinauer Associates, Inc. U.S.A. 876 pp.
- Krebs, Ch. 1984. Ecología. Editorial Harla. México. 365 pp.
- Merritt, R.W. y K.W. Cummins. 1984. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 2ª ed. Kendall/Hunt Publishing Co. U.S.A. 722 pp.
- Roldán, R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquía. Ed. Presencia. Bogotá. 217 p.

Cuadro 2. Numero de organismos por taxa de acuerdo a día, sustrato y condición, y valores de probabilidad de diferencia entre sustrato y corriente por día, en la quebrada La Lechería, Golfito.

Taxa	Día 1 Sol			Sombra			Día 2 Piedra			Día 3 Hoja		
	Hoja	Piedra	P	Hoja	Piedra	P	Rápido	Lento	P	Rápido	Lento	P
Insecta												
Ephemeroptera												
Baetidae												
<i>Americabaetis</i>	144	12	**	65	9	**	2	0		238	2	**
<i>Baetodes</i>	9	28	**	0	2		4	0	*	2	0	
<i>Camelobaetidius</i>	22	54	**	1	11	**	62	0	**	5	0	*
<i>Cloeodes</i>	0	3		0	1		0	4	*	0	0	
Caenidae												
<i>Caenis</i>	0	0		0	0		0	0		4	1	
Leptohyphidae												
<i>indet</i>	8	0	**	14	0	**	0	6	*	11	136	**
<i>Leptohyphes</i>	89	18	**	84	12	**	13	0	**	95	2	**
<i>Tricorythodes</i>	1	6		0	1		0	10	**	1	0	
Leptophlebiidae												
<i>Thraulodes</i>	8	8		7	15		45	102	**	16	0	**
<i>Farrodes</i>	0	0		1	0		0	0		4	0	*
Odonata												
Calopterygidae												
<i>Hetaerina</i>	0	1		1	0		0	0		3	2	

Cuadro 2 (Continuación)

Taxa	Día 1 Sol			Sombra			Día 2 Piedra			Día 3 Hoja		
	Hoja	Piedra	P	Hoja	Piedra	P	Rápido	Lento	P	Rápido	Lento	P
Libellulidae												
<i>indet</i>	0	1		1	0		0	0		0	2	
Megapodagrionidae												
<i>Heteagrion</i>	0	0		0	0		0	1		1	2	
Plecoptera												
Perlidae												
<i>Anacroneuria</i>	2	0		4	3		0	0		9	0	**
Coleoptera												
Elmidae												
<i>Heterelmis</i>	0	0		1	0		0	0		3	0	
<i>Microcylloepus</i>	1	0		1	0		0	0		0	0	
<i>Neocylloepus</i>	0	0		1	0		0	0		0	0	
<i>Phanoceros</i>	3	0		2	0		0	0		5	0	*
Ptylodactylidae												
<i>Anchytarsus</i>	0	0		0	0		0	0		4	0	*
Psephenidae												
<i>Psephenus</i>	1	8	*	2	2		6	5		0	0	
Hemiptera												
Naucoridae												
<i>Limnocoris</i>	0	0		0	0		1	1		0	0	
Tricoptera												
Calamoceratidae												
<i>Phylloicus</i>	0	0		2	0		0	0		0	2	
Glossosomatidae												
<i>Protoptila</i>	0	0		0	0		42	59		0	10	**
<i>indet</i>	1	23	**	0	44	**	0	0		0	0	
Hydroptilidae												
<i>Hydroptila</i>	0	0		0	0		0	5	**	0	0	
<i>Leuchotrichia</i>	0	0		0	0		27	0	**	0	0	
<i>Neotrichia</i>	0	0		0	0		1	0		0	0	
<i>Oxyethira</i>	0	0		0	0		0	2		0	1	
<i>indet</i>	0	9	**	0	0		0	0		0	0	
Helicopsychidae												
<i>Helichopsyche</i>	0	0		0	0		0	1		0	0	
Hydropsychidae												
<i>Leptonema</i>	3	0		18	7	*	8	0	**	16	0	**
<i>Smicridea</i>	37	35		32	84	**	31	3	**	56	0	**
Leptoceridae												
<i>Nectopsyche</i>	2	0		1	0		0	4	*	1	2	
Philopotamidae												
<i>Chimarra</i>	0	1		4	11		1	0		17	0	**
Xiphocentronidae												
<i>Xiphocentron</i>	0	0		0	0		2	3		0	0	
<i>indet</i>	0	5	*	0	3		0	0		0	0	
Lepidoptera												
Pyrilidae												
<i>Petrophyla</i>	0	73	**	0	7	**	80	42	**	0	0	
Diptera												
Empididae												
<i>Hemerodromia</i>	0	0		0	0		0	1		1	0	
Ceratopogonidae												
<i>Forcipomyia</i>	0	0		0	0		0	0		1	0	

Cuadro 2 (Continuación)

Taxa	Día 1 Sol			Sombra			Día 2 Piedra			Día 3 Hoja		
	Hoja	Piedra	P	Hoja	Piedra	P	Rápido	Lento	P	Rápido	Lento	P
<i>indet</i>	0	0		0	0		0	1		0	0	
<i>CF.Atrichopon</i>	0	0		1	0		0	0		0	0	
Chironomidae												
<i>indet</i>	24	4	**	19	8	*	31	13	**	65	52	
Muscidae												
<i>Lispe</i>	0	0		47	35		0	0		0	0	
Psychodidae												
<i>Maruina</i>	0	1		0	1		0	0		0	0	
Simulidae												
<i>Simulium</i>	128	1	**	93	14	**	11	2	*	299	1	**
Tipulidae												
<i>indet</i>	0	0		0	0		1	0		0	0	
Megaloptera												
Corydalidae												
<i>Corydalus</i>	0	1		0	0		1	0		1	0	
Gastropoda												
<i>indet</i>	9	6		47	35		19	21		20	78	**
Polychaeta												
<i>indet</i>	0	0		0	0		1	0		0	1	
Turbellaria												
Tricladida												
Planariidae												
<i>Dugesia</i>	0	0		0	0		0	0		1	0	
Crustacea												
<i>indet</i>	0	0		0	0		0	0		18	6	*
<b>Total</b>	<b>492</b>	<b>298</b>		<b>449</b>	<b>305</b>		<b>389</b>	<b>286</b>		<b>897</b>	<b>300</b>	
<b>S</b>	<b>Promedio</b>	<b>12</b>	<b>15.667</b>	<b>14.7</b>	<b>13.667</b>		<b>7.5</b>	<b>10.25</b>		<b>15.5</b>	<b>14.25</b>	
	<b>Desv estándar</b>	<b>1.73</b>	<b>1.5275</b>	<b>2.52</b>	<b>2.5166</b>		<b>2.0817</b>	<b>2.872</b>		<b>4.2032</b>	<b>1.5</b>	
<b>N</b>	<b>Promedio</b>	<b>149</b>	<b>149.67</b>	<b>99.3</b>	<b>101.67</b>		<b>75.25</b>	<b>71.25</b>		<b>224</b>	<b>97.25</b>	
	<b>Desv estándar</b>	<b>27.5</b>	<b>69.082</b>	<b>13.9</b>	<b>24.338</b>		<b>23.585</b>	<b>11.44</b>		<b>53.485</b>	<b>21.51</b>	
<b>H</b>	<b>Promedio</b>	<b>2.9</b>	<b>3.4065</b>	<b>3.55</b>	<b>3.6594</b>		<b>2.3837</b>	<b>3.082</b>		<b>3.0051</b>	<b>3.556</b>	
	<b>Desv estándar</b>	<b>0.33</b>	<b>0.2575</b>	<b>0.17</b>	<b>0.4292</b>		<b>0.1055</b>	<b>0.471</b>		<b>0.5269</b>	<b>0.277</b>	

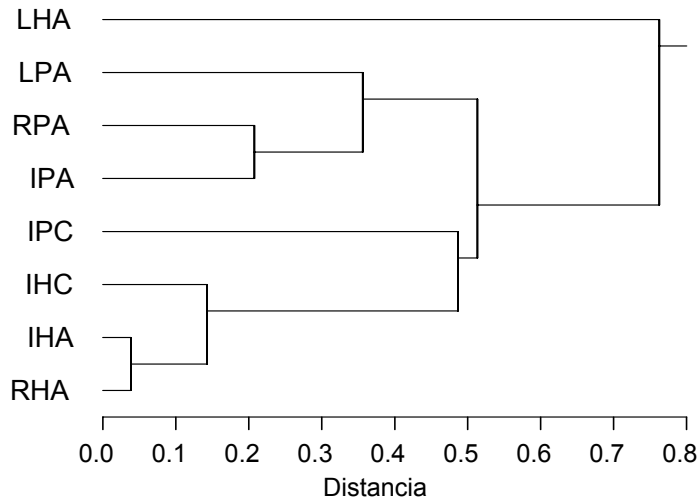
\*\*= P<0.01    \*=P<0.05    ns = P>0.05

Cuadro 1. Valores de F y probabilidad de efecto, para n=28, entre factores del ambiente y elementos bióticos en macroinvertebrados acuáticos de la quebrada La Lechería, en Golfito, Puntarenas

	Especies	Abundancia	Pseudovalores
Corriente	12.587** (1)	5.903* (2)	5.213* (4)
Sustrato	0.172 <sup>ns</sup>	9.606** (3)	10.271** (5)
Condición	2.184 <sup>ns</sup>	0.028 <sup>ns</sup>	4.279* (6)

\*\*= P<0.01   \* = P<0.05   ns = P>0.05

- (1)= Más especies en rápido y menos en lento  
 (2)= Más abundante en rápido y menos en lento  
 (3)= Más abundante en hojas y menos en piedras  
 (4)= Más diverso en intermedio y menos en lento  
 (5)= Más diverso en piedra y menos en hojas  
 (6)= Más diverso en cerrado y menos en abierto.



LHA: Lento- Hojas- Abierto; LPA: Lento- Piedra- Abierto; RPA: Rápido- Piedra- Abierto; IPA: Intermedia- Piedra- Abierto; IPC: Intermedia- Piedra- Cerrado; IHC: Intermedia- Hojas- Cerrado; IHA: Intermedia- Hojas- Abierto; RHA: Rápido- Hojas- Abierto

Fig. 1. Análisis de similitud de cada sitio de acuerdo a corriente, sustrato y condición para la quebrada La Lechería, Golfito.

## Métodos de muestreo y su efecto en los estudios de composición y abundancia del zooplancton marino

Licidia Rojas

Coordinador: Álvaro Morales

El plancton es un conjunto de organismos que viven suspendidos en la columna de agua, incapaces de sobreponerse a las corrientes marinas debido a que son pequeños o su movilidad es insuficiente; a su vez son la base de las cadenas tróficas acuáticas (Barnes 1996). Por su parte el zooplancton marino tiene representantes de casi todos los grupos animales, sea adultos o en las diversas fases del desarrollo, como algunas larvas que entran y salen del plancton en diferentes momentos de su desarrollo (Margalef 1997).

A pesar de su poca movilidad, el plancton es capaz de migrar verticalmente, encontrándose en todas las capas del océano (Raymont 1983). Por ejemplo se sabe que organismos como los copépodos, larvas de invertebrados, decápodos y otros tienen la capacidad de agruparse o distribuirse según la condición (Stubblefield *et al.* 1985). En este sentido, en el trabajo con zooplancton, es de gran importancia el método de muestreo utilizado, porque dependiendo del objetivo del investigador, puede resultar uno mejor que otro, dadas las características de estos organismos y las características del tipo de arrastre (Boltovicoy 1981).

El objetivo de este trabajo es determinar si la composición y abundancia en muestreos del zooplancton marino es afectado según el tipo y forma de arrastre y el lugar donde se realice el muestreo.

### Métodos

El muestreo se llevó a cabo durante los días 11, 12 y 13 de enero del 2001 en el Golfo Dulce, Golfito Puntarenas. Para la colecta de cada día se utilizó una red, de 0.49 m de diámetro de boca, 2.5 m de largo, y 280 micras de poro. Los muestreos se realizaron en dos sitios del Golfo: Boca del Manglar (parte externa) y Punta Larga (parte interna), cuya profundidad respectiva es de 8 m y 200 m aproximadamente.

Se midieron las variables físico-químicas: transparencia utilizando el disco de Secchi, salinidad por medio de un refractómetro, concentración de oxígeno, temperatura del agua y temperatura ambiental con un medidor de oxígeno, nubosidad, fuerza del viento y oleaje. Esto con el fin de observar la uniformidad ambiental de los dos sitios estudiados.

En cada sitio se aplicó un arrastre horizontal (lineal y circular) cuya profundidad fue de 0.5 m en ambos casos y uno vertical (de 25 m en Punta Larga y 8 m en Boca del Manglar). El volumen de colecta para los arrastres horizontales, fue de 29 m<sup>3</sup>, y se obtuvo multiplicando la velocidad del bote, el tiempo de colecta y el área de la red. Para el arrastre vertical fue de 4.5 m<sup>3</sup> en Punta Larga y de 2.5 m<sup>3</sup> en Boca del Manglar.

Las muestras colectadas fueron puestas a una concentración del 5% de formalina. Después se fraccionaron por medio de un separador de plancton de Folsom, y así se obtuvieron alícuotas pequeñas en las que se identificó y cuantificó las taxas de zooplancton (Cuadro 1). El total de cada taxa se agrupó para facilitar el análisis en 11 categorías: Microzooplancton (radiolarios y foraminíferos), Copépodos, pterópodos, cladoceros (penilias y evadnes), ostrácodos, quetognatos, zooplancton gelatinoso (hidromedusa, sifonóforos y cterópodos), apendicularias, crustáceos (cangrejo, camarón y cirripedio), invertebrados (Larvas de anélidos, equinodermos, salpas, bivalvo, siponcúlido, doliolum, gimnostomato, stomatópodos, huevos de invertebrados y otros.) El conteo total de cada categoría se multiplicó según el número de fragmentaciones para obtener el valor absoluto, y luego aplicando el volumen del arrastre se obtuvo la concentración de individuos por m<sup>3</sup>.

Para el análisis estadístico se utilizó pruebas de  $X^2$ , para ver si había diferencias en cuanto a la abundancia de organismos según lugar y tipo de arrastre. Esta prueba se hizo con base al número de individuos contados, pero incluyendo el valor de la alícuota respectiva al obtener el valor esperado de la prueba. Además se realizó un Cluster Análisis de grupos con el índice de Morisita y el método de unión simple para determinar la similitud entre sitios y tipos de arrastre según composición de categorías.

### Resultados

Se identificaron y cuantificaron 6496 individuos, distribuidos en un total de 30 taxas para todo el muestreo, de estas taxas la más común y abundante fue la de los Copépodos y crustáceos, pero también fueron bien representadas (presentes en todos los arrastres de ambos sitios), *Cuvierina*, *Limacina*, quetognatos,

apendicularias e invertebrados. En general se obtuvo mayor número de taxas en Boca del Manglar que en Punta Larga, excepto para los arrastres verticales. Aunque se obtuvo una composición muy similar, los arrastres más diversos fueron el lineal en Boca del Manglar y el vertical en Punta Larga (Cuadro 1).

Según las condiciones ambientales, se observó que la transparencia del agua fue un poco mayor en Punta Larga que en Boca del Manglar, la salinidad fue también un poco mayor, pero las otras variables fueron muy similares (Cuadro 2).

La comparación de los arrastres lineales, circulares y verticales entre Boca del Manglar y Punta Larga muestra que las abundancias entre estos sitios son bastante diferentes ( $X^2 = 1121.5$ ;  $gl = 10$ ;  $p < 0.001$ ,  $X^2 = 202.1$ ;  $gl = 10$ ;  $p < 0.001$ , y  $X^2 = 1123.8$ ;  $gl = 10$ ;  $p < 0.001$  respectivamente), por ejemplo se observa los ostrácodos e invertebrados casi ausentes en Boca del Manglar, lo contrario sucede con los pterópodos y el zooplancton gelatinoso que fueron bien representados en Boca del Manglar y casi ausentes en Punta Larga (Cuadro 1).

Además la comparación entre arrastres muestra algunos resultados diferentes según la categoría (Cuadro 1 y 3). En Boca de Manglar se obtuvo mayor abundancia con el arrastre lineal que con el circular para los pterópodos, ostrácodos y crustáceos, pero lo contrario ocurrió para los cladóceros, quetognatos e invertebrados. El arrastre lineal obtuvo más abundancia que el vertical con los copépodos y crustáceos, el vertical fue más abundante en ostrácodos, quetognatos, zooplancton gelatinoso, apedicularias e ictioplancton. Por último el circular fue más abundante que el vertical en copépodos crustáceos e invertebrados.

Para Punta Larga, también se obtuvo diferencias en la abundancia de individuos, por arrastre según la categoría (Cuadro 1 y 4). Entre las diferencias más notables se observa mayor abundancia con el arrastre lineal que con el circular para los ostrácodos y pterópodos, pero lo contrario ocurrió para los copépodos, quetognatos y crustáceos. El arrastre lineal obtuvo más abundancia que el vertical con los ostrácodos y crustáceos, el vertical fue más abundante que el lineal en copépodos e invertebrados. Por último el circular fue más abundante que el vertical en copépodos ostrácodos quetognatos y crustáceos, lo contrario ocurrió para los invertebrados, apendicularias y otros.

Con respecto a la composición se encontró que los tres arrastres fueron muy similares en Boca del Manglar y en Punta Larga, sin embargo el muestreo lineal de Punta Larga fue bastante distanciado de los otros arrastres de este sitio (Fig. 1).

## Discusión

A pesar de encontrar condiciones ambientales tan similares entre los dos sitios de muestreo (Cuadro 2) se obtuvo bastantes diferencias en la abundancia de las categorías. Quizá las diferencias que marcan las abundancias entre las categorías son más bien la cercanía o lejanía a la costa, puesto que esto implica factores importantes como variación en los sustratos alimenticios y variación en el nivel de contaminación. Algunos grupos se ven muy afectados inclusive por variaciones pequeñas. Así se ve la poca presencia de ostrácodos e invertebrados en Boca del Manglar con respecto a Punta Larga esto puede deberse a la sensibilidad de estos organismos para soportar cambios de salinidad del primer sitio. Sin embargo, lo que para unos grupos representa una desventaja para otros es favorable, el zooplancton gelatinoso y los pterópodos fueron mejor representados en Boca del Manglar que en Punta Larga, esto podría indicar que son individuos capaces de adaptarse mejor a las condiciones citadas. Tanto en la Boca del Manglar, como en Punta Larga los copépodos fueron el grupo más abundante con relación a los otros, lo que no es de extrañar porque estos organismos en general son abundantes en las comunidades marinas capaces de soportar algunas variaciones (Barnes 1996) y se les ha reportado alta abundancia en otros estudios realizados (Rojas 2000).

El arrastre lineal obtuvo mayor abundancia en varios grupos que el circular (Cuadro 1), y esto puede deberse a la mayor posibilidad de topar con agrupaciones o de pasar por la parte central de éstas (Morales 2001 com. personal). Muchos organismos marinos se encuentran distribuidos en parches, pues este comportamiento depende de factores como el tipo de alimentación, temperatura, corrientes y turbidez del agua (Stubblefield y Vecchione 1985, Barnes 1996). Este comportamiento de agrupación puede darse en los grupos mejor representados con este arrastre. En los casos en que se encontró más individuos con el arrastre circular que con el lineal, puede pensarse en la capacidad de algunos organismos de disgregarse ante un disturbio del medio, por ejemplo el movimiento producido por el bote, cambios en la temperatura y salinidad, movimiento de la marea, etc. (Stubblefield *et al.* 1985), y esto podría ser una ventaja con el arrastre circular.

El arrastre vertical muestra diferencias que son entendibles si se sabe que algunas especies agrupadas horizontalmente son capaces de migrar en forma vertical para mantener el equilibrio en caso de disturbios (Kimmerer y McKinnon 1987). Así los arrastres verticales incluyen estratos que los arrastres horizontales no, lo que facilita la captura de algunos organismos que habitan las partes bajas (Stubblefield y Vecchione 1985). Algunos organismos bajan durante el día para ascender durante la noche a alimentarse, además los organismos



capaces de huir ante cambios de presión, tienen menos posibilidad de escapar de la red con este tipo de arrastre (Boltoviscoy 1981). Todas estas características citadas para algunos grupos de zooplancton son las que marcan las diferencias que se dan entre los arrastres horizontales y verticales, un grupo con las facultades citadas podría ser mejor muestreado por un arrastre vertical, pero si se trata de organismos que no descienden en los estratos marinos, no sería tan bien representado en un arrastre vertical como en uno horizontal.

El análisis de similitud agrupa las taxas encontradas para Boca de Manglar, sin importar mucho el tipo de arrastre, el más alejado es el arrastre circular, lo que puede indicar que muchas de las taxas capturadas con este muestreo son individuos bastante dispersos por lo que talvez no se encontraron en los otros tipos de arrastres. Punta Larga presenta el caso del arrastre lineal que está muy separado de los otros dos arrastres hechos en Punta Larga, sin embargo la diferencia mostrada no es tan grande y en este lugar la composición del muestreo cambia un poco según el tipo de arrastre. Por ejemplo el arrastre circular de Punta Larga queda separado de los demás talvez por ser el muestreo en que se encontró menor número de taxas (Cuadro 1).

En conclusión se puede decir que efectivamente el método de muestreo debe ser cuidadosamente elegido según el objetivo que se quiera en una investigación con zooplancton. Tanto para Boca del Manglar como para Punta Larga es mejor en cuanto a abundancia al aplicar un arrastre lineal. En cuanto a la composición de la muestra, en general los arrastres verticales dan mejores resultados, esto porque los diferentes organismos habitan en diferentes estratos marinos.

### Agradecimientos

A Joel Chaves y Olman Alfaro por ayuda con el análisis estadístico. A Álvaro Morales por información brindada acerca del tema.

### Bibliografía

- Barnes, R. 1996. Zoología de los invertebrados. 6ta. Edición. McGraw-Hill Interamericana. México. 1114 p.
- Boltovsky, D. 1981. Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton Marino. INIDEP. Argentina. 936 p.
- Kimmerer W., y A. McKinnon 1987. Zooplankton in Marine bay II. Vertical migration horizontal distributions. *Marine Ecology* 41:53-60.
- Rojas, F. 2000. Variación de la composición y abundancia del zooplancton por la aplicación de diferentes técnicas de muestreo. En F. Bolaños y Lobo, J. (ed). Curso de Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. 121 p.
- Margalef, R. 1997. Turbulence and Marine Life. *Scientia Marina* 61:109-123.
- Raymont, J. 1983. Plankton and Productivity in the Oceans. 2da. edición. Vol. II. Pergamon Press. Gran Bretaña. 824 p.
- Stubblefield C., Lascara, C. y M. Vecchione, 1985. Vertical Distribution of Zooplankton in a Shallow Turbid Estuary. *Marine Science* 27: 93-104.
- Stubblefield C., y M. Vecchione, 1985. Zooplankton Distribution in a Wind-driven Estuary Before and After a Major Storm. *Marine Science* 28: 55-67.

Cuadro 1. Concentración (Ind./m<sup>3</sup>) por taxa y categoría, número de taxas y alícuotas respectivas para cada lugar, y tipo de arrastre.

Grupo	BOCA DE MANGLAR			PUNTA LARGA		
	A. lineal	A. circular	A. Vertical	A. lineal	A. circular	A. Vertical
Microzooplancton	53	2	16	-	13	37
Radiolarios	49	-	16	-	13	37
Foraminíferos	4	2	-	-	-	-
Zooplancton gelatinoso	17	9	106	132	9	74
Hidromedusas	9	7	75	44	4	75
Sifonóforos	-	2	31	-	4	-
Ctenóforos	4	-	-	-	-	-
Pterópodos	865	29	100	318	22	177
<i>Cuvierina</i>	521	22	35	282	13	136
<i>Limacina</i>	344	7	35	35	9	41
Copépodos	1,589	980	897	2,684	2,202	1,264
Cladóceros	101	95	-	2,684	2,002	7
<i>Evadne</i>	97	77	-	309	35	-
<i>Penilia</i>	4	18	-	309	128	7
Ostrácodos	119	26	235	6,718	697	414
Crustáceos	2,326	430	71	1,095	1,452	75
Larvas de cangrejos	2,260	362	53	962	1,417	31
Larvas de camarón	57	68	-	115	35	41
Nauplios cirripedios	9	-	19	18	-	-
Larvas de equinodermos	4	2	-	-	-	3
Quetognatos	44	51	113	291	296	139
Apendicularias	102	35	63	18	13	99
Invertebrados	141	111	200	18	13	2,406
Salpas	4	-	-	88	31	-
Huevos de invertebrados	128	102	44	53	4	2,324
Larva de ctenóforo	-	-	-	-	-	3
Larva de sipuncúlido	-	-	-	-	-	7
Copépodos	-	-	50	-	-	34
<i>Doliolum</i>	-	-	3	-	-	20
Gymnosomata	-	-	-	-	-	3
Stomatópoda	-	-	3	-	-	-
Bivalvo	-	-	-	-	-	-
Larvas de anélidos	9	7	31	9	-	14
Otros	26	4	-	-	-	3
Ictiplancton	17	-	100	88	93	57
Huevos de peces	4	-	97	71	93	54
Larvas de peces	13	-	3	18	-	3
Total	5,402	1,772	1,804	12,023	4,996	4,752
Taxas totales	22	17	19	17	16	22
Alícuota	128	64	8	256	128	16

Cuadro 2. Promedio de variación de las condiciones físicas y químicas en los tres días de muestreo según sitio.

	Punta Larga	Boca manglar
CONDICION		
Conc. De O <sub>2</sub> (mg/L)	6	6
Prof. Disco secchi (m)	3.9	2.15
Salinidad	33	30
Temp. Agua (°C)	28.5	29
Temp. Amb. (°C)	29	27
Nubosidad	5/16	1/8
Viento/oleaje	leve	Leve

Cuadro 3. Valores de la prueba de  $\chi^2$  y probabilidades (gl=1) al compararlos tipos de arrastre según la abundancia de las categorías, en Boca del Manglar.

categoría	Lineal vs. circular		Lineal vs. vertical		Lineal vs. vertical	
	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P
microzooplancton	3.846	0.050	17.000	< 0.001	31.687	< 0.001
copépodos	173.373	< 0.001	1719.684	< 0.001	582.249	< 0.001
pterópodos	69.139	< 0.001	6.977	0.008	94.889	< 0.001
cladóceros	30.068	< 0.001	1.438	0.231	5.375	0.02
ostrácodos	0.115	0.734	843.094	< 0.001	496.758	< 0.001
quetognatos	19.636	< 0.001	435.266	< 0.001	148.781	< 0.001
Zoop. gelatinoso	1.500	0.221	6890.372	< 0.001	3472.0	< 0.001
apendicularias	1.038	0.308	2860.467	< 0.001	1467.889	< 0.001
Crustáceos	12.998	< 0.001	2.873	0.090	0.069	0.792
invertebrados	23.214	< 0.001	321.037	< 0.001	112.189	< 0.001
ictioplancton	2.000	0.157	448.028	< 0.001	256	< 0.001

Cuadro 4. Valores de la prueba de  $\chi^2$  y probabilidades (gl =1) al comparar los tipos de arrastre según la abundancia de las categorías, en Punta Larga.

categoría	Lineal vs. circular		Lineal vs. vertical		Circular vs. vertical	
	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P
microzooplancton	6.0	< 0.001	176.000	< 0.001	64.508	< 0.001
Copépodos	299.898	< 0.001	2949.325	< 0.001	880.529	< 0.001
Pterópodos	8.244	< 0.001	450.011	< 0.001	370.440	< 0.001
Cladóceros	0.075	0.784	1.253	0.263	1.4134	0.234
Ostrácodos	107.739	< 0.001	100.402	< 0.001	298.716	< 0.001
Quetognatos	51.005	< 0.001	327.812	< 0.001	78.843	< 0.001
Zoop. gelatinoso	0.071	0.789	278.725	< 0.001	157.687	< 0.001
apendicularias	1.6	0.205	430.331	< 0.001	204.847	< 0.001
Crustáceos	314.74	< 0.001	19.372	< 0.001	9.257	< 0.001
invertebrados	0.02	0.887	11061.180	< 0.001	5600.902	< 0.001
Ictioplancton	16.516	< 0.001	158.898	< 0.001	43.503	< 0.001

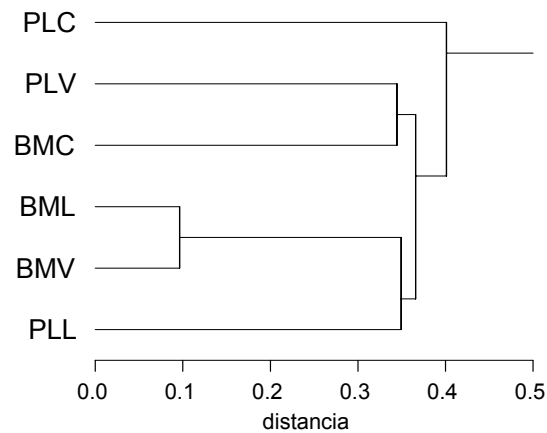


Fig. 1. Análisis de similitud según composición para los diferentes sitios y tipos de muestreo. BM = Boca del Manglar; PL = Punta Larga; C = circular; V = vertical; L = lineal.

## Pequeños Vertebrados Dispersores de Semillas en Áreas de Regeneración Natural

Katja Soer

**Coordinadores: José Manuel Mora y Ana Pereira**

Muchos bosques tropicales sufren de alteración y fragmentación causadas por la deforestación. Para contrarrestar estas intervenciones se debe proteger zonas donde la regeneración de un bosque secundario sea posible. En estas zonas de regeneración, la diversidad de plantas y animales es baja y se necesita introducir un gran número de organismos para la regeneración del ecosistema. Por ejemplo la introducción de semillas por dispersores como murciélagos o ratones.

La mayoría de árboles y arbustos tienen frutos que son dispersados por aves o murciélagos o por ambos, dispersando especies pioneras, hasta especies maduras (Janzen y Wilson 1983). Estos dispersores tienen una gran movilidad y un papel importante en la regeneración del bosque y en el mantenimiento de la heterogeneidad espacial que promueve la diversidad en general. Así árboles y arbustos pueden colonizar claros a cierta distancia de la fuente de semillas y con éxito de brotación y crecimiento grande.

Entre los pequeños vertebrados no se olvidan los roedores, que también son consumidores de frutos y semillas y son dispersores de algunos árboles y arbustos (Mora com. Pers.).

Los objetivos de este trabajo son: 1.) Determinar la presencia de aves y mamíferos dispersores en una zona de crecimiento secundario. 2.) Discutir a cerca de la importancia de los dispersores de semillas en la restauración del bosque. 3.) Determinar el éxito de captura y la diversidad de pequeños vertebrados en un área en regeneración natural.

### Métodos

El trabajo se realizó en una zona de crecimiento secundario (El Naranjal) del Refugio de Vida Silvestre de Golfito, los días 17, 18 y 19 de enero del 2001.

Para la captura de aves y murciélagos se utilizaron 5 redes de niebla (3x12 m y 2x20 m) colocados en el borde y dentro del bosque. Las redes se colocaron en la tarde del primer día y se abrieron a partir de 18:00 a 21:00 h, se dejaron en el mismo sitio para la captura de aves a la mañana siguiente, abriéndose a las 5:30 h y cerrándose a las 11:00 h.

Para la captura de ratones se utilizaron 80 trampas Sherman con cebos de avena y mantequilla de maní colocadas en el borde y dentro del bosque.

Para la prueba de t-Student se calculó el índice de Shannon (base 10).

### Resultados

Los 3 ratones y la mayoría de murciélagos capturados son frugívoros, mientras en las aves solamente un tercio se alimenta de frutas (Fig. 1). La diversidad de las aves capturados es mayor y también la dieta de las aves es más variable comparado con los otros dos grupos (Cuadro 1 y 2). El éxito de captura para murciélagos es mayor comparado con las aves, porque se capturaron más individuos en menos tiempo; t-Student para Shannon: 10.24;  $gl=180$ ;  $p < 0.01$  (Cuadro 2).

Las tres especies de murciélagos frugívoros más abundantes son de la familia Carollinae, mientras en las aves el frugívoro más común es *Mionectes oleagineus* (Cuadro 3). En las aves no hay tantos frugívoros comparado con la cantidad de frugívoros en los murciélagos (Cuadro 1), pero se encuentra una diversidad mayor con más especies frugívoras (Cuadro 3).

### Discusión

Murciélagos y aves que comen frutos, néctar y polen pueden influir las poblaciones de plantas en muchas maneras. Este trabajo tiene el interés de determinar la presencia de pequeños vertebrados como dispersores de semillas. En los resultados es muy llamativo que la mayoría de murciélagos capturados son frugívoros (Figura 1). Eso puede ser la causa de la metodología, porque muchas especies de murciélagos insectívoros (Fam.: Emballonoridae, Molossidae) forrajean en el dosel o en zonas con una gran abundancia de insectos (fuentes de luz o agua) entonces no son tan abundantes en las redes de niebla que llegan desde el suelo hasta 3 m de alto, como máximo, y tampoco fueron colocadas cerca de agua o luz. Pero por supuesto se

demuestra la gran importancia que los murciélagos frugívoros tienen en la dispersión de semillas y por eso en la regeneración del bosque.

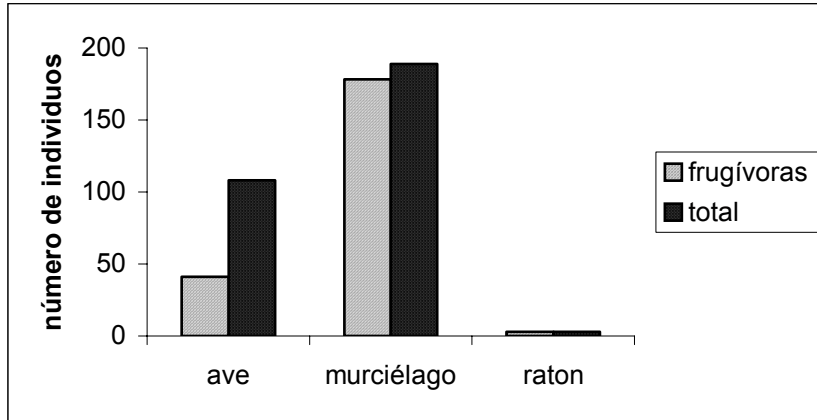


Figura 1: Número de individuos frugívoros y totales, encontrados en los grupos estudiados

Cuadro 1: Número de individuos con respecto a la dieta en los diferentes grupos

	<i>frugívoro</i>	<i>insec/carni</i>	<i>insectívoro</i>	<i>dieta mixta</i>	<i>Nectarívoro</i>	<i>semillero</i>	<i>Total general</i>
<b>Ave</b>	41	-	22	8	35	2	108
<b>murciélago</b>	178	4	1	-	6	-	189
<b>ratón</b>	-	-	-	3	-	-	3
<b>Total general</b>	219	4	23	8	41	2	297

Cuadro 2: Exito de captura (individuos capturados/ metros de red x horas) y prueba de Shannon para aves y murciélagos

	<b>Exito de captura</b>	<b>Shannon</b>
<b>Ave</b>	0.08	4.02
<b>Murciélago</b>	0.38	1.96

Cuadro 3: Lista de especies con individuos capturados con él habito alimenticio

Especie	total	Dieta
Murciélagos		
<u>Artibeus lituratus</u>	1	Frugívoro
<u>Artibeus watsoni</u>	11	Frugívoro
<u>Carollia castanea</u>	86	Frugívoro
<u>Carollia perspicillata</u>	64	Frugívoro
<u>Carollia brevicauda</u>	16	Frugívoro
<u>Glossophaga soricina</u>	5	Nectarívoro
<u>Lonchophylla mordax</u>	1	Nectarívoro
<u>Saccopteryx bilineata</u>	1	Insectívoro
<u>Trachops cirrhosus</u>	4	Insectiv./ Carniv.
Aves		
<u>Amazilia decora</u>	7	Nectarívoro
<u>Amazilia tzacatl</u>	8	Nectarívoro
<u>Catharus ustulatus</u>	2	Frugívoro
<u>Coereba flaveola</u>	2	Dieta mixta
<u>Dendrocicla anabatina</u>	4	Insectívoro
<u>Eucometes penicillata</u>	2	Insectívoro
<u>Florisuga mellivora</u>	1	Nectarívoro
<u>Formicarius analis</u>	2	Insectívoro
<u>Geotrygon montana</u>	1	Semillero
<u>Hylocharis eliciae</u>	2	Nectarívoro
<u>Hylocichla mustelina</u>	1	Dieta mixta
<u>Manacus aurantiacus</u>	1	Frugívoro
<u>Mionectes oleagineus</u>	33	Frugívoro
<u>Myobius sulphuripygius</u>	1	Insectívoro
<u>Myrmeciza exsul</u>	3	Insectívoro
<u>Oporornis formosus</u>	1	Insectívoro
<u>Oporornis philadelphia</u>	1	Insectívoro
<u>Phaethornis longuemareus</u>	5	Nectarívoro
<u>Phaethornis superciliosus</u>	2	Nectarívoro
<u>Pipra coronata</u>	1	Frugívoro
<u>Pipra mentalis</u>	2	Frugívoro
<u>Ramphocelus passerinii</u>	2	Frugívoro
<u>Saltator maximus</u>	1	Dieta mixta
<u>Seiurus noveborasensis</u>	1	Insectívoro
<u>Thamnophilus bridgesi</u>	2	Insectívoro
<u>Threnetes ruckeri</u>	10	Nectarívoro
<u>Thryothorus semibadius</u>	3	Insectívoro
<u>Troglodytes aedon</u>	1	Insectívoro
<u>Turdus assimilis</u>	3	Dieta mixta
<u>Turdus grayi</u>	1	Dieta mixta
<u>Volatinia jacarina</u>	1	Semillero
<u>Xenops minutus</u>	1	Insectívoro
Ratones		
<u>Melanomys caliginosus</u>	3	Frugívoro

Las tres especies de murciélagos más abundantes son de la familia Carollinae (Cuadro 3), que son grandes consumidores de *Piper sp* y otras frutas de plantas típicas de crecimiento secundario (Fleming et al. 1977, Reid 1997). Por la gran movilidad de los murciélagos entre diferentes zonas del bosque y áreas abiertas, estos dispersores ayudan a regenerar el bosque, ya que estas plantas pioneras como *Piper sp* y *Cecropia sp* y algunas Aráceas, que incluyen en su dieta dan las condiciones necesarias, a las zonas alteradas, para que los árboles de bosques maduros se puedan establecer. *Carollia perspicillata* es un dispersor típico de especies de plantas pioneras. *Piper sp* constituye más del 50% de su dieta y vuela hasta 2.7 Km en una noche para llegar a su fuente alimenticia con un promedio de 1.5 Km en ir y venir entre 2 y 6 comedores (Fleming et al. 1977).

Muchas semillas de árboles de bosque maduro, si caen en una zona abierta se pierden (Mora com. pers.), entonces es importante que especies pioneras colonicen estas zonas primero. Debido a su abundancia y por ser muy común en bosques secundarios las *Carollia* son importantes agentes diseminadores de los bosques tropicales y especialmente de las plantas de sucesión temprana.

La dispersión de semillas es importante para evitar que los depredadores de semillas, herbívoros y también para establecer una nueva población afuera de la fuente de semillas y como *C. perspicillata* y *Artibeus lituratus* vuelan grandes distancias para forrajear (Heithaus y Opler 1975). Pero *A. lituratus* como los otros *Artibeus* grandes, es un buen consumidor de higos y frutas más grandes y como *Artibeus jamaicensis* y transporta las frutas, principalmente *Ficus sp* a un comedor (Morrison 1978, Reid 1997). Por supuesto la importancia de un dispersor de semillas no esta determinada solamente por la cantidad de frutas que consume sino también del modo de consumo.

Monos como *Alouatta palliata* comen frutos inmaduros antes que las semillas tengan tiempo para madurar, por eso se convierte en un depredador de semillas en lugar de dispersor. Los *Artibeus* sin embargo solamente comen frutos maduros (Morrison 1978).

Aunque en las aves no hay tantos frugívoros comparado con los murciélagos (Cuadro 1 y 3), se encuentra una diversidad más grande con más especies frugívoros, esto implica una dispersión de más especies de plantas. Algunos árboles son dispersados exclusivamente por aves, representando especies pioneras hasta maduras, incluyendo algunas especies del dosel que requieren de claros para el establecimiento de sus plantas (Janzen y Wilson 1983). Otros árboles y arbustos dispersados por aves, también abundantes en el sotobosque, como algunas Rubiaceas o Melastomataceas, son dispersados por muchos Pípidos (Stiles 1983).

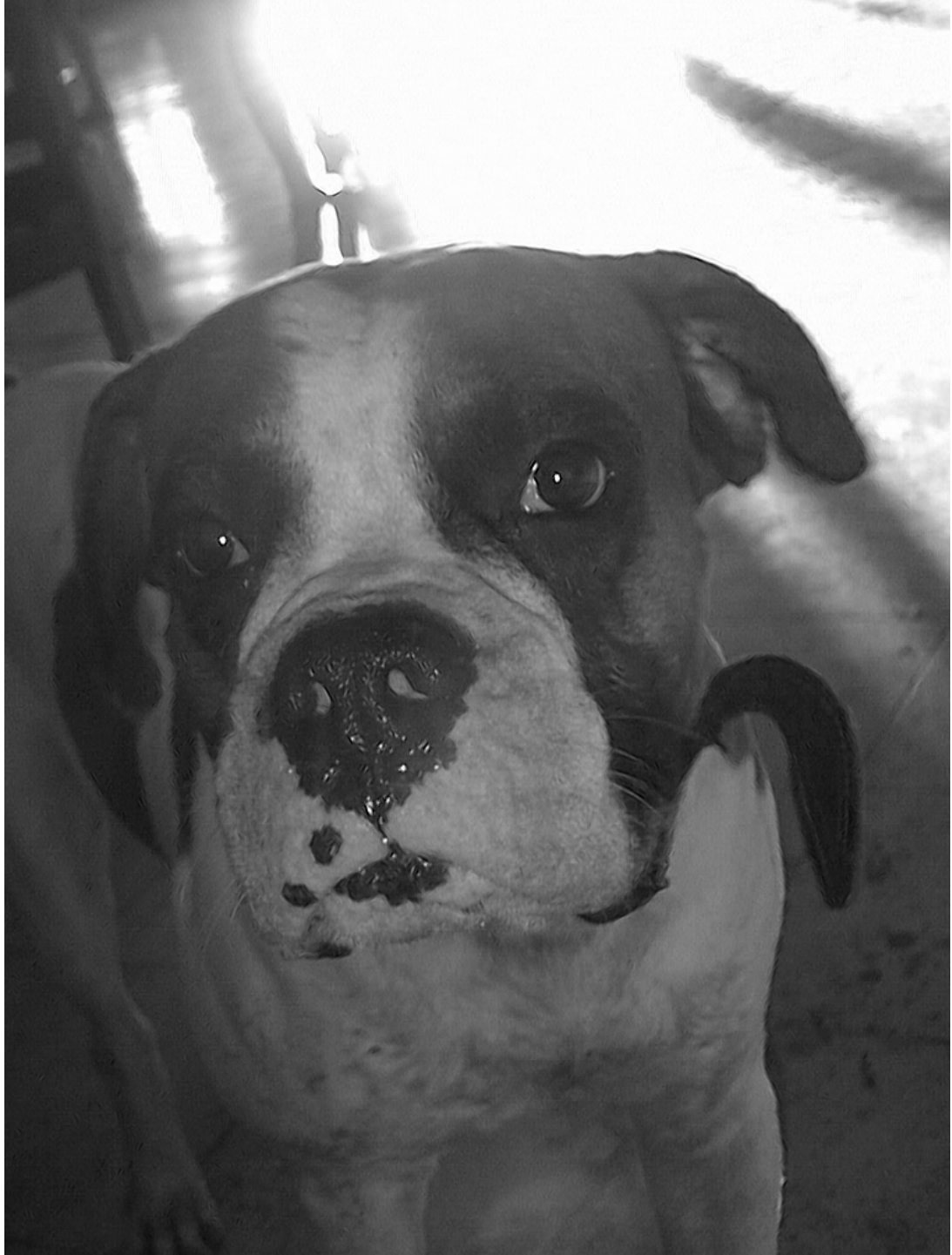
Probablemente todos los mamíferos y aves consumidoras de semillas y frugívoros son dispersores de alguna especie de planta. Sin embargo, hay muchas variables particulares para cada semilla y cada animal. Muchos roedores muelen las semillas, mientras que defecan algunas enteras. Pero también mamíferos más grandes son agentes dispersores de semillas que no se deben olvidar. Por ejemplo las heces de *Canis latrans* (coyote), *Nasua narica* (pizote) o de *Eira barbara* (tolomuco) están llenas de semillas de varias frutas (Janzen y Wilson 1983) y probablemente se tragan la pulpa sin masticar el fruto, y por lo tanto las semillas que serían molidas por las muelas de un herbívoro, pueden sobrevivir el viaje a través del sistema digestivo de un carnívoro.

### Bibliografía

- Fleming, T. H.; Heithaus, E. R.; Sawyer, W. B. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58: 619-627.
- Heithaus, E. R.; Opler, P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*. 56: 841-54
- Janzen, D. H. y Wilson D. E. 1983. Mamíferos. En: D. H. Janzen. Historia Natural de Costa Rica. University of Chicago Press. pp: 439-514.
- Mora, J. M.; Moreira Y. 1984. Mamíferos de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. pp: 175.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*. 59. pp: 716-723.
- Reid, F. A. 1997. A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. New York. pp: 333.
- Stiles, F. G. 1983. Aves. En: D. H. Janzen. Historia Natural de Costa Rica. University of Chicago Press. pp: 515-629.
- Stiles, F.G.; Skutch, A. F. 1998. Guía de Aves de Costa Rica. Instituto nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. pp: 580.



## Proyectos Individuales





## Composición de la comunidad de insectos acuáticos en pozas de cataratas

**Pablo Esteban Allen Monge**

La pérdida de diversidad en los ecosistemas tiene importantes implicaciones, incluyendo una disminución de resistencia y elasticidad hacia las perturbaciones, simplificación del sistema, y pérdida de integridad ecológica. Un entendimiento de los patrones de riqueza de especies en una variedad de escalas espaciales es crítica para prevenir la pérdidas de diversidad. Para mantener y restaurar la diversidad de los ecosistemas de quebradas es necesario documentar mejor los patrones de diversidad de insectos de quebradas (Vinson y Hawkins 1998).

Para muchos ecosistemas, los patrones de riqueza taxonómica son bien conocidos para una variedad de escalas espaciales, pero nuestro conocimiento en patrones de diversidad de insectos acuáticos de quebradas esta poco desarrollado. La falta de fuertes bases empíricas que describan los patrones de diversidad de insectos de quebradas es alarmante ya que las quebradas están entre los ecosistemas más amenazados de la tierra (Vinson y Hawkins 1998).

La distribución de las poblaciones de insectos acuáticos está ultimadamente definida por la tolerancia físico-química a una serie de factores ambientales. Dentro de su rango de ocurrencia, la abundancia de una población está determinada por la interacción entre hábitat y disponibilidad de alimento (Merritt y Cummins 1984).

Prácticamente no se ha hecho ningún estudio sobre riqueza de especie de insectos acuáticos en cataratas, los estudios que se han realizado principalmente comparan las pozas con los rápidos o comparan los patrones de flujo, aunque sobre esto último también se ha estudiado muy poco (Vinson y Hawkins 1998). Las cataratas son más que todo consideradas obstáculos para el movimiento corriente abajo o arriba de los organismos (Hynes 1970), son pocos los insectos acuáticos con adaptaciones como discos de succión o patas con fuertes garras, que pueden subir las paredes verticales detrás de las cataratas. Una característica importante de las cataratas es que se ha encontrado que estas eliminan el plancton (Hynes 1970), la cual es una importante fuente de alimento para muchos insectos acuáticos.

Los patrones de distribución y abundancia observados en los insectos acuáticos indican una adaptación exitosa a una gran variedad de hábitats (Anderson y Wallace 1984), por lo que el objetivo de este estudio es determinar la diversidad de insectos acuáticos en un hábitat de características singulares, como lo es una catarata, y además describir la abundancia y composición de estos macroinvertebrados dentro de su comunidad.

### Métodos

El estudio se realizó durante el mes de enero del 2001 en Golfito, Puntarenas. Cada día se visitó una catarata diferente; se definió como catarata una caída de agua completamente vertical de más de 3 m, y además solo se muestrearon cataratas que tuvieran más de una poza a lo largo de su caída (para obtener replicas) y que en las pozas hubiera hojarasca. Por estas características solo se colectaron insectos acuáticos de 5 cataratas, 2 en la zona del río La Cañaza, 2 en la zona de la quebrada El Naranjal y una en el río La Purruja, aproximadamente a 6 km de Golfito (Figura 1). En este estudio no se muestreó el sustrato rocoso, porque en algunos casos este era ausente, o el tamaño de las piedras era muy pequeño o porque simplemente no se encontró ningún organismo.

En cada catarata se muestrearon todas las pozas posibles, en la catarata denominada Cañaza 1 habían 5 pozas, en la catarata Cañaza 2 habían 3 y en las otras 3 cataratas solo 2. El muestreo consistía en recoger la hojarasca localizada en el borde en el ámbito de la superficie del agua con un colador (común), depositar lo colectado en una palangana circular y colectar todos los insectos acuáticos durante un periodo de 20 min. Los insectos fueron colocados en viales con alcohol al 70% y fueron identificados en el laboratorio hasta género (en algunos casos solo hasta familia), se tomó en cuenta la presencia y abundancia de cada taxa.

Con el propósito de comparar los datos de las cataratas con datos de los mismos ríos, pero en zonas de flujo normal, se utilizó la información colectada de estos ríos en años anteriores (solo los datos de hojarasca). La información de la quebrada El naranjal se obtuvo de datos del 2000 (Chacón 2000), donde el esfuerzo fue de 2h 20min por persona (6), y la información de los otros 2 ríos de datos de 1999 (Mora 1999), en cada uno de estos 2 ríos se hicieron 8 réplicas de 20 min cada una.

Se determinó la diversidad de cada sitio usando el índice de Shannon (logaritmo en base 2). Con los datos, solo de las cataratas, se obtuvieron los pseudovalores de "Jackknife" (Krebs 1989) para los índices de Shannon, con los que se efectuó un análisis de varianza según catarata para comparar diversidad, además de

número de taxa y abundancia. Para comparar la cantidad de taxa y abundancia de los ríos se hicieron pruebas de chi cuadrado. Para comparar la cantidad de taxa entre las cataratas y su respectivo río se hicieron pruebas de chi cuadrado. Para determinar si existen diferencias en cuanto a la composición (proporciones) por ordenes entre las cataratas, entre los ríos y entre las cataratas y su respectivo río se hicieron pruebas G. Finalmente se realizó un dendrograma de unión simple basado en el índice de Similitud de Morisita entre las cataratas y los ríos. No se hicieron comparaciones con las diversidades de los ríos por la ausencia de datos de replicas y tampoco con los datos de abundancia entre ríos y cataratas por la diferencia de esfuerzos.

## Resultados

En total, en las 5 cataratas, se recolectaron 409 individuos pertenecientes a 36 géneros y 8 órdenes (Cuadro 1). En la Cañaza 1 se encontraron 64 individuos de 13 géneros, los que tienen mayor cantidad de individuos son el efemeróptero *Thraulodes* y el coleóptero Scolytidae 1. En la catarata Cañaza 2 se encontraron 67 individuos de 11 géneros, los que tienen mayor número de individuos son *Thraulodes* y el hemíptero *Rhagovelia*. En la el Naranjal 1 se encontraron 56 individuos de 15 géneros, el más abundante fue un efemeróptero perteneciente a Baetidae 1. En el Naranjal 2 se encontraron 89 individuos de 16 géneros, los que tienen más número de individuos fueron *Thraulodes* y Baetidae 1. En la catarata Purruja se encontraron 99 individuos de 15 géneros, con mayor cantidad de individuos se encuentran los efemerópteros *Thraulodes* y *Leptohyphes* (Cuadro 1). Se encontró que la diversidad no difiere entre las cataratas ( $F=0.147$ , g.l.=4/9,  $P=0.960$ , Cuadro 1). En el caso de número de taxa se encontraron diferencias significativas entre las cataratas ( $F=3.778$ , g.l.=4/9,  $P=0.045$ , Cuadro 1), siendo la catarata Cañaza 1 la que presenta un promedio más bajo y la de La Purruja el más alto. La abundancia de individuos difiere entre las cataratas ( $F=2.885$ , g.l.=4/9,  $P=0.042$ , Cuadro 1), siendo la catarata Cañaza 1 la que presenta un promedio más bajo y otra vez La Purruja presentó el más alto.

Con respecto a los ríos; en la Cañaza se encontraron 365 individuos de 21 géneros, siendo *Leptohyphes* el más abundante. En el Naranjal se encontraron 777 individuos de 32 géneros, con mayor número de individuos se encuentran *Thraulodes* y el díptero *Simulium*. En la Purruja se encontraron 696 individuos de 24 géneros, siendo *Simulium* el más abundante (Cuadro 1). No hay diferencia entre los ríos en cuanto al número de taxa encontrados ( $\chi^2=2.519$ , g.l.=2,  $p=0.284$ ), pero si se encontró una menor abundancia de insectos en la Cañaza ( $\chi^2=155.531$ , g.l.=2,  $p<0.001$ ).

No se encontró una diferencia entre el río La Cañaza y sus 2 cataratas en cuanto al número de taxa encontrados ( $\chi^2=3.733$ , g.l.=2,  $p=0.155$ ), pero si existe una diferencia significativa en cuanto a las proporciones de individuos por orden ( $G=142.85$ , g.l.=12,  $p<0.001$ ). La Cañaza 1 esta principalmente compuesta por Ephemeroptera (46.9%), Coleoptera (34.4%) y Hemiptera (15.6%); La Cañaza 2 por Ephemeroptera (49.3%), Hemiptera (37.3%) y Plecoptera (10.45%); y la quebrada principalmente por Ephemeroptera (68.8%) y Coleoptera (16.4%) (Cuadro 1). Se encontró un mayor número de taxa en la quebrada el Naranjal que en sus 2 cataratas ( $\chi^2=8.667$ , g.l.=2,  $p=0.013$ ), y también existe una diferencia significativa en cuanto a las proporciones de individuos por orden ( $G=106.679$ , g.l.=14,  $p<0.001$ ). Naranjal 1 esta principalmente compuesta por Ephemeroptera (63.33%), Coleoptera (10.00%) y Diptera (8.89%); Naranjal 2 por Ephemeroptera (73.03%) y Diptera (10.45%); y la quebrada principalmente por Ephemeroptera (40.41%), Diptera (36.16%) y Coleoptera (11.07%) (Cuadro 1). No se encontró una diferencia entre el río La Purruja y su catarata en cuanto al número de taxa encontrados ( $\chi^2=2.077$ , g.l.=1,  $p=0.150$ ), pero si existe una diferencia significativa en cuanto a las proporciones de individuos por orden ( $G=75.134$ , g.l.=6,  $p<0.001$ ). La catarata de La Purruja esta principalmente compuesta por Ephemeroptera (66.67%), Diptera (10.10%) y Coleoptera (9.09%); y la quebrada principalmente por Diptera (46.70%) y Ephemeroptera (38.79%) (Cuadro 1). También existe una diferencia significativa en cuanto a las proporciones de individuos por orden entre las cataratas y también entre los ríos (cataratas:  $G=144.713$ , g.l.=28,  $p<0.001$ , ríos:  $G=226.398$ , g.l.=14,  $p<0.001$ ).

Las cataratas Naranjal 2, Cañaza 2 y la Purruja son las más similares (Figura 2). Esto debido a que comparten algunos de los géneros (Ej.: *Thraulodes*) con mayor abundancia (Cuadro 1), y no a una gran cantidad de taxa compartidas (Cuadro 2). También se agrupan los ríos de El Naranjal y La Purruja, y aunque no son tan similares como las 3 cataratas mencionadas anteriormente, comparten muchos géneros (Cuadro 2). El sitio más diferente es el Río la Cañaza, el cual no es similar ni en un 50% con ninguno de los otros; esto principalmente por tener como grupo más representativo y muy abundante a *Leptohyphes*, un efemeróptero poco abundante en todos los demás sitios.

## Discusión

Como se puede apreciar de los resultados el orden más abundante en todas las cataratas fue Ephemeroptera, y el género más representativo *Thraulodes*. Este grupo de organismos se caracteriza por vivir en ambientes lóticos, donde se adhieren al sustrato, y son colectores de algas y tejido de plantas acuáticas (Merritt y Cummings 1984, Roldán 1988). Otros grupos también representativos fueron, el díptero *Simulium* el cual es también un colector o filtrador (Merritt y Cummings 1984), patinadores los cuales parecen aprovechar cualquier poza entre corrientes rápidas y los coleópteros en general, los cuales tienen hábitos muy variados (Merritt y Cummings 1984, Roldán 1988). En este tipo de hábitat lótico en el cual el agua está en constante movimiento a diferentes velocidades, encontramos una gran cantidad de filtradores o recolectores, ya que explotan la corriente para recoger alimento con un mínimo gasto de energía (Anderson y Wallace 1984).

En cuanto a la diversidad de las cataratas no se encontró diferencia entre éstas, la máxima equidad fue observada en la Cañaza 2 seguida por la Cañaza 1 (Cuadro 2). Lo interesante de esto es que para la catarata Cañaza 1, se encontró un menor promedio de taxa y un menor promedio de abundancia, que en las otras cuatro. Esto se debe a que la Cañaza 1 presenta una mayor intervención antropogénica que las otras. Muchos insectos acuáticos son sensibles a la contaminación, por lo que se les utiliza como indicadores de la calidad del agua. Entre estos insectos están los efemerópteros, los plecópteros y algunos dípteros (ej: *Simulium*) (Roldán 1988). Este sitio es visitado prácticamente todos los días por seres humanos, mientras que en las otras la actividad humana es prácticamente nula, solo un poco en el Naranjal 1.

Con relación a los ríos, se encontró la misma dominancia de organismos filtradores o recolectores, debido a una gran abundancia de los efemerópteros *Leptohyphes* y *Thraulodes*, o del díptero *Simulium*. Esto nos indica que el flujo de materiales inorgánicos y orgánicos beneficiosos, como fuente de alimento, es similar en estos dos ambientes (cataratas y quebradas) lóticos. En los tres ríos se encontró la misma cantidad de taxa pero en el río La Cañaza se encontró una menor abundancia, esto se debe a lo mencionado anteriormente con respecto a la actividad del ser humano. El río tal vez no presenta una gran alteración, pero es constantemente visitado por humanos los cuales cambian un poco la estructura del río y dejan basura a lo largo de este (obs. pers.).

En cuanto a las proporciones de individuos, las diferencias encontradas se deben a las complejas interacciones entre factores bióticos y abióticos que se desarrollan en las comunidades lóticas (Allan 1995). Existen varios puntos de vista que sugieren diferentes formas en las cuales las interacciones mencionadas afectan la estructura de las comunidades. La primera teoría sostiene que como el ambiente local varía de severo a favorable (Allan 1995), este provoca un cambio en la importancia relativa de las fuerzas abióticas y bióticas. Una segunda perspectiva enfatiza la importancia de las interacciones biológicas, especialmente la competencia, en la estructuración de las comunidades. Sostiene que en ambientes constantes solo algunas pocas especies biológicamente superiores pueden mantener sus poblaciones. Y que a un nivel moderado de alteración física los competidores más especializados y eficaces no pueden dominar sino que co-existen con otras especies, como las que colonizan rápido pero son fácilmente removidas (Connell 1978). El tercer modelo enfatiza la habilidad de dispersión de los organismos y el mosaico cambiante que representan las condiciones ambientales. Se basa en las siempre cambiantes condiciones ambientales en una sección de quebrada, y la considerable habilidad de colonizar y reproducirse rápidamente que caracteriza a la mayoría de flora y fauna de las aguas de corriente rápida (Townsend 1989). Actualmente se cree que ningún modelo describe adecuadamente a todas las comunidades, y que la aplicación de alguna teoría es situación-específica (Allan 1995). Por esta razón encontramos las diferencias entre los sitios estudiados. Para poder determinar completamente la estructura de las comunidades muestreadas (cataratas) es necesario estudiar los cambios en cada comunidad a través del tiempo, o sea durante todo el año.

Una constante en todos los sitios es la mínima presencia de los órdenes Tricoptera y Odonata. En el caso de Tricoptera, la mayoría de las larvas se alimentan de materia vegetal y algas sobre las rocas, o sea viven debajo de rocas (Roldán 1988); como en este estudio se muestreó solo hojarasca es lógico no encontrar abundancia de estos organismos. En otro estudio en el que si se tomó en cuenta el sustrato rocoso, sí se encontró abundancia de tricópteros (Mora 1999). En el caso de los odonatos, estos generalmente prefieren ambientes lénticos, márgenes de lagos o zonas con corrientes lentas (Roldán 1988), por lo que su presencia en los sitios estudiados es mínima.

Con respecto a la cantidad de taxa, la única diferencia entre un río y su(s) catarata(s) se encontró en la zona del Naranjal. El río presentó una mayor cantidad de taxa que cada una de sus cataratas. En esta quebrada se encontró el mayor número de taxa entre todos los sitios, aunque cabe mencionar el hecho de que por lo menos 7 de los taxa encontrados aquí no se pudieron identificar bien (solo hasta orden). Por esta razón el número podría bajar o inclusive subir en cualquiera de los sitios. Por ejemplo, en este sitio encontramos Ephemeroptera 1, 2 y 3 (Cuadro 1), individuos que perfectamente podrían ser del mismo género o de otros que si fueron identificados.

En cuanto a la similitud entre los diferentes sitios, los resultados fueron en parte los esperados. Se agrupan tres de las cinco cataratas en un grupo y 2 de los ríos en otro (Figura 2). Las otras 2 cataratas no son tan similares y la quebrada La Cañaza quedó como el sitio más alejado. Estas agrupaciones y diferencias reflejan un poco la heterogeneidad encontrada en la composición de las comunidades estudiadas, explicada por los factores anteriormente mencionados. Por lo que se puede concluir que no se encontró una clara separación entre la estructura de las comunidades de insectos acuáticos de pozas de cataratas y zonas de flujo normal. Otra posibilidad es que todos los sitios muestreados sean solo réplicas de la comunidad de insectos acuáticos de la región; y que no haya diferencias entre las cataratas y las zonas de flujo normal. Pero para probar esto habría que comparar los datos de esta zona con otras regiones, tomando en cuenta siempre la separación entre cataratas y zonas de flujo normal.

### Bibliografía

- Allan, J.D. 1995. Stream Ecology: Structure and function of running waters. Chapman & Hall, London. 388p.
- Anderson, N.H. y J.B. Wallace. 1984. Habitat, Life History, and Behavioral Adaptations of Aquatic Insects. En: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds). An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, U.S.A. 722p.
- Chacón, E. 2000. Efecto de la duración, del colector y del sustrato en el muestreo de macroinvertebrados acuáticos. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds). Curso Biología de Campo. Golfito. Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. 27-40.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science. 199: 1302-10.
- Hynes, H.B.N. 1970. The Ecology of URNG Waters. University of Toronto Press, Canada. 554p.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, Publishers, New York. 475p.
- Merritt, R.W. y K.W. Cummins. 1984. Ecology and Distribution of Aquatic Insects. En: Merritt, R.W. y K.W. Cummins (eds). An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. U.S.A. 722p.
- Mora, F. 1999. Efecto de la alteración humana y el sustrato en la distribución y abundancia de macroinvertebrados acuáticos en tres quebradas. En:
- Bolaños, F y G. Umaña. Curso Biología de Campo. Golfito. Puntarenas. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología. 65-70.
- Roldán, R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia. Editorial Presencia. Bogotá. 217 p.
- Townsend, C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. J. N. Am. Benthol. Soc. 8: 36-50.
- Vinson, M.R. y C.P. Hawkins. 1998. Biodiversity of stream insects: Variation at local, basin and regional scales. Ann. Rev. Ent. 43:271-293.

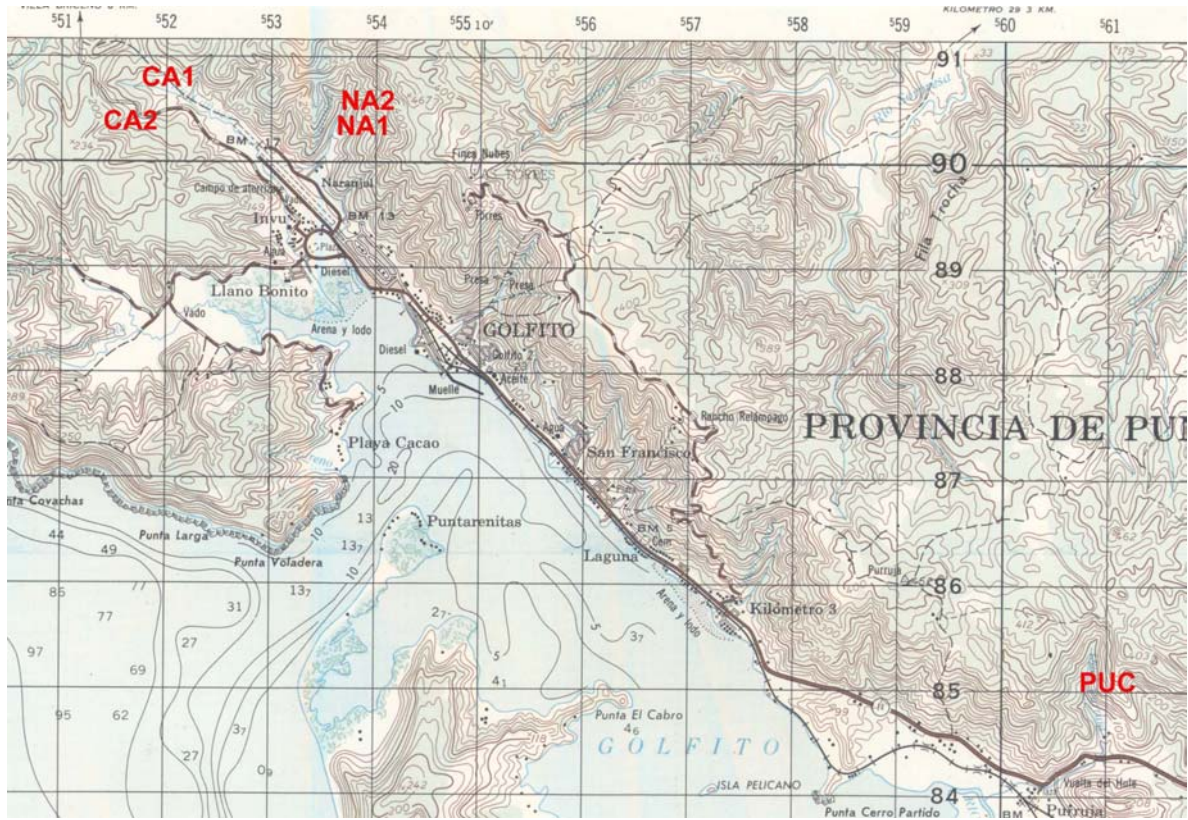


Figura 1. Mapa de Golfito, Puntarenas, escala 1:74000. Ubicación de cataratas. CA1= Cañaza 1, CA2= Cañaza 2, NA1= Naranjal 1, NA2= Naranjal 2 y PUC= Purruja.

Cuadro 1. Valores de diversidad según índice de Shannon, lista de géneros y número de individuos para cada catarata, Golfito 2001, y para cada río. Datos de la quebrada el naranjal de Chacón (2000), datos de Cañaza y Purruja de Mora (1999).

Catarata o río	cañaza1	cañaza2	cañaza	naranjal1	Naranjal2	naranjal	purruja	purruja
COLEOPTERA								
<i>Anchytarsus</i>			7			6		3
Coleoptera 1						3		
Curculionidae 1				2				
<i>Disersus</i>			8					6
<i>Dryops</i>	1				3	2	2	
Dytiscidae 1		1	1					
Elmidae 1					1	6		
Elmidae 2					1		2	
<i>Heterelmis</i>						6		5
Limnichidae 1			1			1	4	
<i>Lutrochus</i>								1
<i>Macrelmis</i>								1
<i>Microcyloopus</i>								1
<i>Neelmis</i>			15					
<i>Phanocercus</i>				1		51	1	32
<i>Psephenops</i>			25					1
Scirtidae 1			2	1	1	10		1
Scolytidae 1	21			4				
Staphilinidae 1			1	1		1		9
DIPTERA								
Chironomidae 1				1	3	46		14
Chironomidae 2					4	2		
Chironomidae 3					1	5		
Chironomidae 4							1	
Diptera 1						15		
<i>Dixella</i>	1	1			1			
Ephydridae 1						1		
<i>Euparyphus</i>			2		5			
<i>Hexatoma</i>						3		
<i>Maurina</i>					2	2		
<i>Simulium</i>	1		32	7	1	207	9	311
EPHEMEROPTERA								
<i>Americabaetis</i>	2						4	
<i>Baetodes</i>	4		11		1	52		80
<i>Camelobaetidius</i>								69
Ephemeroptera 1						73		
Ephemeroptera 2						1		
Ephemeroptera 3						1		
<i>Farrodes</i>			3					
<i>Haplohyphes</i>			1					
<i>Leptohyphes</i>	4	6	163		3	36	14	44
Baetidae 1	3	2	16	44	19		3	16



Cuadro 1 (Continuación)

Catarata o río	cañaza1	cañaza2	cañaza	naranjal1	Naranjal2	naranjal	purrujac	purruja
<i>Pharrodes</i>						3		
<i>Smicridea</i>			23			3		43
<i>Terpides</i>								1
<i>Thraulodes</i>	17	25	34	13	42	145	45	11
<i>Tricorythodes</i>								6
HEMIPTERA								
<i>Ambrysus</i>			1					
<i>Buenoa</i>		2						
Gerridae 1	1	2						
Hebridae 1						2		
<i>Hebrus</i>	1							
<i>Microvelia</i>	7	4						
<i>Ochterus</i>		1						
<i>Rhagovelia</i>	1	16		7			3	
HYMENOPTERA								
Mymaridae 1				1				
LEPIDOPTERA								
<i>Petrophila</i>			1					
ODONATA								
<i>Hetaerina</i>				2			2	
<i>Heteragrion</i>				1				
Odonata 1						5		
<i>Perigomphus</i>								1
PLECOPTERA								
<i>Anacroneuria</i>		7	15	3		55	7	16
TRICOPTERA								
<i>Leptonema</i>				2		23		23
<i>Nectopsyche</i>			3			3	1	
<i>Neotrichia</i>						7		
<i>Phylloicus</i>					1	1	1	1
Total	64	67	365	80	89	777	99	696
H' (log base 2)	2,814	2,644	2,957	2,643	2,621	3,493	2,790	2,927
H' max	3,700	3,459	4,392	3,907	4,000	5,000	3,907	4,585
J	0,761	0,764	0,673	0,677	0,655	0,699	0,714	0,638
Taxa	13	11	21	15	16	32	15	24

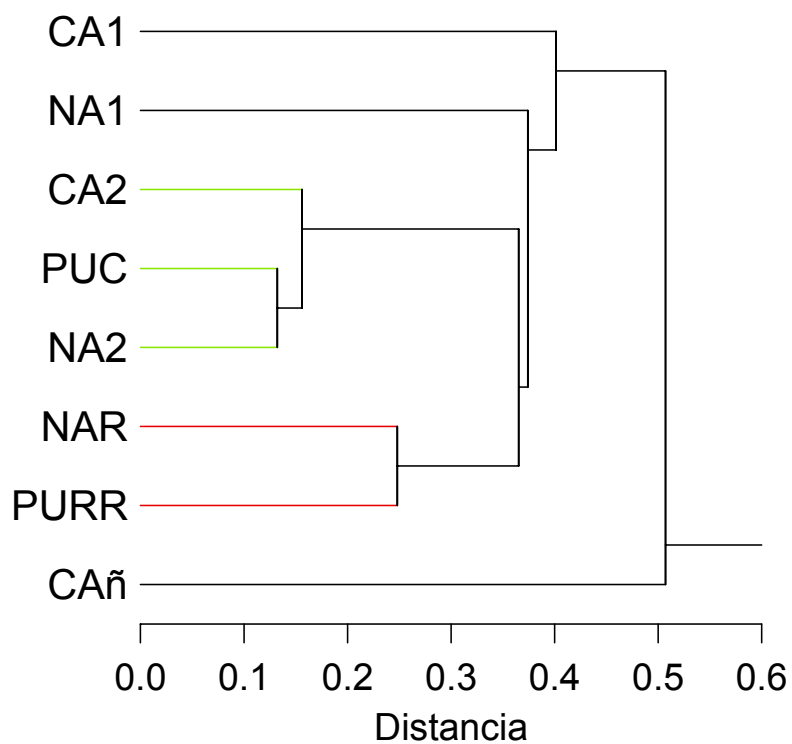


Figura 2. Dendrograma de unión simple basado en el índice de Similitud de Morisita entre las cataratas (CA1= Cañaza 1, CA2= Cañaza 2, NA1= Naranjal 1, NA2= Naranjal 2, PUC= Purruja) y los ríos (CAñ= Cañaza, NAR=Naranjal, PURR= Purruja).

Cuadro 2. Cantidad de taxas compartidas entre las cataratas y los ríos.

	Cañaza1	Cañaza2	Naranjal1	Naranjal2	Purrujac	Cañaza	Naranjal	Purruja
Cañaza1	-							
Cañaza2	7	-						
Naranjal1	5	4	-					
Naranjal2	7	4	5	-				
Purrujac	7	5	7	7	-			
Cañaza	5	5	6	7	7	-		
Naranjal	5	3	8	12	9	11	-	
Purruja	5	4	9	8	7	12	14	-

## **Hormigas asociadas a los nectarios extraflorales de *Passiflora vitifolia* (Passifloraceae): su función como defensores y su efecto en la producción de frutos**

**Silvia Álvarez Clare**

Muchas flores poseen néctar como atrayente de polinizadores, sin embargo también se puede encontrar en diversas partes de la planta en nectarios extraflorales (NEF) (Barth 1991). Éstos son glándulas productoras de azúcares localizadas fuera de la flor (Bentley 1977). La función adaptativa de los nectarios extraflorales ha sido debatida por más de cien años, aunque en la actualidad se han encontrado pruebas a favor de la hipótesis de que son, principalmente, utilizados por la planta como atrayentes de insectos, especialmente hormigas, que la defienden de herbívoros (Bentley 1977). Además, debido al efecto dañino que pueden presentar las hormigas como robadoras de néctar en la flor, estos nectarios pueden funcionar como carnadas para mantenerlas alejadas y así evitar que causen daños físicos como perforaciones en la corola (Proctor *et al.* 1996).

En los trópicos existe gran abundancia de plantas que poseen NEF (Marquis y Braker 1994), dentro de los cuales se encuentran varias especies de *Passiflora*. En el caso de *P. vitifolia* existen glándulas secretoras en la base del cáliz y en los pecíolos de las hojas, aunque estos últimos no serán considerados en el presente estudio (Endress, 1994).

En algunos casos se ha observado que las hormigas asociadas a estos nectarios extraflorales no solo sirven de defensoras contra herbívoros sino contra insectos robadores de néctar. Tal es el caso de las abejas *Xylopa* (Inouye 1983), donde la flor que no logre atraer una hormiga guardiana está sujeta a sufrir robo de néctar, lo que podría causar daños a la flor o disminuir su probabilidad de ser polinizada; lo que a su vez disminuiría su probabilidad de convertirse en fruto.

Debido a la importancia que poseen todos los factores que determinan el éxito reproductivo de una especie y asumiendo que las hormigas asociadas a los NEF podrían jugar un papel en ese respecto, los objetivos del presente trabajo son: 1- Registrar cuáles organismos visitan las flores de *P. vitifolia* y verificar si existen hormigas asociadas a sus NEF. 2-Cuantificar el porcentaje de flores de *P. vitifolia* que poseen hormigas asociadas a sus nectarios y su abundancia. 3-Observar si existe relación entre la presencia y abundancia de hormigas, según el estado de desarrollo de las flores (botones, flores abiertas, etc.). 4-Definir los factores que determinan la presencia de hormigas en una flor. 5-Observar el éxito reproductivo de *P. vitifolia* cuantificado como número de frutos/ flor y determinar cuáles factores, entre ellos la interacción de las hormigas con los robadores de néctar son importantes para que una llegue a convertirse en fruto.

### **Métodos**

El trabajo se realizó durante los días 15 –31 de enero del 2001 en Golfito. Se marcaron parches de *P. vitifolia* (Passifloraceae) en tres sitios. El primero en un área boscosa junto a la quebrada La Cañaza, cerca del caserío Ureña. El segundo parche se ubicó en El Naranjal en un área de regeneración temprana y el tercero en la Fila El Naranjal, en una zona de bosque maduro.

Se seleccionaron varias ramas, las cuales tuvieran al menos una flor abierta y un botón. Seguidamente se marcaron todas las flores, botones y frutos en esa rama y se realizaron observaciones consecutivas a través del tiempo. En La Cañaza se seleccionaron 3 plantas con un total de 19 ramas y 92 flores, Observadas en 6 fechas. En El Naranjal se marcaron 4 ramas de una sola planta con un total de 21 flores observadas en 7 ocasiones; y finalmente, en la Fila El Naranjal se observó una planta con 6 ramas y 28 flores en 5 días, para un total de 141 flores y 799 observaciones.

A cada rama se le tomó la altura a la cual se encontraba. A cada flor se le tomaron las siguientes medidas: 1- Estado de desarrollo de la flor: ésta se categorizó de la siguiente manera, BP= botón pequeño, BG= botón grande, FA= flor abierta, FC= flor cerrada (supuestamente ya polinizada), FP= Fruto pequeño, fruto en formación pero donde todavía permanecen restos del cáliz y FG= fruto en formación donde ya se cayeron todos los restos del cáliz. 2- Número de hormigas en los nectarios extraflorales. 3- Estado de la flor: Se evaluó con respecto al daño realizado por los robadores de néctar, en este caso las abejas *Trigona* las cuales hacen huecos en la parte inferior de la corola. Se evaluó si la flor había sido atacada (SI) o NO. 4- Se realizaron observaciones de cualquier visita o presencia de otros organismos como colibríes, abejas, etc . y se observó la parte de la flor que estaban visitando.

Para comparar la cantidad de hormigas por flor y la cantidad de flores con hormigas en cada sitio se realizaron pruebas de Chi cuadrado de Pearson y Análisis de Varianza para la comparación de promedios. Para evaluar el efecto de las diferentes variables estudiadas sobre la probabilidad de que una flor determinada llegue a convertirse en fruto, así como el efecto de estas variables en la probabilidad de que se encuentren hormigas en una flor, se realizaron regresiones logísticas múltiples ajustadas a la distribución de Bernoulli y utilizando la transformación Logit ( $\log(p/1-p)$ ), donde  $p$  = frecuencia del evento. La ecuación utilizada fue la siguiente:  $y = a + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3 + b_4x_4$ , donde  $y$  = logit de la probabilidad de que una flor se transforme en fruto o de que una flor presente hormigas en sus nectarios;  $a$  = promedio de las probabilidades,  $x_1$  = efecto del promedio por el coeficiente  $b_1$ ,  $x_2$  = efecto del promedio por el coeficiente  $b_2$  y así sucesivamente. Las variables ( $x_n$ ) son: altura a la cual se encontraba la rama, ataque de las trigonas robadoras de néctar, presencia de hormigas en los NEF y sitio en el cual se encontraba la flor.

## Resultados

Se encontró que las flores de *P. vitifolia* representan un recurso importante para muchos organismos que las visitan, algunos de los cuales se observaron extrayendo néctar y polen de las flores (Cuadro 1). Las abejas *Trigona silvestriana* y *T. fulviventris* se determinaron como los principales robadores de néctar perforando la base de la corola y causando gran daño físico a la flor. También se encontraron 2 géneros de hormigas asociados a los nectarios extraflorales de las pasifloras: *Solenopsis* y *Pheidole*. Dichas hormigas son a las que se hace referencia en el resto del trabajo al mencionar "hormigas". Las otras se consideraron forrajeadores casuales. Un 14.77 % de las veces que se observó una flor se presentaron hormigas y el promedio por flor fue de 9.52 (d.s.=8.56) individuos. La proporción de flores con y sin hormigas fue similar para todos los estados de desarrollo de las flores ( $\chi^2 = 6.34$ , g.l.5  $p=0.274$ ; Fig.1). El número promedio de hormigas por flor también permaneció constante en los diferentes estados de desarrollo ( $F=2.01$ , g.l. 6 y 379,  $p=0.064$ ; Fig2).

Al estudiar la probabilidad de encontrar hormigas en los NEF de una flor se observó que el sitio donde se encuentra la flor y la altura a la cual se encuentra tienen un efecto significativo en la probabilidad de encontrar hormigas en ella. Para el caso del sitio la Fila Naranjal el efecto fue positivo, lo que implica que tomando en cuenta todas las variables mencionadas, las flores que se encuentran allí tienen mayor probabilidad de tener hormigas en los NEF ( Cuadro 2, Fig. 3), además el promedio de hormigas por flor en La Fila fue mayor ( $F=72.6$ , g.l. 2 y 384,  $p<0.001$ ; Fig. 4). Al estudiar el efecto de la altura de la flor se encontró que existe una relación entre ésta y el número de hormigas (cuadro 2, Fig. 5). Al evaluar si el ataque por las trigonas tiene algún efecto en la presencia de hormigas en una flor sin considerar el efecto de las otras variables estudiadas, se encontró que tanto las flores atacadas como las no atacadas presentaron hormigas en una proporción similar ( $\chi^2 = 0.153$ , g.l. 1 y  $p=0.696$ , Fig. 6).

Con respecto al éxito reproductivo, cuantificado como número de flores que llegaron a ser fruto, se encontró que de las flores observadas desde que eran botones hasta que se hicieron en fruto o se cayeron, un 12% se transformó en fruto. No hubo diferencias entre sitios ( $G=3.698$ , g.l. 2,  $p=0.157$ ). Sin embargo se observó que en El Naranjal cero flores se convirtieron en fruto, mientras en la Cañaza y la Fila hubo 4 y 5 flores que se convirtieron en fruto en el período de observación.

Al cuantificar el efecto de los robadores de néctar (en este caso los huecos dejados por las trigonas), para las flores observadas desde botón hasta que se transformaron en flores o se cayeron, eliminando todas aquellas flores de las cuáles no se observaron todos los estadios de desarrollo (por ejemplo las que todavía eran un botón pequeño en la última fecha de información), no se encontró diferencia entre el porcentaje de flores atacado por las trigonas en cada sitio ( $\chi^2=0.649$ , g.l. 2,  $p=0.723$ ; Fig.7).

Al estudiar el conjunto de variables que pueden influenciar la probabilidad de que una flor llegue a transformarse en fruto, o por el contrario se caiga, se encontró que ninguno de los factores considerados en este estudio (altura, ataque de las trigonas, presencia de hormigas y sitio) tienen un efecto significativo (Cuadro 3).

## Discusión

Las flores de *P. vitifolia* representan un recurso atractivo, ya que además de su polen poseen néctar floral y extrafloral rico en amino ácidos (Smiley, 1983), esto explica la presencia de los organismos encontrados en las flores en el presente estudio (Cuadro 1). Los colibríes encontrados tienen acceso al néctar floral, ya que poseen un largo pico que les permite extraerlo. Lo mismo sucede con las mariposas, las cuales insertan su probosis en la flor (Endress 1994), sin embargo el néctar de las Pasifloras también fue aprovechado por abejas trigonas, las cuales perforan la base de la corola con su mandíbula (Inouye 1983).

Los nectarios extraflorales, representaron uno de los puntos de mayor atracción para los insectos principalmente hormigas de los géneros *Pheidole* y *Solenopsis*, que se caracterizan por forrajear en éstos (Hanson y Gauld 1995). *Crematogaster* y *Pseudomyrmex* también fueron reportados por de la Fuente y Marquis (1998), asociados a nectarios de una leguminosa (*Styphnodendron michrostachyum*). *Pheidole* y *Solenopsis* se consideran como géneros residentes (Dreisig 2000), los cuáles jugarían el papel de defensa contra herbívoros citado por Bentley (1977) mientras los otros son géneros ocasionales que visitan las flores de una manera aleatoria y menos frecuente. Según Janzen (en Bentley 1977) en Guanacaste algunas hormigas pseudomyrmecinas mueven sus nidos para estar más cerca de nectarios activos.

No se presentó diferencia entre el número de flores con hormigas asociadas a los nectarios según la edad de la flor (Fig. 1), lo que podría estar indicando que el néctar de los nectarios extraflorales se empieza a secretar desde que la flor es un botón. Esta inversión energética de la planta puede favorecer la hipótesis de que la presencia de hormigas aleja los herbívoros o en este caso “florívoros” (Bentley 1976) que podrían dañar el botón, ya que al secretar néctar temprano en el desarrollo de la flor atrae hormigas que la defiendan. Lo mismo se aplica al hecho de que no existió diferencia entre el número de hormigas por flor para las diferentes edades (Fig. 2). Esto también se puede deber a que los nectarios extraflorales, a diferencia de la flor, no presentan un patrón de secreción definido si no que se mantienen produciendo néctar de una manera constante durante el día y la noche (Bentley 1977) y probablemente durante el tiempo de maduración de la flor.

Según Inouye (1983) se han observado casos donde la presencia de hormigas en los nectarios ha evitado el ataque por parte de robadores de néctar; este factor junto con las condiciones del sitio y la altura a la cual se encuentra la rama podrían influenciar la probabilidad de encontrar o no hormigas en una flor determinada. Al observar los resultados (Cuadro 2, Fig. 3 y 4) se aprecia que existe un mayor porcentaje de flores con hormigas en la Fila Naranjal y más hormigas por flor que en los otros dos sitios. Este hecho se puede deber al estado sucesional del sitio (bosque maduro), aunque *Pheidole* y *Solenopsis* son hormigas comunes en muchos hábitats y no es probable que esto represente una restricción para su presencia (Hanson y Gauld 1995). Es más probable que esta mayor abundancia se deba a la existencia de colonias cercanas, lo cuál a su vez está influenciado por otros factores externos (Bentley 1977). Con respecto a la altura de la rama se encontró que las de mayor altura presentaron menos hormigas (Cuadro 2, Fig. 5), aunque debido a que estas ramas fueron escogidas arbitrariamente y conociendo la alta movilidad de las hormigas espacial y temporalmente (Marquis y Braker 1994) es probable que este resultado sea producto del poco tiempo de observación que comprendió el estudio. Además el rango de alturas estudiado no fue muy amplio (de 0 a 1.7 m), debido a las complicaciones de muestreo que esto representa. Otro factor que pudo haber influenciado es la alta variabilidad en el número de hormigas encontrado (Fig. 5) Al observar el efecto del ataque de las *Trigona* en la probabilidad de encontrar hormigas en los NEF tampoco se observó diferencia (Fig. 6) probablemente porque las observaciones deben realizarse a una escala más amplia, en más parches y en diferentes épocas del año. Además según Bentley (1977) para que se pueda apreciar el efecto defensor de las hormigas en una planta, el grado de impacto de los depredadores debe ser muy alto.

Se observó que el éxito reproductivo cuantificado como número de flores que se convirtieron en fruto durante el período de estudio fue de 12%, lo cuál concuerda bastante bien con el estudio realizado por Da Silva y otros (1999) con *Passiflora edulis* en el cuál obtuvieron 14% de fructificación. Ellos adjudican este bajo éxito a deficiencias en la polinización, ya que encontraron que ésta representa la principal razón de caída de flores para *P. edulis*. En el caso de *P. vitifolia* podría representar, entre otras, una causa de caída de flores aunque no se han hecho estudios al respecto. Tampoco se encontraron diferencias en la fructificación por sitio, aunque para poder hacer esta afirmación se deberían llevar a cabo estudios fenológicos de mayor duración donde se compare el éxito reproductivo durante al menos, un año (Smiley, 1983).

Se podría pensar que una de las razones para la baja fructificación observada es el daño mecánico en la flor resultado de los huecos en la corola dejados por las trigonas robadoras de néctar (Maloof y Inouye 2000), sin embargo al no encontrar diferencias en las proporciones de flores atacadas y no atacadas de cada sitio, no se pudo hacer una comparación de éxito y por ende no se logró probar dicha hipótesis (Fig. 7).

Ninguna de las variables medidas pudo explicar satisfactoriamente la probabilidad de éxito de una flor (Cuadro 3), probablemente por los innumerables factores que interactúan simultáneamente en el proceso de reproducción y que son difíciles de cuantificar en el campo, sin embargo se observa una tendencia a mayor éxito en la producción de fruto en los sitios donde hay menos robadores de néctar, y el efecto de la presencia de hormigas no parece influir en dicho sentido. Por otro lado los efectos de las variables estudiadas podrían ser significativos si se obtuviera un número mayor de muestras y principalmente durante un tiempo más prolongado.

## Agradecimientos

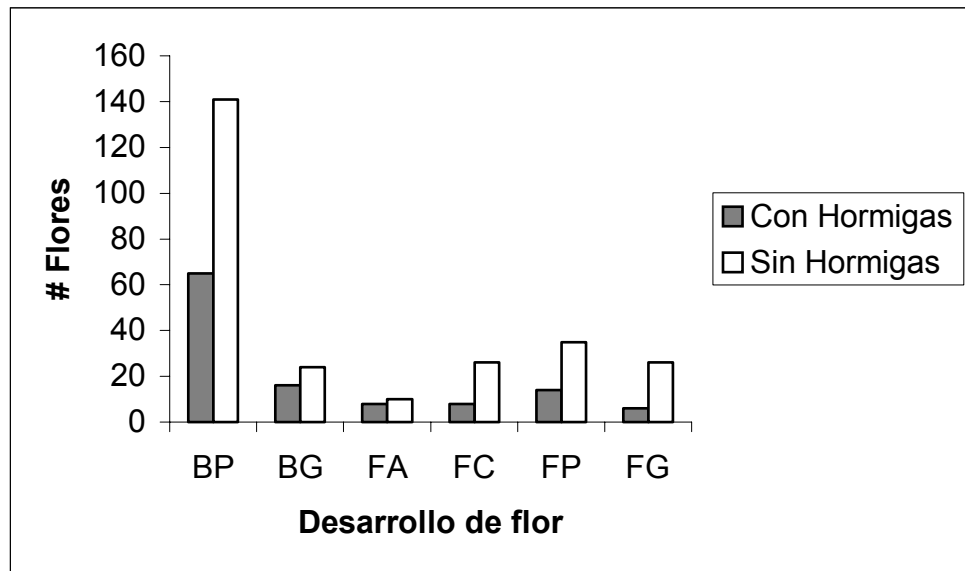
A Paul Hanson por la identificación de las hormigas, a Andrea Bernecker por su ayuda logística y a Jorge Lobo y Johel Chaves por todos sus comentarios y colaboración con la estadística.

## Bibliografía

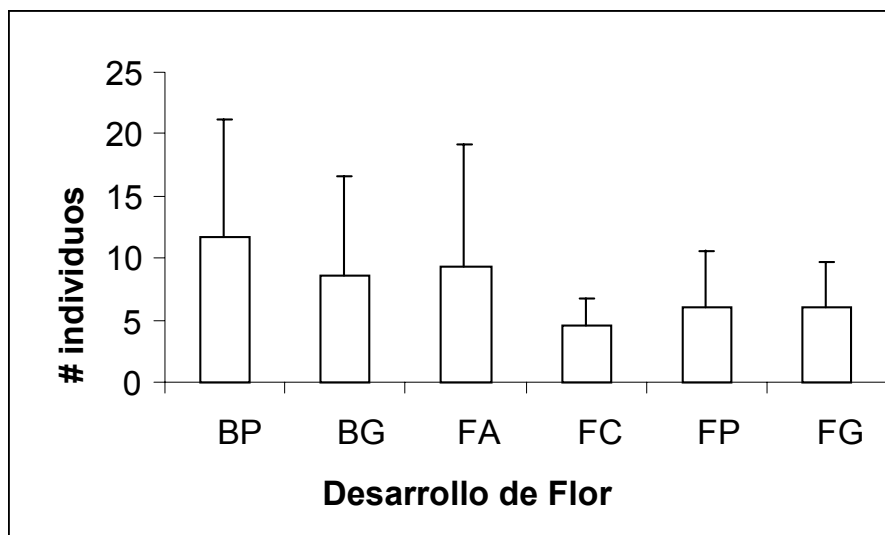
- Barth, F.,G. 1991. Insects and Flowers: The Biology of a Partnership. Princeton University Press. N.Y. 408p.
- Bentley, B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectarines and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*. 57 (4):815-820.
- Bentley, B.L.1977. Extrafloral nectarines and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-27
- Da Silva, M.M. , C. H. Bruckner, M. Picanco y A.J. Molina-Rugama. 1999. Número floral, clima, densidad poblacional de *Xylocopa* spp. (Hymenoptera: Anthophoridae) y polinización del maracuyá (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Rev. Biol. Trop.*, 47(4):711-718
- De la Fuente, M.A. y R. Marquis. 1998. The role of ant-tenden extrafloral nectarines in the protection and benefit of a neotropical rainforest tree. *Oecologia* 1934:1-9.
- Dreisig, H. 2000. Defense by exploitation in the Florida carpenter ant, *Camponotus floridianus*, at an extrafloral nectar resource. *Behavioral Ecology an Sociobiology* , 47 (4): 274-279.
- Endress, P.K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press. U.K. 511p.
- Hanson, P.E. y I. D. Gauld 1995. The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press. Oxford.
- Inouye, D.W. 1983 The Ecology of Nectar Robbing. En: The Biology of Nectarines. B. Bentley y T. Elias (Eds.) Columbia University Press. N.Y. 258p.
- Maloof, J.E. y D.W. Inouye 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*. 81(10):2651-2661.
- Marquis, R.J. y H.E. Braker. 1994. Plant –Herbivore Interactions: Diversity, Specificity, and Impact. P:261-281 En: La Selva, Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. L.A. Mc Dade, K. S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (Eds.) University of Chicago Press. E.U.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press, Oregon. 579p.
- Smiley, J. T. 1983. *Passiflora vitifolia* (Granadilla del monte, Passion flower).P:299. En: Costa Rican Natural History. D.H. Janzen (Ed.). University of Chicago Press. Chicago y Londres.

**Cuadro 1.** Visitadores de las *Passiflora vitifolia* observados. La recompensa obtenida es solo la observada en el campo. NEF=Nectarios extraflorales

Organismo	Recompensa obtenida	Parte de la flor donde se observó
AVES		
<i>Phaethornis superciliosus</i>	Néctar	Corola
<i>Phaethornis longuemareus</i>	Néctar	Corola
<i>Threnetes ruckeri</i>		Volando sobre la flor
<i>Amazilia decora</i>		Volando sobre la flor
HYMENOPTEROS		
<i>Trigona silvestriana</i> ( <i>Meliponinae</i> )	Néctar / Polen	Corola /anteras /estigma
<i>Trigona fulviventris</i> ( <i>Meliponinae</i> )	Néctar / Polen	Corola /anteras /estigma
<i>Atta colombica</i> ( <i>Myrmecinae</i> )	Néctar extrafloral	Corola / NEF
<i>Solenopsis</i> sp. ( <i>Myrmecinae</i> )	Néctar extrafloral	NEF
<i>Pheidole</i> sp.	Néctar extrafloral	NEF
<i>Hypoponera</i> sp.( <i>Ponerinae</i> )		Corola / Pecíolo
<i>Crematogaster</i> sp.( <i>Myrmecinae</i> )		Corola / Pecíolo
<i>Pseudomyrmex</i> sp. ( <i>Pseudomyrmecinae</i> )		Corola / Pecíolo
<i>Componotus</i> sp. ( <i>Formicinae</i> )		Pecíolo
<i>Dolichoderus</i> sp. ( <i>Dolichoderinae</i> )		Corola / Pecíolo
OTROS		
Ninfa de Blattodea		Dentro de la flor
Ninfa de Fulgoroidea (Homoptera)		Posada sobre pétalos
Diptera		Posado en pétalos
Lepidoptera	Néctar	Posado en pétalos



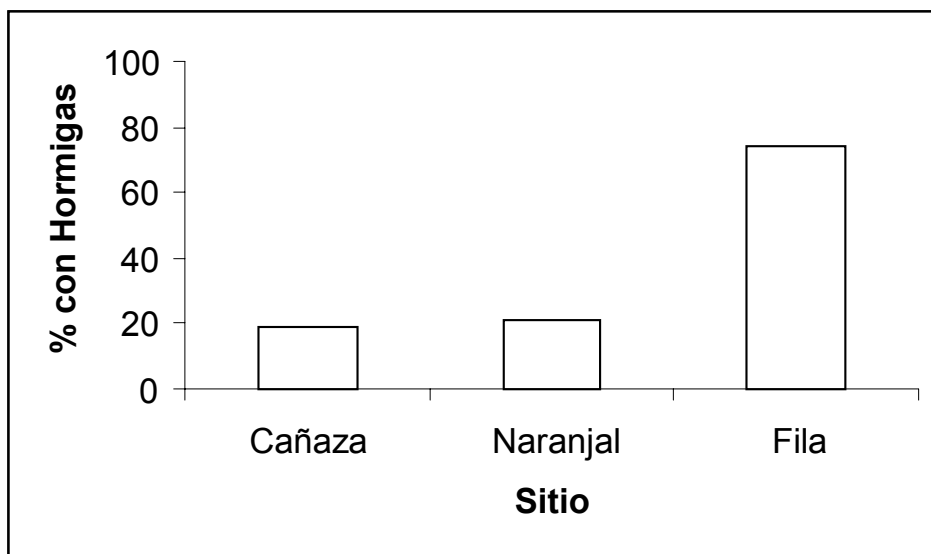
**Fig. 1.** Flores que presentaron hormigas según su estado de desarrollo. Ver códigos en Materiales y Método



**Fig. 2.** Promedio y su desviación estándar del número de hormigas por flor, según el tamaño de la flor, para las flores con hormigas observadas. Ver códigos en Métodos.

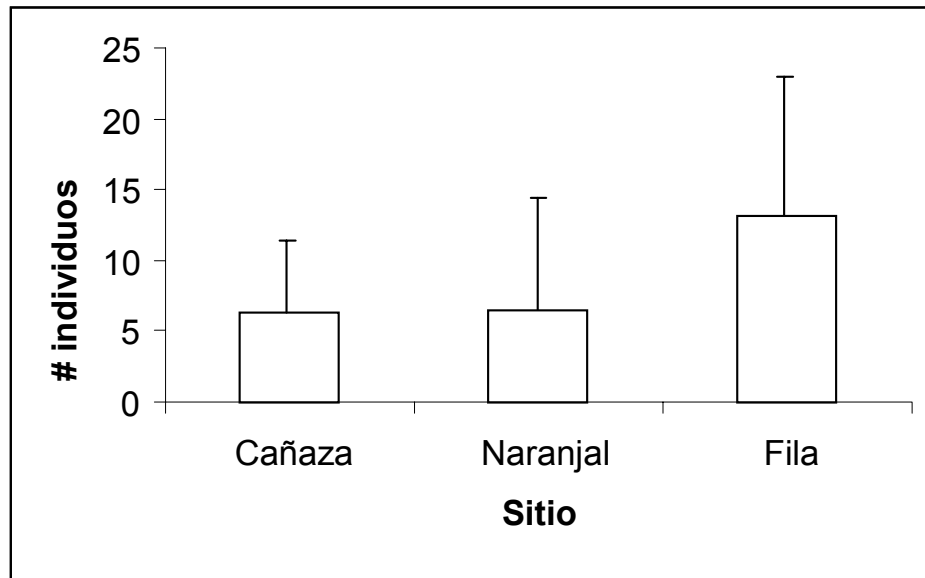
**Cuadro 2.** Efecto de las variables: Ataque de las *Trigona*, Sitio en el cual se encontraban las flores y Altura de la rama, en la presencia de hormigas en los nectarios extraflorales de las pasifloras. Regresión logística múltiple según la fórmula explicada en la metodología. Se Presentan los coeficientes de la ecuación (x), los valores de la prueba T y se señalan con asterisco las probabilidades significativas (\*) y con "ns" las no significativas.

	Coeficiente que mide el efecto (x)	Valor de la prueba T	Significancia
Logit promedio	-1.623	-2.83	-
Efecto del ataque de las trigonas	-0.284	-0.5	ns
Efecto de que la flor estuviera en la Fila Naranjal	4.13	3.63	<0.001*
Efecto de que la flor estuviera en el sitio Naranjal	1.137	1.69	ns
Efecto de la altura de la rama	1.249	2.64	0.008*

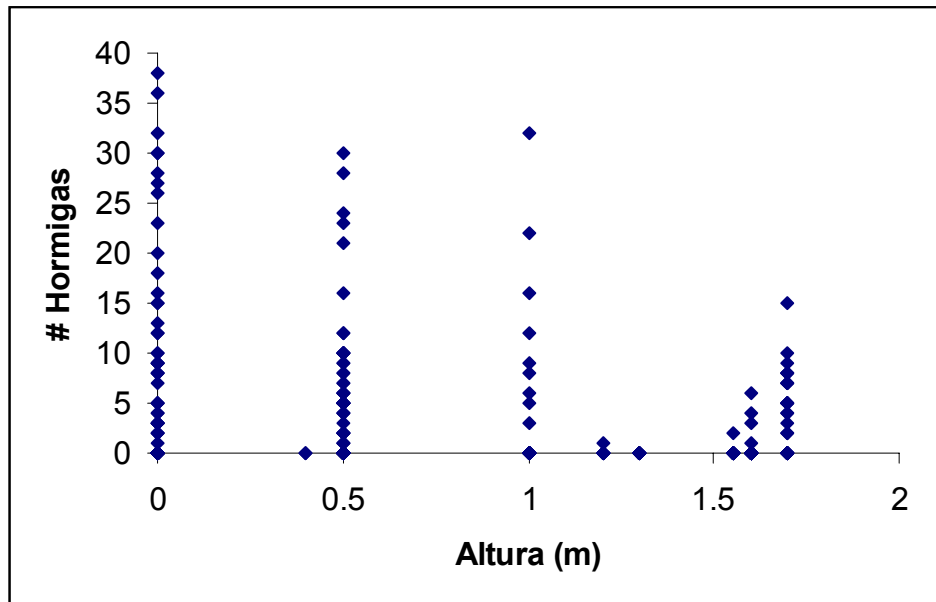


**Fig. 3.** Porcentaje de las flores observadas que presentaron Hormigas según el sitio.

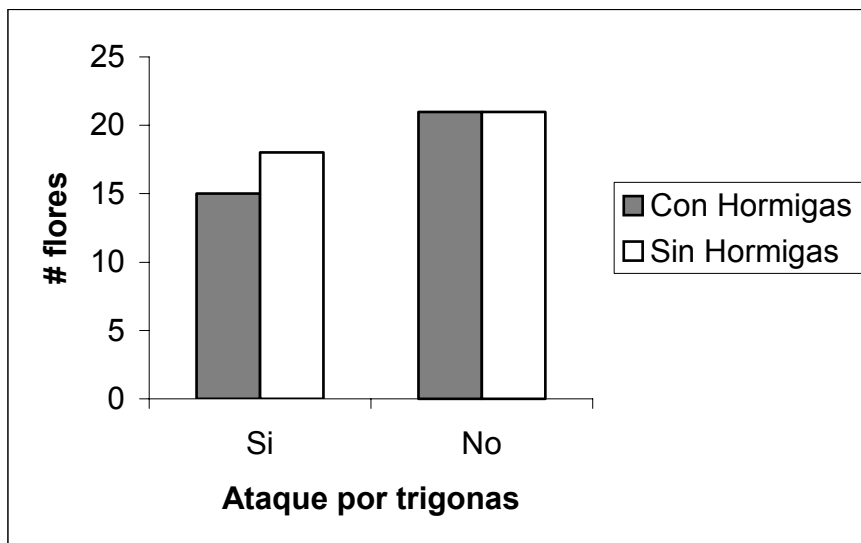




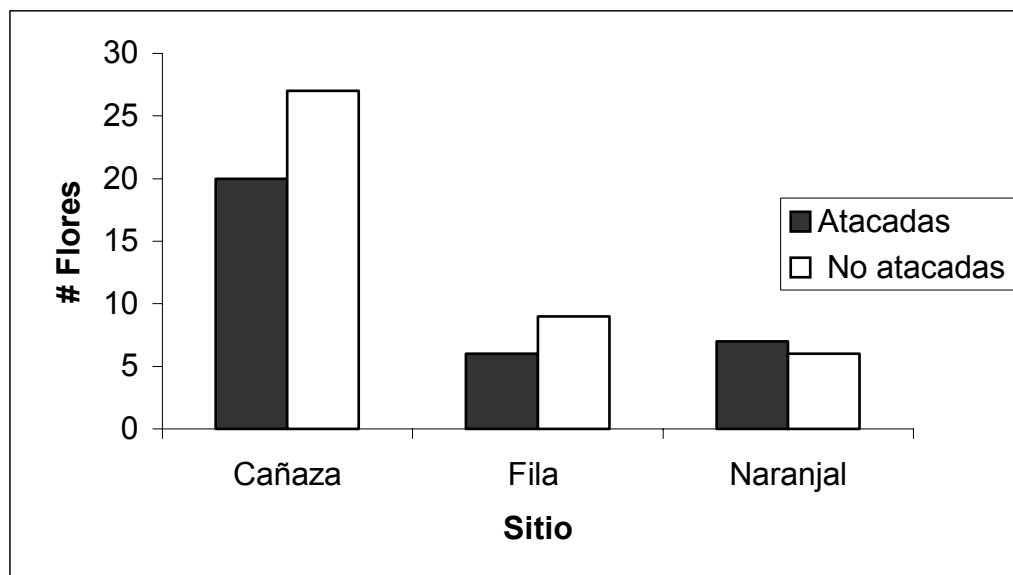
**Fig. 4.** Promedio y su desviación estándar de hormigas por flor, para las flores con hormigas observadas en cada sitio.



**Fig.5.** Número de hormigas por flor según la altura de la rama.



**Fig. 6.** Ataque de las trignonas a las flores según su presencia/ ausencia de hormigas.



**Fig. 7.** Efecto de las *Trigona* robadoras de néctar según número de flores atacadas en cada sitio estudiado.

**Cuadro 3.** Efecto de las diferentes variables estudiadas en la probabilidad de que un botón de *Passiflora vitifolia* llegue o no a convertirse en fruto. Se presentan los coeficientes de la ecuación de una regresión logística múltiple y sus pruebas T, las probabilidades significativas se señalan con asterisco (\*) y las que no lo son como "ns" o no significativas. NEF= nectarios extraflorales

	Coeficiente que mide el efecto (x)	Valor de la prueba T	Probabilidad
Logit promedio	-2.195	-3.01	-
Efecto de la altura de la rama	-0.248	-0.37	ns
Efecto del ataque de las trigonas	0.05	0.07	ns
Efecto de la presencia de pocas hormigas en los NEF	1.40	1.39	ns
Efecto de la presencia de muchas hormigas en los NEF	1.56	1.31	ns
Efecto de que la flor estuviera en la Fila Naranjal	-1.09	-0.91	ns
Efecto de que la flor estuviera en el Naranjal	-8.1	-0.43	ns



## **Colonización de arañas y su relación con la demanda de recursos para construir su tela en dos condiciones de sotobosque**

**Katya Barrantes Salas**

Los arácnidos constituyen; desde el punto de vista humano la clase de quelicerados más grande e importante, en la que se encuentran incluidas las arañas. El orden Araneae es el mayor orden de esta clase; existen aproximadamente 32000 especies descritas. Se ha calculado que un acre de pastizal en condiciones naturales contiene 2265000 arañas (Barnes y Rupert 1996).

Las arañas conquistan todos los nichos ecológicos en la tierra. Usualmente las arañas viajan cortas distancias; depende de las condiciones ambientales, no sólo para el viaje sino también para invadir nuevos hábitats (Krebs 1985). Un ejemplo de la colonización de las arañas fue en una emergente isla cercana al Volcán Krakatoa para demostrar que también recorren grandes distancias. El hecho de su amplia distribución y que encuentren un hábitat disponible depende de su dispersión aérea (Foelix 1982), sin embargo, Krebs (1985) explica que la distribución de la especie no limita la colonización, pues cuando se encuentran lugares vacíos con posibilidades de ser explotados se llenan rápidamente.

Las arañas como la mayoría de los arácnidos, son depredadores que se alimentan principalmente de insectos. Según Barnes y Rupert (1996) la telaraña completa, o al menos la espiral adhesiva, normalmente es remplazada todos los días, pues la seda fresca pierde su adherencia en pocos días. La seda vieja es a menudo comida por la propia araña. Para Foelix (1982) las arañas son particularmente abundantes en áreas ricas en vegetación, sin embargo podemos encontrarlas en ambientes áridos; cuelgan sus telas en los matorrales, y su forma permite la eficiencia para la captura de presas.

La mayoría de las familias de arañas viven en ambientes definidos. Foelix (1982) describe que la distribución es limitada por factores físicos; como luz, humedad y temperatura; además de factores biológicos, como la oferta y demanda de alimento, vegetación, competidores y depredadores. Además de la oferta de recursos en la construcción de la tela (Eberhard com. pers.). Entonces esta distribución es determinada principalmente por las características microclimáticas, sitios de refugio y la distribución de las presas.

Este trabajo pretende definir la capacidad de colonización (medida en tiempo para colonizar nuevos hábitats) de las diferentes familias de arañas tejedoras, según la oferta de sitios para la construcción de su tela en sitios similares características microclimáticas.

### **Métodos**

Durante el mes de enero del 2001, se realizaron cuatro períodos de muestreo de dos a tres días en la fila del naranjal, Refugio de Vida Silvestre Golfito, para determinar la colonización de las telas construidas por las familias de arañas tejedoras. Se evaluaron dos sitios; uno dentro y otro en el borde del bosque. Ambos se mantenían sombreados durante todo el día.

En cada sitio se trazaron cuatro cuadrículas de 1 m<sup>2</sup>. Se evaluó la oferta de recurso utilizando tres tratamientos, que fueron: sin modificación, con menor y mayor oferta de recurso con respecto al primer día. La colonización se midió en el segundo y tercer día de cada período. El primer día de cada período se contabilizaban las arañas de cada cuadrícula y se removían tanto la araña como la tela. Los días sucesivos se contaban sin removerlas para observar su colonización. El primer período fue de tres días y se observó la colonización de las arañas con cuadrículas sin modificación. En el segundo período se removió recurso en todas las cuadrículas de borde y sólo en dos de dentro del bosque. Este período fue de tres días dentro del bosque y de dos días en el borde, se removió toda la hojarasca, ramas y plántulas para las cuatro cuadrículas en el borde y con menos hojarasca en la cuadrícula 1 y menos ramas y plántulas, en la cuadrícula 2, dentro del bosque. En el tercer período se realizó solamente para dentro del bosque, este fue de dos días y consintió en la adición de plántulas y ramas para la cuadrícula 3 y hojarasca para la cuadrícula 4.

La localización de las telas se hizo con rociadores de agua que formaban un rocío muy fino para observar todas las telas de la cuadrícula.

Para el análisis estadístico, se realizaron pruebas de X<sup>2</sup>, comparando la cantidad de arañas a través de los días para cada período y tratamiento, para las Familias con un número de individuos mayor a 30; Theridiosomatidae, Anapidae, Araneidae, Theridiidae.

## Resultados

En total se observaron 22 tipos de arañas (Cuadro 1) siendo borde sin modificar el que más tuvo, excepto para la Familia Theridiosomatidae. En cuanto al número de familias, se observa que el mayor número de familias (22) se localizó en el borde, comparado con dentro del bosque donde se encontraron 18 (sin tomar en cuenta los tratamientos) si tomamos en cuenta los tratamientos observamos un mayor número de familias en el borde con menos recurso (12) seguido por borde sin modificar (10), comparado con dentro del bosque donde se encontró un número de familias más constante; 6 cuando no se modificó, 7 con menos recurso y 5 con más recurso.

Para la Familia Theridiosomatidae; en el borde, y sin modificación durante los tres días el número de individuos en cada cuadrícula fue muy variado (figura 1) con una mayor cantidad en los primeros días de cada tratamiento. En cuanto a los días siguientes se observa que cuando no se modificó, el número de individuos bajó en el segundo y tercer día; cuando se eliminó recurso bajó el segundo día y aumentó el tercero y al agregar recurso el número de individuos comenzó a aumentar (Cuadro2). Las diferencias entre los días pudo haberse dado por la cuadrícula dos del primer día que tenía mayor cantidad de individuos ( $X^2 = 20.259$ ;  $gl = 6$ ;  $p = 0.002$ ).

Para la Familia Anapidae (Figura 2) se observa que no hay diferencias entre cuadrículas, ni entre días (Cuadro 2) pues el número de individuos por tratamiento no superó los 10, sin embargo se observa que en el día 2 del borde y sin modificación el número de individuos fue mayor que el día 1 y 3 ( Cuadro2 ) en los demás tratamientos siguen siendo el día 1 el que posee la mayor cantidad de individuos, para dentro se observa una disminución el segundo día. Se observa también que con menos recurso en el borde hubo un aumento de individuos del segundo al tercer día, algo que no se observó dentro pues el tercer día no se encontraron individuos de esa familia; lo mismo cuando se agregó recurso, sólo se encontró individuos el primer día (Figura 2).

En cuanto ala Familia Araneidae se observa que no hay diferencias en cuanto a los días (Cuadro2) pues el número de individuos también fue muy bajo, pero se observa un número constante de individuos en el borde y sin modificación, algo que no se observa dentro pues ahí más bien disminuyó, en el borde con menos recurso se observa también un aumento del segundo al tercer día, dentro con menos recurso no se encontraron individuos el primer día y con más sólo el segundo día (Figura 3). Únicamente en el borde y sin modificación se observó una diferencia entre las cuadrículas; ( $X^2 = 14.114$ ;  $gl = 6$ ;  $p = 0.028$ ). Por último en la Familia Theridiidae; se puede notar que al igual que Anapidae en el borde y sin modificación y con menos recurso el segundo día se obtuvo mayor número de individuos que el 1 y al 3; dentro se observó el mismo comportamiento de disminución para sin modificación, sin embargo para menos recurso sólo se obtuvieron individuos el primer día; cuando se agregó recurso el número de individuos el segundo y tercer día fue el mismo (Figura 1). No se observa ninguna diferencia significativa para esta familia aunque dentro y sin modificación se puede observar una tendencia (Cuadro 2).

## Discusión

El hecho de encontrar diferencias entre el borde y dentro del bosque, puede deberse a que se ha comprobado que para las arañas en general, las diferencias arquitectónicas del microhábitat son los factores que determinan en gran parte la diversidad y la distribución de las especies de arañas en un sitio determinado (Hatley y MacMahon 1980, Uetz 1975) la dispersión de las arañas ocurre por viento así que su colonización esta influenciada no solo por el azar sino también por la cantidad de presas y depredadores (Foelix 1980) que en este caso pudo haberse dado en ambos sitios.

Como se observa en la Familia Theridiosomatidae, cuando no se modificó el recurso; tanto dentro como fuera del bosque, la población comenzó a fluctuar, esta empezó a disminuir, esto según la teoría clásica de sucesión (Krebs 1985) que explica que las especies se sustituyen unas a otras. Cuando se eliminó el recurso, la población más bien comenzó a aumentar, esto se ha observado en plantas y animales Pioneros, que modifican el ambiente, de tal suerte que favorecen a un nuevo conjunto de especies, y esto se repite constantemente hasta alcanzar el clímax (Krebs 1985) esto explica la dispersión de las arañas en general, a pesar de que estas son en su mayoría movidas por el viento, como se ha visto por ejemplo en otras Familias como Pholcidae, estudiadas por Eberhard (1992). El hecho de observar más individuos el día 2 que el 1, al agregar más recurso, únicamente para la que puede ser porque encontraron más lugares potenciales donde hacer su tela, sin embargo esto se observó sólo en la Familia Theridiosomatidae, talvez porque como menciona Foelix (1980) el hábitat de las arañas esta limitado por las condiciones ambientales y que cada Familia necesita características especiales en su microhábitat, como por ejemplo un sustrato adecuado para construir cada tipo de tela. Theridiosomatidae tiene en todo momento dominancia sobre las otras Familias, cuando se elimina mantillo, y aún cuando se eliminan la

mayoría de las plántulas, a pesar que la oferta de plántulas y troncos es propicia para esta Familia, que se caracteriza por hacer sus telas arriba del suelo, en la vegetación (Eberhard, com. pers).

Para la Familia Anapidae, se observó una cantidad pequeña de individuos, Foelix (1982) explica que las arañas no sólo requieren de microclimas y hábitat específicos sino deben encontrar lugares convenientes para su establecimiento. Esta Familia es caracterizada por Eberhard, (com. pers) como una araña típica de Hojarasca, de hecho se encontró cuando se eliminaron las plántulas y a pesar de eso se encontró cuando no había hojarasca, pues los individuos construyeron la tela sobre la tierra. Cuando no se modificó el recurso la cantidad de individuos más bien aumentó, talvez porque esta familia tiene una gran capacidad de dispersión, característica de especies pioneras (Krebs 1985) el hecho de no encontrar individuos el segundo día, cuando se agregó recurso dentro del bosque puede ser porque no ha podido dispersarse a ella (Odum 1972).

En cuanto al análisis de la Familia Araneidae se encontró que cuando no se modificó el recurso en el borde se mantuvo constante el número de individuos el segundo y tercer día, pero dentro disminuyó, esto como parte de la fluctuación de la población mencionada anteriormente, dentro del bosque al eliminar y agregar recurso no se encontraron individuos el segundo y tercer día pudo deberse al azar, pues la Familia puede encontrarse en cualquiera de los tres tratamientos, aún más cuando la cuadrícula no se modificó, pues son típicos de plantas, pero se pueden encontrar en hojarasca (Eberhard, com. pers) pero pueda ser que un cambio en el hábitat, lleve a dificultades para la colonización por parte de los organismos (Odum 1972).

La Familia Teridiidae se comportó de una manera similar a Anapidae, pues se puede observar también un aumento de individuos en el día 2 del borde, sólo que la ausencia fue en este caso de los días 2 y 3 de dentro del bosque con menos recurso tal vez no sólo por que la muestra fue muy pequeña sino porque podíamos encontrarlos en cualquier sitio y porque según Krebs (1985) cuando se modifica el hábitat de alguna especie, muchas no se pueden adaptar rápidamente.

En cuanto a la colonización por parte de todas las Familias encontradas se puede decir que la oferta de recursos puede influenciar que existan más individuos de una familia que de otra. El espacio potencial y la cantidad de presas disponibles son factores que limitarían de acuerdo a las necesidades de cada población. La competencia afecta el número de tejedoras, aunque por poco tiempo en un sitio dado (Toft 1983). Esto quizá sea la razón por lo cual la Familia Theridiosomatidae tenga esta dominancia y por lo que Familias como Hahniidae, Mysmenidae, Pholcidae y Uloboridae, se encontraron en mucho menor cantidad.

### Agradecimientos

A William G. Eberhard, por la ayuda en la identificación de las familias de arañas y por su contribución en la elaboración de este reporte y a Daniel Briceño, por su ayuda en la recolección de la información de la literatura utilizada.

### Bibliografía

- Barnes R. D. y Rupert, E. E. 1996. Biología de los Invertebrados Editorial Mc Graw-Hill Interamericana. Edición. México .D. F. 1114p.
- Eberhard, W.G. 1992. Notes on the ecology and behaviour of *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). Bull. Br. Arachnol. Soc. 9 (2):38-42.
- Foelix, R.F. 1982. Biology of Spiders. Harvard University Press. 306p
- Hatley, C.L., y J.A. Macmahon. 1980. Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture. Environ. Entom. 9:632-639.
- Krebs. CH. J. 1985. Ecología. Estudio de la distribución y abundancia. Harla, S.A. México. 753p.
- Odum. E. P. 1972. Ecología. Nueva editorial interamericana. México. 638 p.
- Toft, S. 1983. Competition of Pholcidae. En Eberhard, W.G; Lubin, Y. ; Robinson, B. Proceedings of the Ninth International Congress of Arachnology, Panama. Smithsonian Tropical Research Institute:329.
- Uetz, G.W. 1975. Temporal and spatial variation in species diversity of wandering spiders (Araneae) in deciduous forest litter. Environ. Entom. 4:719-724.

Cuadro1. Número total de individuos encontrados de cada Familia por sitio y tratamientos

Familia	Sitio- recurso					Total
	Borde- sin modificar	Borde –menos recurso	Dentro-sin modificar	Dentro-menos recurso	Dentro-más recurso	
Anapidae	16	20	13	5	1	55
Araneidae	19	24	6	2	1	52
Desconocida 1	6	1	0	0	0	7
Desconocida 2	1	0	0	0	0	1
Desconocida 3	3	0	0	0	0	3
Desconocida 4	1	0	0	0	0	1
Desconocida 5	0	1	0	0	0	1
Desconocida 6	0	2	0	0	0	2
Desconocida 7	0	1	0	0	0	1
Hahniidae	0	4	1	0	1	6
Linyphiidae	6	1	6	9	0	22
Mysmenidae	0	1	0	0	0	1
Pholcidae	7	0	0	1	0	8
Theridiidae	16	8	7	1	2	34
Theridiosoma	80	74	119	43	21	337
Uloboridae	0	1	0	0	0	1
Total	155	138	152	61	26	532

Cuadro2. Chi- cuadrado de las cuatro Familias analizadas comparando la cantidad de individuos por día, según cada tratamiento.

TRATAMIENTO	Theridiosomatidae			Anapidae			Araneidae			Theridiidae		
	Gl	X <sup>2</sup>	p	gl	X <sup>2</sup>	p	gl	X <sup>2</sup>	p	gl	X <sup>2</sup>	p
Borde Sin Modific.	2	11.725	0.003	2	3.875	0.144	2	0.421	0.810	2	3.500	0.174
Borde Menos	3	9.805	0.133	2	1.900	0.387	2	1	0.607	2	0.250	0.882
Dentro Sin Modific.	3	14.115	0.003	1	0.692	0.405	1	2.667	0.102	1	3.571	0.059
Dentro Menos	2	25.721	0	1	1.800	0.180	NC	-	-	NC	-	-
Dentro Más	1	0.531	0.466	NC	-	-	NC	-	-	1	0	1



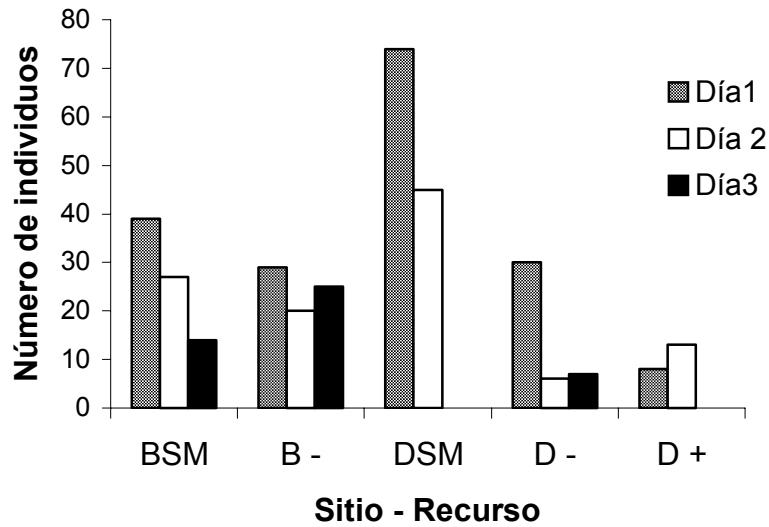


Figura 1. Número de individuos para cada sitio y recurso durante los días de muestreo, para la Familia Theridiosomatidae BMS: Borde sin modificación; B - :Borde menos; DMS :Dentro sin modificación; D - :Dentro menos; D + :Dentro más

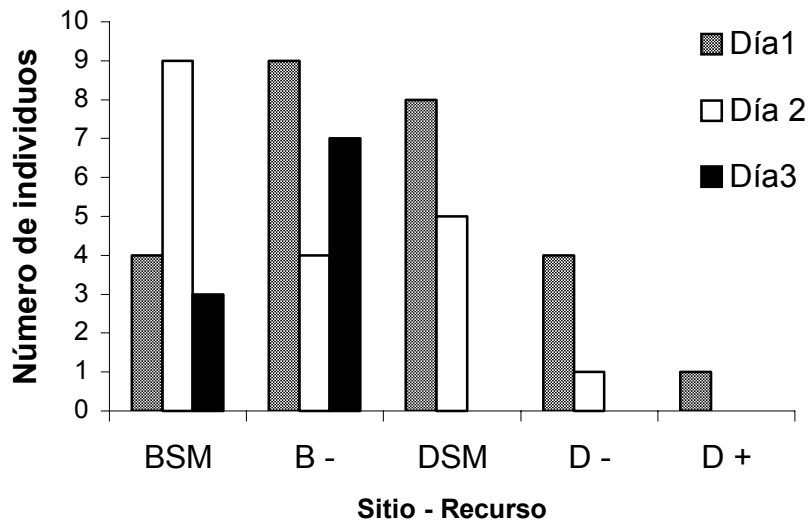


Figura 2. Número de individuos para cada sitio y recurso durante los días de muestreo, para la Familia Anapidae. BMS: Borde sin modificación; B - :Borde menos; DMS :Dentro sin modificación; D - :Dentro menos; D + :Dentro más.

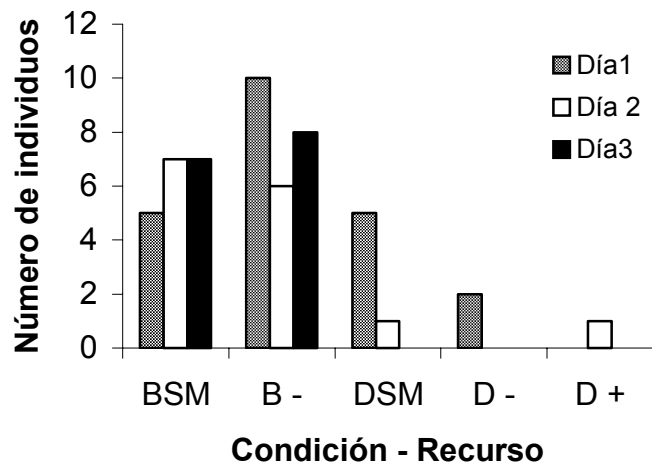


Figura 3. Número de individuos para cada condición y recurso durante los días de muestreo, para la Familia Araneidae. BMS: Borde sin modificación; B - :Borde menos; DMS :Dentro sin modificación; D - :Dentro menos; D + :Dentro más

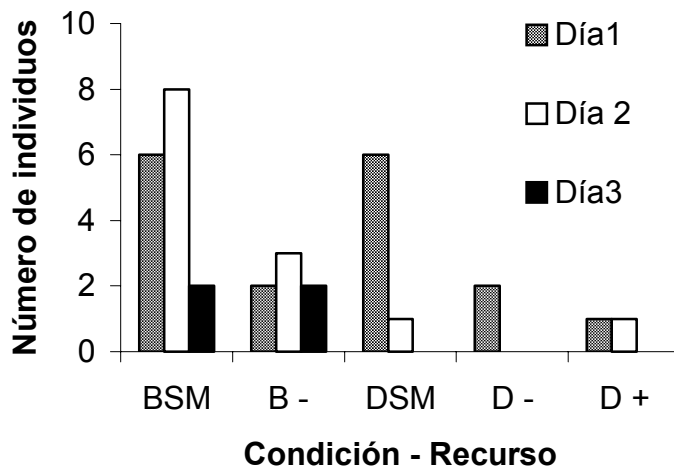


Figura 4. Número de individuos para cada condición y recurso durante los días de muestreo, para la Familia Theridiidae. BMS: Borde sin modificación; B - :Borde menos; DMS :Dentro sin modificación; D - :Dentro menos; D + :Dentro más

## Comportamiento de forrajeo y uso de microhábitat de Parúlidos migratorios y residentes en un Manglar

Esteban Bermúdez Rodríguez

Muchos estudios han demostrado que existen diferencias entre aves con hábitos alimenticios similares en cuanto al comportamiento de forrajeo, y que esto influye en las relaciones de hábitat entre algunas especies (Airola y Barrett 1985, Hutto 1981). También se ha analizado más cuidadosamente la importancia de limitaciones en el comportamiento para explicar alternativamente patrones ecológicos tradicionalmente basados en la competencia interespecífica (Emlen 1981).

Muchos autores han estudiado las relaciones entre los miembros de la familia Parulidae migratorias y residentes en el Neotrópico, aves de morfología y hábitos alimenticios similares (insectívoros). Sin embargo la mayoría de estos estudios se han basado en distribución y abundancia (Russell 1980), relaciones espaciales (Keast 1980) y cambios en las poblaciones (Mabey y Morton 1992), sin incluir datos sobre comportamiento de forrajeo, que es una parte integral en la biología de cualquier especie, ya que se relaciona con morfología, selección de hábitat y sistemas sociales (Remsen y Robinson 1990).

En los manglares del Pacífico costarricense se encuentra una subespecie de parúlido residente restringida a este hábitat: *Dendroica petechia erithacorides* (Stiles y Skutch 1995). Varias de las especies de parúlidos migratorios utilizan los manglares durante su permanencia en el Neotrópico (Therborgh 1980), siendo las más comunes *Seiurus noveboracensis*, *Protonotaria citrea*, *Dendroica petechia* (subespecies migratorias) y *Vermivora peregrina* (obs. pers).

Barrantes (1998) observó que la llegada de las especies migratorias en manglares, incrementa el número de interacciones agresivas en *D. p. erithacorides*, principalmente contra las subespecies migratorias de *D. petechia*, sugiriendo la ocurrencia de interferencia competitiva.

Para que dos especies que pertenecen al mismo gremio alimentario puedan coexistir en un mismo hábitat, debe existir una repartición del recurso (Begon et al. 1990).

Si existe traslape en cuanto al comportamiento de forrajeo, se espera que exista una divergencia en cuanto al uso del microhábitat como sitio de forrajeo, es decir la distribución de los organismos en el estrato vertical y horizontal. Si existe traslape tanto en comportamiento como sitio de forrajeo, trataré de explicar las divergencias en función de la selección de presas relacionada con los caracteres morfológicos.

Los objetivos de este trabajo son los siguientes: **a)** Determinar el grado de traslape en el comportamiento de forrajeo entre las especies migratorias y residente de la familia Parulidae en el Manglar de Golfito. **b)** Determinar el grado de traslape en el uso de microhábitat como sitio de forrajeo entre las especies residentes y migratorias de Parulidae presentes en el área de estudio. **c)** Analizar las características morfológicas de estas especies, para relacionarlas con el grado de traslape encontrado.

### Métodos

El trabajo se realizó entre el 14 y 31 de enero del 2001, en el Manglar del Depósito, Golfito, Puntarenas. La toma de datos se llevó a cabo en la parte baja del manglar, dominada por *Avicennia germinans* y *A. bicolor* y en menor grado *Laguncularia racemosa* y *Pelliciera rhizophorae* y en la parte alta del manglar, dominada por *Rhizophora mangle*.

Para la toma de datos se hicieron censos de 06:30 a 09:30 y de 14:30 a 17:30. En los censos se observó la frecuencia con que cada especie utilizó las siguientes técnicas de forrajeo, basadas en la clasificación expuesta por Remsen y Robinson (1990): a) Espigueo, consiste en recoger presas de la superficie de un sustrato cercano, sin involucrar movimientos acrobáticos. b) Sondeo, insertar el pico en aberturas del sustrato y hojas enrolladas para capturar presas ocultas. c) Persecución: volar desde una percha para atrapar una presa que va cayendo del sustrato o escapa volando. d) Vuelo directo: consiste en volar de una percha a la otra para capturar una presa sin ninguna maniobra adicional. e) Vuelo cernido, consiste en revolotear en un mismo punto para capturar una presa en el aire o en el sustrato.

Para estimar el uso de microhábitat vertical y horizontal se observó en qué estrato de la vegetación se encontraba el ave forrajeando, según la siguiente división: suelo, bajo interior o exterior, medio interior o exterior y dosel interior o exterior.

Para la toma de datos sobre morfología se colocaron redes de niebla en varios puntos del manglar. Se utilizaron dos redes de 12 m de largo y una de 20 m, se abrieron en la mañana de 06:30 a 10:30 o en la tarde de

14:30 a 17:30, dependiendo del horario de las mareas. A las aves capturadas se les midió la longitud del ala y la longitud de la cola con una regla (incertidumbre  $\pm 0.25$  mm). Además, se midió con un calibrador (Vernier, incertidumbre  $\pm 0.05$  mm) la longitud del tarso, la apertura de pata, ancho de la comisura, largo, alto y ancho del pico a la altura de las narinas. Se tomaron datos morfológicos de las aves en la colección del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica para las especies que no fueron capturadas y para aumentar el número de réplicas de las que se capturaron.

Para ver las similitudes en cuanto a comportamiento de forrajeo y uso del microhábitat entre las especies se utilizó el Índice de Morisita, luego se agruparon las especies mediante un análisis de conglomerados utilizando distancia euclidiana con el método de unión simple. Para determinar si existen diferencias en cuanto a las variables morfológicas se utilizó un Análisis de Varianza (ANDEVA) para cada una de las variables, con pruebas posteriores de Tukey.

Para ver las semejanzas en cuanto a morfología, se agruparon las especies en un análisis de conglomerados utilizando los promedios de las variables morfológicas, estos datos se estandarizaron previamente restándoles el promedio y dividiéndolos entre la desviación estándar, las especies se agruparon utilizando distancia euclidiana y método de unión simple.

## Resultados

Cada una de las especies mostró alguna preferencia por cierto tipo de técnica de forrajeo o bien de microhábitat. *D. p. erithacorides* utilizó más el espigueo en un amplio ámbito de microhábitats, *P. citrea* utilizó en su mayoría sondeo en estratos bajos y medios, *V. peregrina* utilizó tanto sondeo como espigueo en estratos medios y altos, *S. noveboracensis* utilizó exclusivamente espigueo en los estratos más bajos y *D. petechia* utilizó tanto vuelo cernido como espigueo en los estratos más altos (cuadro 1).

Se encontró un traslape muy alto entre algunas especies en cuanto al comportamiento de forrajeo, por ejemplo, *D. p. erithacorides* tiene un 71.08% de traslape con *V. peregrina*, un 89.05% con *S. noveboracensis* y un 73.68% con *D. petechia*; además, *P. citrea* presenta un 91.57% de traslape con *V. peregrina*. Otras especies presentan valores de traslape intermedios, como es el caso de *S. noveboracensis*, que presenta un traslape de 60.71% con *V. peregrina* y de 56.76% con *D. petechia* (Fig. 1).

En cuanto al uso del microhábitat, algunas especies muestran un alto grado de traslape. En este caso, *D. p. erithacorides* presenta un traslape de 86.25% con *V. peregrina* y un 92.15% con *D. petechia*. Por otro lado, *V. peregrina* presenta un traslape de 96.07% con *D. petechia*. También se puede apreciar un grado de traslape intermedio de 60.78% entre *V. peregrina* y *P. citrea* (Fig. 2).

Con respecto al promedio de las variables morfológicas se notan dos grupos de similitud, primero *S. noveboracensis* se une bastante con *P. citrea*, luego aparecen con un alto grado de similitud *D. petechia* con *V. peregrina* y con *D. p. erithacorides* (Fig. 3).

En cuanto al análisis de las características morfológicas, para largo de pico se encontraron diferencias significativas entre varias especies ( $F=82.780$ ,  $g.l.=4/32$ ,  $p=0.000$ ), pero de acuerdo a la prueba posterior de Tukey estas diferencias no fueron significativas para *V. peregrina* con *D. p. erithacorides* ni con *D. petechia* (Fig.4a).

Para ancho de pico se encontraron diferencias significativas ( $F=14.372$ ,  $g.l.=4/32$ ,  $p=0.000$ ), pero según la prueba posterior de Tukey no fueron significativas entre *D. p. erithacorides* y *S. noveboracensis* ni entre *D. petechia* y *V. peregrina* (Fig.4b).

Existen diferencias significativas entre varias especies en cuanto al alto de pico ( $F=17.541$ ,  $g.l.=4/32$ ,  $p=0.000$ ), a excepción de *D. p. erithacorides* con *D. petechia* y *V. peregrina*, *D. petechia* con *V. peregrina*, y *P. citrea* con *S. noveboracensis* (fig. 4c).

Para largo de ala se encontraron diferencias significativas ( $F=37.979$ ,  $g.l.=4/32$ ,  $p=0.000$ ), según la prueba posterior de Tukey no existieron diferencias significativas entre *D. p. erithacorides* y *D. petechia*, ni entre *V. peregrina* con *D. p. erithacorides* ni con *D. petechia* (fig. 4d).

Con respecto a largo de cola, existen diferencias significativas ( $F=14.218$ ,  $g.l.=4/32$ ,  $p=0.000$ ), según la prueba posterior de Tukey estas diferencias se dan solamente entre *S. noveboracensis* y el resto de las especies (fig. 4e).

Para largo de tarso se encontraron diferencias significativas ( $F=69.822$ ,  $g.l.=4/32$ ,  $p=0.000$ ), a excepción de *D. p. erithacorides* con *Protonotaria citrea*, y *V. peregrina* con *D. petechia* (fig. 4f).

Se encontraron diferencias significativas en cuanto al ancho de la comisura ( $F=18.939$ ,  $g.l.=4/32$ ,  $p=0.000$ ), a excepción de *D. p. erithacorides* con *P. citrea* y *S. noveboracensis*, *D. petechia* con *V. peregrina*, ni *P. citrea* con *S. noveboracensis* (fig. 4g).

## Discusión

El alto grado de traslape, tanto en comportamiento de forrajeo como en uso de microhábitat, existente entre *D. p. erithacorides* y *V. peregrina* evidencia un alto potencial de interferencia entre las dos especies. En este caso, la repartición del recurso debe darse gracias a diferencias en la selección de presas de diferentes tamaños o forma; *D. p. erithacorides* tiene un ancho de pico y comisura mayor, una característica favorable para atrapar presas más grandes al vuelo (Remsen y Robinson 1990), utilizando por ejemplo vuelo cernido, tal como lo hace esta especie. Craig (1987) encontró que dos especies de *Seiurus* de morfología y hábitos alimenticios similares y con rangos de distribución ampliamente traslapados, se reparten el recurso seleccionando en diferentes tipos de hábitat, mientras que *S. motacilla* se alimenta predominantemente de larvas de Trichoptera, *S. noveboracensis* prefiere larvas de Diptera.

*V. peregrina* y *P. citrea* presentan un amplio traslape en el comportamiento de forrajeo, ya que ambas especies utilizaron con una alta frecuencia la técnica de sondear el sustrato para atrapar presas ocultas. Sin embargo, éstas presentan una morfología diferente, lo cual sería una adaptación para explotar diferentes microhábitats, ya que *P. citrea* mostró mayor preferencia por estratos más bajos (Winkler y Leisler 1985).

Por otro lado, el pico más largo de *P. citrea* puede ser una adaptación para alcanzar presas en aberturas o agujeros más hondos del sustrato, o para tomar néctar o insectos dentro de corolas tubulares de flores muy largas como *Pelliciera rhizophorae* (obs. pers.)

Las dos subespecies de *D. petechia* utilizaron con una alta frecuencia los mismos microhábitats y las mismas técnicas de forrajeo, además de poseer características morfológicas relativamente similares. Los individuos migratorios rara vez fueron observados forrajeando en compañía de los individuos residentes, y cuando se dieron encuentros entre éstos, hubo una alta frecuencia de persecuciones en las que los residentes parecen ser los agresores. Estas agresiones entre los Parúlidos conespecíficos también fueron observadas por Barrantes (1998).

La subespecie residente tiene un tarso más largo que las subespecies migratorias, lo cual podría estar asociado a la utilización de microhábitats en estratos más bajos (Winkler y Leisler 1985), donde esta especie fue observada veces forrajeando, algunas veces inclusive en el suelo (obs. pers.).

El amplio traslape encontrado entre *D. p. erithacorides* y *S. noveboracensis* en cuanto al comportamiento de forrajeo, se debe a que ambas especies utilizaron con una alta frecuencia la técnica de espiguelo. La coexistencia de estas dos especies con un comportamiento de forrajeo tan similar, se puede explicar sobre la base de la diferenciación en la utilización del microhábitat; *D. p. erithacorides* utiliza con mayor frecuencia los estratos más altos (Stiles y Skutch 1995), mientras que *S. noveboracensis*, la cual presenta algunas adaptaciones para maniobrar mejor en niveles bajos, como mayor longitud del tarso y de la cola, está especializada para forrajear en el suelo y sustratos más bajos, donde captura principalmente larvas acuáticas de dípteros (Craig 1987).

Se puede concluir que las especies de Parúlidos migratorios que utilizan el manglar durante su estadía en el Neotrópico, se reparten el uso del recurso alimenticio entre sí y con los Parúlidos residentes, mediante divergencias en cuanto al uso de diferentes maniobras de forrajeo y principalmente por la selección de diferentes tipos de microhábitats como sitios de forrajeo. También se pueden dar divergencias en cuanto a la selección de diferentes tipos de presas, sin embargo esto es difícil de cuantificar mediante observaciones de campo y requiere de estudios más detallados sobre contenido estomacal.

## Agradecimientos

Agradezco la ayuda brindada por Eduardo Chacón en el trabajo de campo, Johel Chávez me proporcionó ayuda valiosa para el análisis estadístico de los datos. A Gilbert Barrantes por brindarme información sobre las especies estudiadas, también agradezco a todos los compañeros y compañeras que leyeron el trabajo, por los valiosos comentarios y recomendaciones.

## Bibliografía

- Airola, D.A. y R.H. Barrett. 1985. Foraging and habitat relationships of insect gleaners in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Condor* 87: 205-216.
- Barrantes, G. 1998. Biología y comportamiento de *Dendroica petechia xanthotera* (Aves: Parulidae). *Brenesia* 49-50: 61-69.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1990. *Ecology: Individuals, populations, communities*. 2<sup>da</sup> ed. Blackwell, Boston. 945 pp.
- Craig, R.J. 1987. Divergent prey selection in two species of waterthrushes (*Seiurus*). *Auk* 104: 180-187.

- Emlen, J.T. 1981. Divergence in the foraging responses of birds on two Bahama islands. *Ecology* 62: 289-295.
- Hutto, R.L. 1981. Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers. *Auk* 98: 765-777.
- Keast, A. 1980. Spatial relationships between migratory parulid warblers and their ecological counterparts in the Neotropics. En: Keast, A. y E.S. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics. Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 249-252.
- Mabey, S.E. y E.S. Morton. 1992. Demography and territorial behavior of wintering Kentucky Warblers in Panama. En: Hagan, J.M. y D.W. Johnston (eds.). *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*. Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 329-336.
- Remsen, J.V. y S.K. Robinson. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160.
- Russell, S.M. 1980. Distribution and abundance of north American migrants in lowlands of Northern Colombia. En: Keast, A. y E.S. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics. Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 249-252.
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 1995. *Guía de aves de Costa Rica*. INBio, Heredia, Costa Rica.
- Therborgh, J.W. 1980. The conservation status of Neotropical migrants: present and future. En: Keast, A. y E.S. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics. Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 21-30.
- Winkler, H. y B. Leisler 1985. Morphological aspects of habitat selection in birds. En: Cody, M.L. (ed.). *Habitat Selection in birds*. Academic Press Inc., San Diego. pp. 415-434.

Cuadro 1: Frecuencia de uso de las técnicas de forrajeo y del microhábitat \*

Técnicas	D.P.E	P.C	V.P	S.N	D.P
Sondeo		14	7		
Persecución	2				
Vuelo cernido	5	2	1		8
Espiguelo	23	6	7	16	6
Vuelo directo	5	1	2		
Estrato					
Suelo	1			7	
Bajo Interior	2	5		4	
Bajo Exterior		2		4	
Medio Interior	4	6	3		1
Medio Exterior	6	8	4	1	3
Alto Interior	13		3		4
Alto Exterior	9	2	7		6

\* Códigos: DPE = *Dendroica petechia erithacorides*, PC= *Protonotaria citrea*, VP= *Vermivora peregrina*, SN= *Seiurus noveboracensis*, DP= *Dendroica petechia* (migratoria)

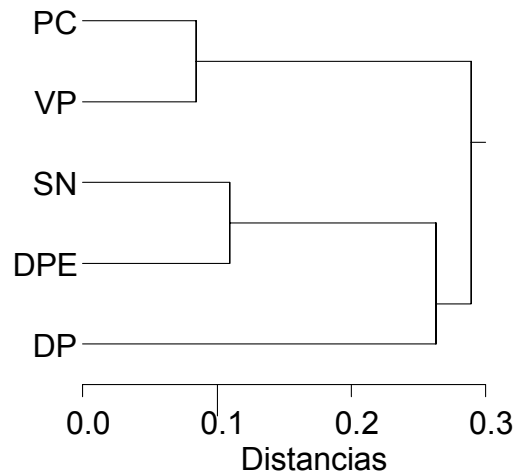


Fig. 1: Agrupamiento de las especies según uso de las técnicas de forrajeo. Códigos de las especies en cuadro 1.

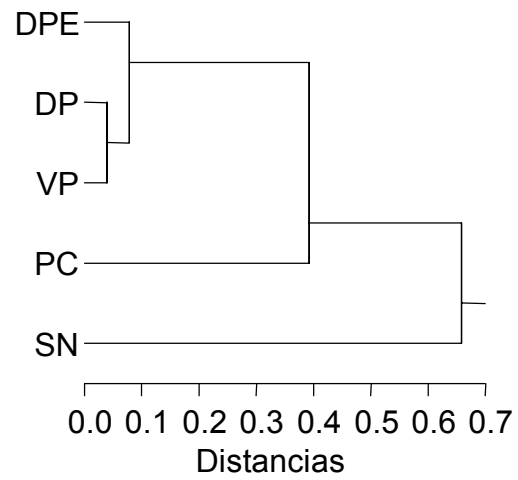


Fig. 2: Agrupamiento de las especies según uso del microhábitat. Códigos de las especies en cuadro 1.

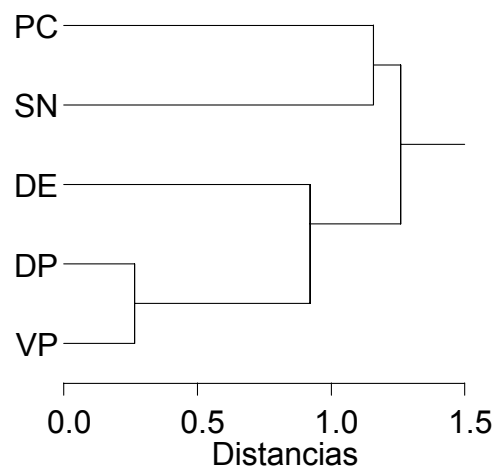


Fig. 3: Agrupamiento de las especies por promedios de las medidas morfológicas. Códigos de las especies en cuadro 1.



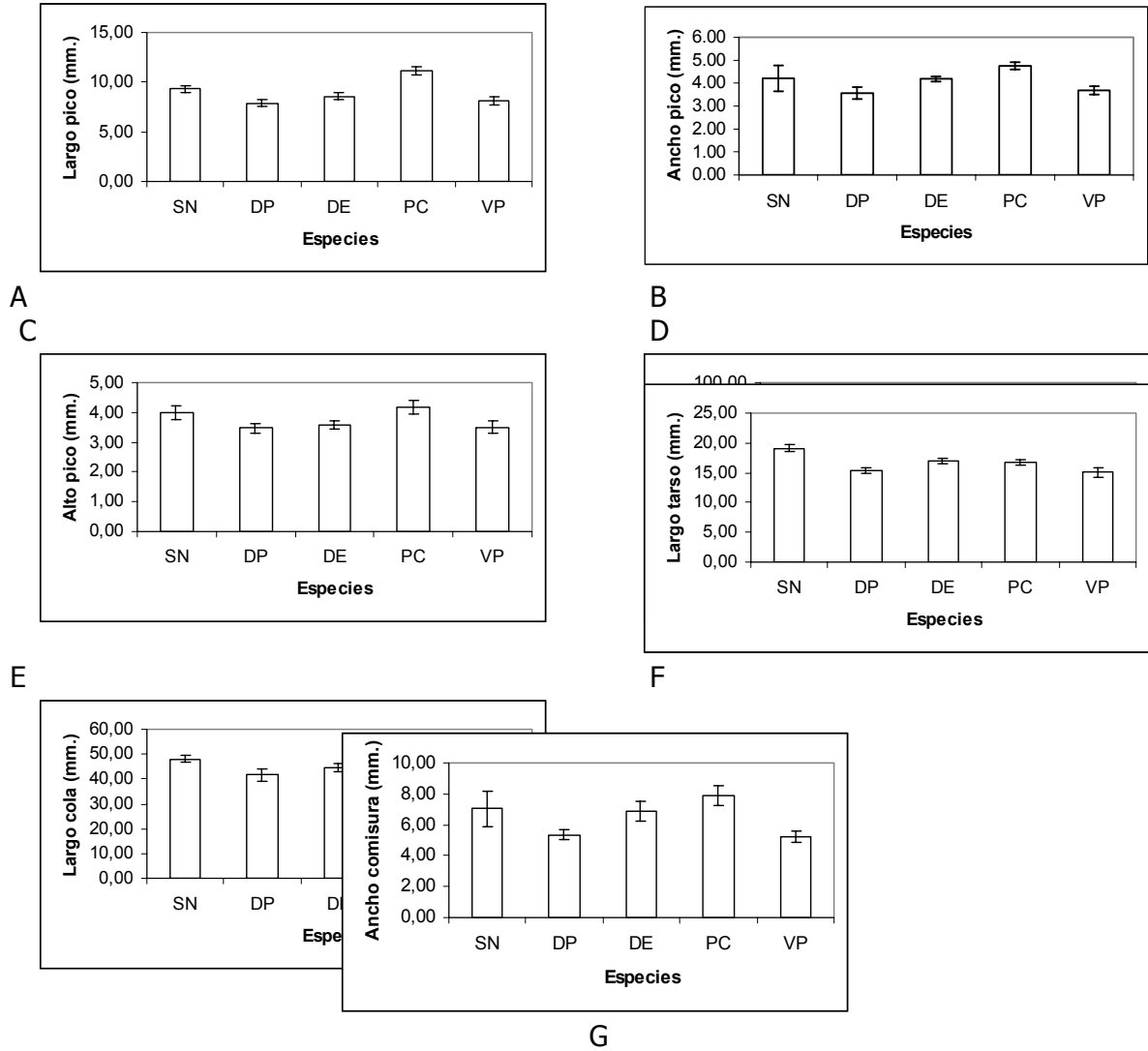


Fig. 4: Promedios de largo de pico (a), ancho de pico (b), alto de pico (c), largo de ala (d), largo de cola (e), largo de tarso (f) y ancho de comisura (g). Códigos = cuadro 1.



## Abundancia y distribución de un ácaro (Teneriffiidae) según tipo de sustrato en un área de litoral del Golfo Dulce

Melvin Cartín Núñez

Los individuos de una población pueden estar distribuidos al azar, uniformemente o amontonados, por tanto es importante conocer el tipo de distribución y permanencia de los grupos para obtener una comprensión verdadera del carácter de una población (Odum, 1972). Las poblaciones que habitan las zonas rocosas intermareales se distribuyen en bandas horizontales a lo largo de un gradiente mareal (zonación vertical), y dicho patrón de distribución, según Díaz (2000) ocurre también en superficies arenosas y lodosas.

La mayoría de estudios sobre zonación vertical se realizan con organismos sésiles debido a las facilidades del muestreo (Díaz, 2000). Entonces quedan de lado grupos de cierta movilidad pero que también podrían estar presentando este tipo de zonación.

Los acarinos además de ser el grupo de arácnidos más abundante (Barnes y Ruppert, 1996) son de gran importancia para el hombre. Son bien conocidos por su participación como vectores de enfermedades, sus hábitos parasitarios en algunos grupos y por hallarse virtualmente en cualquier ambiente a lo largo y ancho del mundo (Krantz, 1971; Woolley, 1988). Por tal razón no es de extrañar la presencia de ácaros en zonas de litoral marino donde deben soportar condiciones muy particulares. La familia Teneriffiidae cuenta con representantes de diferentes estilos de vida, entre ellos algunos con hábitos semimarineros (Wolley, 1988). El presente trabajo tiene como objetivos, conocer la abundancia y distribución, a lo ancho y largo del gradiente mareal, de un ácaro de la familia Teneriffiidae, así como evaluar su variación durante un período corto de tiempo, en una zona de litoral del Golfo Dulce, Golfito, Puntarenas, Costa Rica.

### Métodos

El área de estudio se encuentra ubicada dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas. Corresponde a una zona costera del Golfo Dulce, cercana a un área de manglar. La parte alta del gradiente mareal se caracteriza por ser una playa rocosa y arenosa, con abundantes cirripedios en las rocas de mayor tamaño. La parte baja del gradiente, es de composición lodosa y la parte media (intermedia) es lodosa-rocosa. La inclinación de la costa es mayor en la parte alta y casi imperceptible en la parte baja del gradiente.

Los muestreos se llevaron a cabo durante nueve días distribuidos en el mes de Enero del 2001, durante las horas de marea baja. Se siguieron dos diseños de muestreo. En el primero se marcaron tres transectos perpendiculares a la línea de marea en la zona alta de la costa. La distancia de separación entre transectos fue de 10 m. Cada transecto se subdividió en 10 cuadrículas continuas de 1 x 0.5 m a las cuales se les dio seguimiento durante los nueve días, contando el número de individuos en cada una de ellas. En el segundo se marcaron, de forma aleatoria, cuadrículas independientes de 1 x 0.5 m abarcando además las zonas media y baja. En cada una se contaron los individuos. Para ambos diseños se midió además la temperatura ambiental y la temperatura del suelo, en el primer caso por transecto, en el segundo por cuadrícula.

En cuanto al análisis estadístico, se usó estadística descriptiva para las temperaturas, así como para los promedios de abundancia observados. Se llevó a cabo un Análisis de Variancia de Mediciones Repetidas para determinar el efecto de la fecha, el transecto, la cuadrícula y el sustrato para el primer diseño. Se aplicó también un Análisis de Variancia Anidado para identificar el comportamiento de la abundancia según sustrato-zona, así como comparaciones a posteriori usando el método HSD de Tukey. Para determinar el patrón espacial se usó el Índice de Dispersión (*I*) (Gutiérrez, 1995).

### Resultados

Tanto la temperatura ambiental como la del suelo, no presentaron mayores variaciones a lo largo de todas las fechas (figura 1). El menor valor de temperatura ambiental fue de 30 °C observado el 23 de Enero y el mayor valor fue de 34 °C, para el día 16 de Enero. Por su parte para la temperatura de suelo se obtuvo un mínimo de 30 °C (23 de Enero) y un máximo de 37.5 °C (29 de Enero).

En cuanto al primer diseño de muestreo, el número de ácaros fue diferente durante los días de trabajo (Cuadro 1). La mayor abundancia de individuos según la fecha, correspondió al día 23 y la menor al día 21 de Enero (figura 2). Al analizar la abundancia en los transectos, se hallaron diferencias en la distribución horizontal (Cuadro 1, figura 3). Por su parte, de los resultados arrojados por el ANDEVA (Cuadro 1), puede decirse que la

distribución de ácaros dentro de la zona alta no se ve afectada por el efecto de lejanía de la costa a través de las fechas, con relación al número de individuos. Según el mismo análisis (Cuadro 1), hay diferencias en la abundancia según el sustrato, cuando se analiza de acuerdo a la fecha.

De acuerdo al segundo diseño, la cifra de individuos es diferente con respecto a la zona ( $F=3.837$ ; g.l.= 2;  $p = 0.023$ ) y con respecto al sustrato según la zona ( $F=5.833$ ; g.l. = 2,  $p = 0.003$ ). En iguales términos, el sustrato rocoso de la zona alta difiere del sustrato lodoso tanto de la zona media como de la zona baja, pero no con respecto al de la misma zona ( $p=0.163$ ). Sin embargo, en general se puede decir que el sustrato rocoso contiene mayor abundancia, lo cual se aprecia claramente al observar los resultados de la zona media, cuyo sustrato rocoso obtuvo el promedio máximo de abundancia en este diseño (Cuadro 2).

Con base a los datos de los transectos se calculó el Índice de dispersión. Dicho índice tuvo un valor de  $I = 3.57$  ( $X^2 = 965$ ; g.l.=269;  $p<0.001$ ). El mismo también se calculó para cada una de las zonas (de acuerdo al diseño de cuadrículas independientes) (Cuadro 2), y en todos los casos se halló suficiente evidencia para afirmar que los ácaros siguen un patrón de distribución agregada.

## Discusión

En cuanto a condiciones ambientales, puede decirse que estas se mantuvieron más o menos constantes, sin embargo es necesario considerar lo corto del período de estudio (menos de un mes) y por ello no esperaríamos grandes variaciones. Curiosamente, aunque tanto el mínimo valor de temperatura ambiente como el mínimo de temperatura de suelo corresponden a la misma fecha, los máximos de ambas temperaturas se observaron en fechas de muestreo diferentes. Esto puede explicarse por varias causas: las observaciones dependían de la marea baja y por lo tanto la hora del día a la cual se llevó a cabo el muestreo no es la misma a lo largo de las fechas, por tanto las condiciones de calentamiento del suelo podrían ser diferentes, pero la principal causa pudo ser la variación en las condiciones del cielo, así mientras en unos días estuvo totalmente despejado, en otros estuvo nublado y ello también afecta la condición de calentamiento del suelo.

Las diferencias en la abundancia de acuerdo a la fecha son difíciles de explicar, debido a las características del estudio. Colombini *et al.* (2000) estudiaron la zonación de la macrofauna dependiente de “residuos de algas” en una playa tropical de Somalia y encontraron cambios, en algunos casos, debido a las fases semilunares y en otros casos a las fases de marea. Podríamos entonces suponer que estos factores también están afectando la abundancia de nuestro ácaro. Al comparar los promedios de individuos de cada muestreo se observa que los días 23 y 24 de Enero se observó la mayor abundancia. Estos días corresponden a días de “Luna Nueva”. En el caso contrario, el mínimo observado correspondió al 21 de Enero, fecha intermedia entre Cuarto menguante y Luna Nueva. Por tanto, parece existir un cierto patrón lunar, el cual determinaría el comportamiento de los ácaros a través del tiempo. En algunos días se alcanzan máximos de abundancia, seguidos por disminuciones paulatinas hasta llegar a un mínimo luego del cual la abundancia crece hasta alcanzar nuevamente un máximo (patrón oscilante), cuyo patrón parece coincidir con las fases lunares. Probablemente al verse afectado el patrón de mareas por causa de la Luna, se vea afectada también la disponibilidad de alimento. Sin embargo, es necesario llevar a cabo un estudio más detallado y de mayor duración para corroborar esta posible explicación.

Las diferencias en la abundancia horizontal podrían estar ligadas al tipo de forrajeo del ácaro. Por las características propias de los organismos móviles, no pensaríamos encontrarlos en un mismo sitio, sino más bien, esperaríamos que se desplazaran en busca de recursos para su supervivencia. Sin embargo, no se hallaron diferencias en la abundancia entre cuadrículas, esto es, la lejanía de la costa no ejerce ningún efecto en la abundancia del ácaro dentro de la zona alta. Parecería entonces, que el ácaro se desplaza principalmente a lo ancho del litoral y no tanto de forma perpendicular a la línea de marea, lo cual no es cierto en realidad tal y como se discute más adelante. La diferencia de abundancia en el sustrato según la fecha, nuevamente nos hace suponer un hábito de forrajeo donde los sitios cambian al pasar los días.

El análisis de las zonas (efecto de lejanía de la costa) arrojó diferencias en la abundancia de individuos tanto por zona como por sustrato según la zona, lo cual difiere a lo obtenido con el primer diseño. La zona alta es principalmente rocosa, la zona media tiende a ser lodosa pero con parches rocosos y la baja es totalmente lodosa. En otras palabras, las diferencias de abundancia observadas en el sustrato estarían causando las diferencias entre las zonas. Quizás si las características del sustrato fueran uniformes a lo largo del gradiente, no se hallarían diferencias de abundancia de acuerdo a la zona.

Varias razones podrían explicar la mayor abundancia del ácaro en el sustrato rocoso. Colombini y colaboradores (citado en Colombini *et al.*, 2000) analizaron la distribución espacial de algunos de los más importantes artrópodos activos de superficie en una playa de Somalia en cuyo estudio demostraron la importancia del refugio y de la fuente de alimento en el patrón espacial. En otro ejemplo, Díaz (2000) concluye que la heterogeneidad espacial producida por el tamaño y frecuencia de las rocas contribuía a diferencias en la densidad

por zona y gradientes de *Petrolisthes armatus* (Crustacea: Porcellanidae) en Playa Blanca, (Punta Morales, Costa Rica). Para nuestro caso ambos factores podrían afectar e incidir en las diferencias de abundancia. El sustrato rocoso no solo proveería una fuente donde hallar alimento constantemente surtida por las aguas mareales (Colombini *et al.*, 2000), sino también serviría de refugio para los ácaros, quienes se entierran durante la marea alta (obs. pers.). En cuanto al hábito alimenticio, un estudio hecho por Buecking (1998) con el ácaro de playas rocosas *Hyadesia fusca*, determinó una dieta compuesta por diatomeas, líquenes y detritos de algas principalmente. Además precisó la importancia de *Ulvacea blidingia* (un alga verde) en la determinación de la zonación vertical de este ácaro (Buecking, 1998).

Al considerar el sustrato, por las características del fango, seguramente los ácaros no pueden enterrarse bajo el sustrato lodoso y de ahí que en mayor número prefieran quedarse cerca de las rocas o la arena. En otras palabras, el ácaro depende de un sustrato suficientemente permeable que le permita abrirse espacio para enterrarse, pero ello no le impide trasladarse a otro tipo de sustrato, por ejemplo el lodo, siempre y cuando pueda regresar al primero.

Muchos organismos están agregados en parches o formando gradientes (Sommerfield y Gage, 2000). Tal y como se ha comprobado, el ácaro estudiado también posee un patrón de distribución agregado a lo largo de las distintas zonas del litoral. La explicación evolucionaria más sencilla, según Begon *et al.* (1996), es que los organismos se agrupan cuando y donde encuentran recursos que favorecen la reproducción y supervivencia. Para estos ácaros el patrón de agregamiento es dinámico, o sea, la presencia de un parche en un sitio en un momento dado, no garantiza la presencia de ese mismo u otro parche en un momento diferente al primero.

### Agradecimientos

A Axel Retana y Jorge Guillén por su colaboración en la identificación de los ácaros así como por sus valiosos comentarios para el desarrollo de este trabajo.

### Bibliografía

- Barnes, R. y E. Ruppert. 1996. Zoología de los Invertebrados. 6 ed. Editorial Interamericana. 1114 p.
- Begon, M.; Harper, J. y C. Townsend. 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. 3 ed. Blackwell Science Ltd. Estados Unidos.
- Buecking, J. 1998. Investigations on the feeding habits of the rocky-shore mite *Hyadesia fusca* (Acari: Astigmata: Hyadesiidae): Diet range, food preference, food quality, and the implications for distribution patterns. Helgoländer-Meeresuntersuchungen 52 (2): 159-177.
- Colombini, I.; Aloia, A.; Fallaci, M.; Pezzoli, G. y L. Chelazzi. 2000. Temporal and spatial use of stranded wrack by the macrofauna of a tropical sandy beach. Mar. Biol. 136:531-541.
- Díaz, E. 2000. Descripción de la población de *Petrolisthes armatus* (Crustacea: Porcellanidae) en dos zonas del litoral rocoso intermareal de Playa Blanca, Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica: una aproximación a los factores que regulan las fases bénticas y pelágicas de la población. Tesis de Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado en Biología. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 129 p.
- Gutiérrez, E. 1995. Métodos estadísticos para las ciencias biológicas. EUNA. Heredia, Costa Rica. P 47-49.
- Krantz, G. W. 1971. A manual of Acarology. OSV Book Stores Inc. Oregon. 335 p.
- Odum, E. 1972. Ecología. 3 ed. Editorial Interamericana. México. P 226-230.
- Sommerfield, P. J. y J. D. Gage. 2000. Community structure of the benthos in Scottish Sea-lochs. IV. Multivariate spatial pattern. Mar. Biol. 136: 1133-1145.
- Woolley, T. 1988. Acarology: Mites and Human Welfare. John Wiley & Sons Inc. Estados Unidos. P 399.

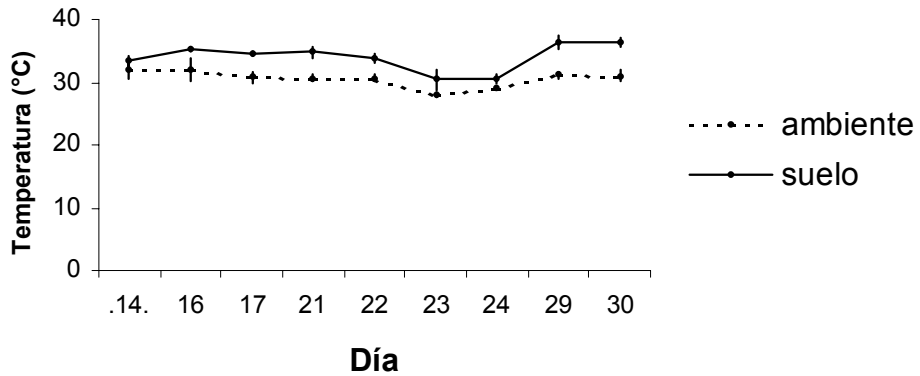


Figura 1. Promedios (6 desviación estándar) de la temperatura ambiente y la temperatura del suelo durante nueve días de muestreo en una zona litoral del Golfo Dulce, Golfito, Puntarenas.

Cuadro 1. Resultados del ANDEVA de mediciones repetidas para conocer variación de abundancia de un ácaro (Teneriffiidae) en una zona intermareal del Golfo Dulce, a través de los días de muestreo.

	Valor de P		Valor de P
		Fecha	0.002
Transecto	0.002	Fecha*Transecto	0.000
Cuadrícula	0.981	Fecha*Cuadrícula	0.436
Sustrato	0.164	Fecha*Sustrato	0.000

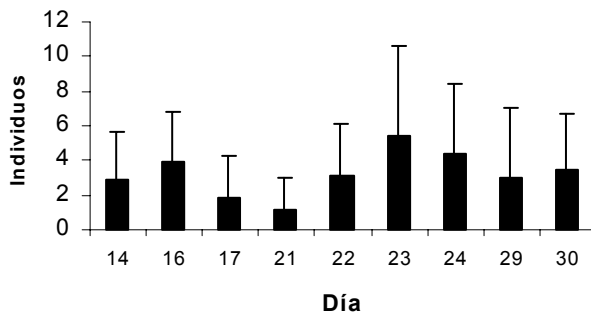


Figura 2. Abundancia de individuos observada por fecha de muestreo (Enero 2001) en una zona litoral del Golfo Dulce, Golfito, Puntarenas.

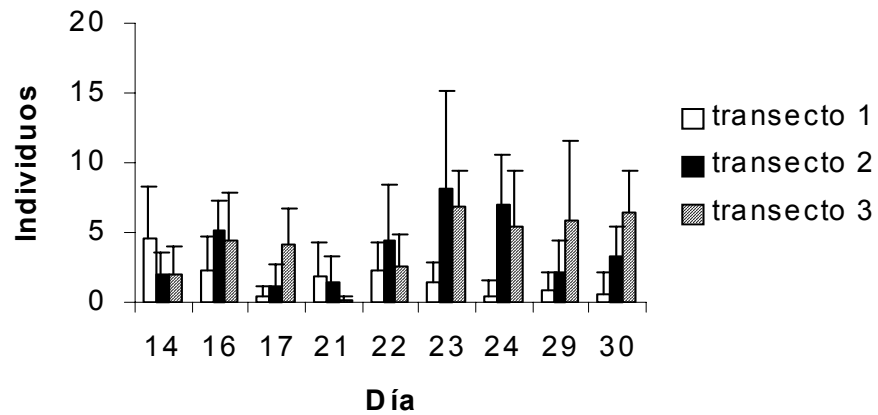


Figura 3. Abundancia total de individuos por transecto para cada una de los días de muestreo en el mes de Enero, en una zona litoral del Golfo Dulce, Golfito, Puntarenas.

Cuadro 2. Promedio de individuos,  $\pm$  desviación estándar, de un ácaro (Teneriffidae) en una zona litoral del Golfo Dulce, Golfito, Costa Rica.

Zona	Lodo		$I(p < 0.001)$	Roca		$I(p < 0.001)$
Alta	2.06 <sub>6</sub>	3.32	5.35	2.79 <sub>6</sub>	3.64	4.75
Media	0.64 <sub>6</sub>	1.48	3.42	4.25 <sub>6</sub>	7.23	12.30
Baja	0.88 <sub>6</sub>	1.81	3.72	-	-	-





## Comportamiento sexual y de forrajeo de *Toxomerus musicus* (Diptera: Syrphidae) y la influencia de la intensidad lumínica

Tania Chavarría P.

Los insectos son organismos ectotérmicos que se ven altamente afectados por las diferentes variables del clima tales como intensidad en la radiación solar, temperatura y humedad (Mazaki *et al.* 1960). Estas variables influyen en su fisiología, temperatura y balance hídrico. Algunos patrones de comportamiento como la reproducción, la oviposición y el desarrollo de la larva, el forrajeo y las migraciones son afectadas y determinados por las condiciones ambientales (Lacoste y Salanon 1973). Dichos patrones de comportamiento también pueden ser afectados por factores bióticos tales como abundancia de recurso, competencia o depredación (Hovemeyer 1995).

La actividad periódica de una característica de muchas poblaciones naturales, es una adaptación del comportamiento que puede reducir la competencia, el estrés higrótico, o la depredación (Church 1960 y Cloudsley-Thompson 1975). Los ritmos de actividad son comunes en la mayoría de Dípteros (Dyson-Hudson 1956), así por ejemplo muchas *Drosophila*, especialmente las que habitan climas desérticos, tienen actividad durante el crepúsculo lo cual es una adaptación para evitar el estrés higrótico (Dyson y Hudson 1956).

Muchos sírfidos, llamados moscas de las flores, se alimentan de los botones de las flores especialmente en las mañanas (Hilckman *et al.* 1995). Algunos investigadores han discutido los efectos de varios factores meteorológicos en la actividad de los sírfidos (Maier y Waldbauer 1979a). Sin embargo no se han estudiado factores bióticos como la variabilidad en la abundancia de polen y néctar, los cuales pueden influenciar fuertemente la actividad de los sírfidos (Maier y Waldbauer 1979a).

La mayoría de los insectos buscan aparearse cerca de los recursos que explotan los miembros del sexo opuesto (Alcock y Thornhill 1983). Los sírfidos son un grupo que utilizan flores como recursos para buscar cópulas. Los machos exhiben diferentes comportamientos con el fin de aparearse, entre estos están patrullar botones de las flores o esperar en las hojas de plantas en flor o cerca de los sitios de oviposición, o volando cerca de las flores u otros recursos que explotan las hembras (Maier y Waldbauer 1979b). Los machos copulan con las hembras que visitan los botones florales para alimentarse del néctar o del polen que forman un requisito normal en el desarrollo de los ovarios (Gilbert 1986).

Se ha encontrado una cierta actividad periódica en los comportamientos de cortejo de los machos en las moscas de la familia Syrphidae. Así por ejemplo en la mañana, ellos comen en las plantas con flor y en la tarde visitan los sitios de oviposición en el bosque (Maier y Waldbauer 1979b).

El objetivo de este trabajo es observar los patrones de comportamientos diurnos de la especie de sírfido *Toxomerus musicus*, determinar si dichos patrones cambian a lo largo del día y si se ven afectados por la variación de la intensidad de radiación solar. También determinar si existe territorialidad y si algunas características morfológicas influyen en el éxito de cópula de dicha especie.

### Métodos

El estudio se realizó en Golfito durante ocho días en el mes de enero del 2001 en cuatro sitios: dos se ubicaron en el lugar llamado La Lechería (L1 y L2) separados por 1km aproximadamente, los otros dos se ubicaron cerca de la Fila El Naranjal (N1 y N2) y separados por una distancia similar. Cada sitio se muestreó dos días. Los cuatro sitios eran parches de zacate y en sus alrededores poseían vegetación abierta y alterada debido a que se encontraban a las orillas de las carreteras o trochas. Estos sitios se escogieron porque en ellos se observó gran cantidad de individuos.

Para cada sitio se contó la frecuencia con que la especie *Toxomerus musicus* (Diptera: Syrphidae) realizaba tres tipos de comportamiento: alimentación, peleas entre machos y cópulas. Se midió la variación de la intensidad de luz en lux con un iluminómetro Kyoritsu modelo 5200, dentro de cada sitio de estudio y se cuantificó la frecuencia de los diferentes comportamientos a cada intensidad de luz. Dicho muestreo se realizó por intervalos de tiempo de media hora. Se marcaron 40 machos que se observaron defendiendo territorios (10 machos en cada sitio) con esmalte de uñas de colores, se observó si volvían al mismo territorio el mismo día de marcaje, o al día siguiente del marcaje. Se cuantificaron las frecuencias de rechazos de las hembras para copular y se cuantificó como aceptación la frecuencia de cópulas. Se tomó una muestra de 60 individuos, 30 que estaban copulando y 30 que no estaban copulando. A estos individuos, tanto hembras como machos se les midió el tamaño de la cabeza y el largo del ala. También se disectaron las hembras para ver el estado de desarrollo de los

huevos y se hicieron 3 categorías: 0 si no poseían huevos desarrollados, 1 si poseían huevos poco desarrollados y 2 si poseían huevos desarrollados.

Se utilizó la prueba de Chi cuadrado para determinar si las frecuencias de los comportamientos eran diferentes por sitio, por día y por hora. Para este último análisis se utilizaron categorías de horas. También se utilizó la prueba de G para determinar si había diferencias en las frecuencias de rechazos y aceptaciones de los machos por las hembras y también para determinar si el estado de desarrollo de los huevos era diferente en hembras copuladas y hembras sin copular.

Se utilizó un análisis de covarianza para determinar si la luz tenía alguna influencia en la frecuencia de los diferentes comportamientos. Se utilizó una regresión lineal para determinar cual de los comportamientos era el que realmente se veía afectado por la luz. También se utilizaron ANDEVAs para determinar si había diferencias en el tamaño de la cabeza y del ala por sexo y por cópula (individuos que se encontraban copulando e individuos que no se encontraban copulando).

## Resultados

Tanto para la Lechería como para el Naranjal se encontraron los tres comportamientos (Fig1), pero la frecuencia difiere por sitio ( $\chi^2=49,037$ ,  $gl=6$ ,  $p=0,000$ ). En el sitio la Lechería se encontró una mayor frecuencia de las peleas entre machos que en el Naranjal, por el contrario la frecuencia del comportamiento de alimentación fue mayor en el Naranjal y menor para la Lechería, la frecuencia de las cópulas fue semejante en ambos sitios (Fig. 1).

Los tres tipos de comportamientos también se encontraron en todos los días de muestreo (Figs. 2 y 3). La frecuencia de los comportamientos no fue similar para los días de muestreo en la Lechería ( $\chi^2=26,521$ ,  $gl=6$ ,  $p<0,001$ ) (Fig. 2), para los días de muestreo en el Naranjal la frecuencia si fue similar ( $\chi^2=8,561$ ,  $gl=6$ ,  $p=0,200$ ) (Fig. 3).

No se encontraron todos los comportamientos en cada una de las horas muestreadas (Fig. 4). La mayoría de los individuos se alimentaban a horas tempranas de la mañana principalmente de 6:00 a 9:00, en las demás horas del día no se encontró individuos alimentándose (Fig. 4). La mayoría de las peleas de machos ocurrieron de 8:00 a 11:00, no ocurrieron peleas en las 6:00am (Fig. 4). Las cópulas ocurrieron en su mayoría en las horas de las peleas y no ocurrieron a las 6:00 ni a las 12:00 (Fig. 4).

Se encontró que la variación de la luz afecta la frecuencia de los diferentes comportamientos ( $F=10,075$ ,  $gl=1$  y  $348$ ,  $p=0,002$ ). La alimentación disminuye a lo largo del día al incrementarse la cantidad de luz ( $a=2,03$ ,  $n=118$ ,  $b=-0,051$ ,  $p=0,001$ ) (Fig. 5). Las peleas de machos no se vieron afectadas por la intensidad lumínica ( $a=1,920$ ,  $n=118$ ,  $b=-0,019$ ,  $p=0,198$ ) (Fig. 6), al igual que las cópulas ( $a=0,244$ ,  $n=116$ ,  $b=-0,001$ ,  $p=0,717$ ) (Fig7).

No se encontraron diferencias en las frecuencias de aceptación y rechazo por parte de las hembras hacia los machos en la Lechería ( $\chi^2=0,356$ ,  $gl=3$ ,  $p=0,088$ ) (Fig.8), como para el Naranjal ( $\chi^2=0,369$ ,  $gl=3$ ,  $p=0,138$ ) (Fig. 9). De los 40 machos marcados, no se encontró ninguna recaptura.

Se encontró que el promedio del tamaño de la cabeza para hembras y machos no difieren ( $F=0,790$ ,  $gl=1$  y  $55$ ,  $p=0,378$ ), el promedio del ala es mayor para las hembras que para los machos. Se encontró que los individuos que estaban copulando tenían mayor tamaño de la cabeza y del ala que los individuos que no estaban copulando, esto tanto para machos como para hembras ( $F=10,002$ ,  $gl=1$  y  $56$ ,  $p=0,003$ ) (Cuadro1).

No se encontró diferencia en el estado de desarrollo de los huevos para hembras que copularon y hembras sin copular ( $\chi^2=0,390$ ,  $gl=2$ ,  $p=0,823$ ) (Fig. 10).

## Discusión

Los tres comportamientos fueron encontrados en todos los sitios de muestreo, esto se debe a que los parches de zacate son hábitats ricos en recursos porque la mayoría de sírfidos se alimentan de polen de diferentes tipos de plantas (Oldryd 1964 y Hickman *et al.* 1995), también los machos pueden proteger parches de este recurso para copular con las hembras que llegan a alimentarse (Maier y Waldbauer 1979b y Alcock y Thornhill 1983). El sitio donde hubo mayor cantidad de peleas fue la Lechería, esto posiblemente se deba a que en este los parches de recurso son más pequeños y por lo tanto hay una mayor competencia por los machos para proteger el recurso que las hembras buscan, también al disminuir el recurso, la cantidad de individuos que se alimentan puede disminuir. En el Naranjal es el sitio donde hubo mayor cantidad de individuos alimentándose, esto posiblemente se deba al hecho que estos parches eran de tamaño mayor y por lo tanto podrían abarcar más recurso con el cual se puede alimentar más individuos, el hecho que el recurso no sea tan limitado puede hacer que la competencia entre machos disminuya. También la cantidad de polen disponible es un factor que pudo

afectar esta condición (Maier y Waldbauer 1979a). El hecho que se encontrara diferencia en los comportamientos por día en la Lechería puede deberse al día 1, donde casi no se contabilizó el comportamiento de alimentación, esto se debe a que este comportamiento ocurre en horas tempranas de la mañana y en este día se empezó a muestrear a las 8:30 de la mañana.

La mayoría de individuos se alimentaron en horas tempranas de la mañana posiblemente para obtener energía y utilizarla en realizar otros comportamientos como reproducción, peleas y oviposición (Maier y Waldbauer 1979b) o por una menor intensidad lumínica y temperatura (Bressin y Willmer 1996). Esto coincide con los estudios hechos por Maier y Waldbauer (1979a) en Illinois. Las peleas entre machos empezaron un poco después de que se iniciara el comportamiento de alimentación esto posiblemente se deba al hecho de que las peleas son un comportamiento que requiere mucha energía (Alcock y Thornhill 1983) y por eso los machos tienen que alimentarse primero.

La relación de la intensidad de luz con la alimentación coincide con estudios hechos por Maier y Waldbauer (1979a), donde se demuestra que a una mayor temperatura y radiación solar la actividad de los sírfidos disminuye, debido al estrés higrótico que el aumento de estas variables produce. Sin embargo esto no se encontró para las peleas de machos y para las cópulas, lo que puede deberse a que la intensidad lumínica no sea un factor que afecte estos comportamientos por lo menos para esta especie en Golfito y durante las horas muestreadas. Posiblemente la relación que tenga con la alimentación sea porque este comportamiento se efectúa a horas tempranas de la mañana por las razones ya discutidas y esto coincide en que son las horas del día donde la intensidad lumínica es menor.

La escasa diferencia encontrada entre los comportamientos de aceptación y rechazo por las hembras puede deberse a que la hembra no se esté resistiendo a copular y que posea otros mecanismos como votar esperma, para escoger entre los machos con los que ha copulado (Alcock y Thornhill 1983). También puede deberse a un error de muestreo, debido a que en los primeros días pudo haberse confundido el comportamiento de rechazo con el de peleas entre machos, debido al gran parecido que tienen ambos sexos.

El hecho de que no se recapturara ningún macho en su territorio, puede explicarse al hecho que los machos de la familia Syrphidae no defienden un territorio, sino que defienden diferentes parches de recurso. Se ha encontrado que los machos pueden defender hasta 23 parches de recurso en un mismo sitio (Maier y Waldbauer 1979b).

El tamaño del ala en machos y hembras es diferente debido a que la hembra es generalmente más grande que el macho (Alcock y Thornhill 1983), lo cual no es una excepción para la familia Syrphidae (Stubbs y Chandler 1978 y Gilbert 1981). Esto no explica el hecho de que el promedio del tamaño de la cabeza para ambos sexos no difiera significativamente, esta condición puede deberse a que los machos tienen ojos más grandes porque los necesitan para buscar mejor a las hembras y también para detectar intrusos en su territorio (Vockeroth y Thompson 1987).

Los machos que estaban copulando tienen mayor tamaño, esto coincide con muchos estudios hechos en comportamiento en los cuales se demuestra que machos más grandes ganan sobre machos pequeños, ya que pueden ser más vigorosos y fuertes, por lo cual defienden mejor un territorio y ganan las disputas entre machos, también puede ser que un macho más grande sea un macho maduro y que acumule más experiencia en la defensa de territorios que machos más pequeños y jóvenes (Alcock y Thornhill 1983).

Las hembras que copularon son más grandes, esto también coincide con estudios de comportamiento en los cuales se demuestra que los machos pelean más por las hembras de mayor tamaño, porque estas hembras pueden estar mejor alimentadas que las hembras pequeñas, y pueden invertir mucho más recurso en sus huevos por lo cual desarrollan huevos más grandes (Alcock y Thornhill 1983). Estudios hechos con hembras de la familia Syrphidae demuestran que hembras de mayor tamaño, tienen mayor fecundidad y una tasa mayor de producción de huevos (Branquart *et al.* 2000).

Por último el hecho de que no se encontrara diferencia en el desarrollo de los huevos de hembras que copularon y hembras que no copularon, no coincide con la mayoría de estudios en los cuales se demuestra que las hembras que copulan tienen huevos más desarrollados (Alcock y Thornhill 1983). Los resultados de este estudio pueden deberse a un error en la clasificación de los estados de desarrollo debido a que ésta se hizo en base a observaciones y no ha mediciones concretas.

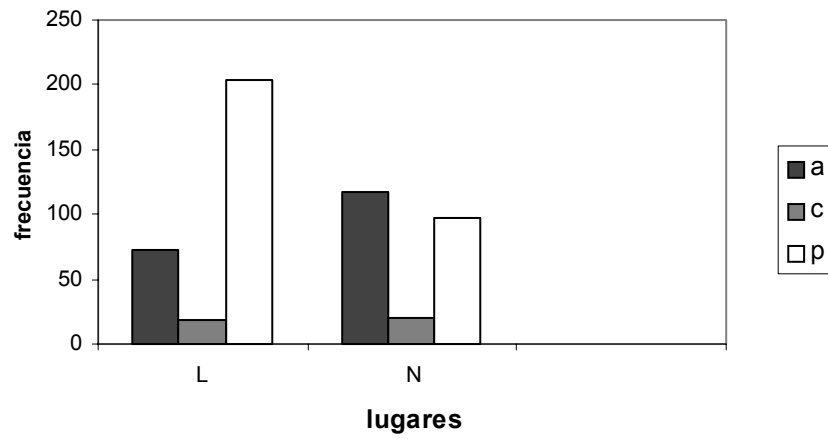
La especie *T. musicus* desarrolla actividad periódica en sus distintos comportamientos. Los machos de esta especie protegen territorios de plantas de la familia Poaceae, ya que el polen de dichas plantas les sirve de fuente de alimento, esta estrategia es utilizada en la búsqueda de cópulas por parte de los machos. Los individuos de mayor tamaño en ambos sexos, copulan más que los individuos de menor tamaño. Esto puede deberse a diferentes ventajas fisiológicas y de comportamiento que el aumento de tamaño les proporciona.

### Agradecimientos

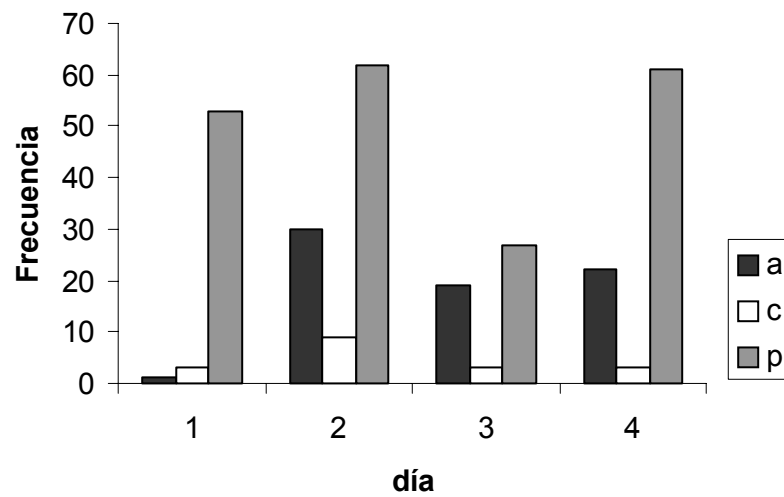
Willian G. Eberdhard por su esencial aporte de ideas tanto estructurales como metodológicas, Manuel Zumbado por la identificación de la especie, Onanchi Ureña, Ximena Miranda y Branko Hilje por su aporte de ideas, Pablo Allen y Eduardo Chacón por su ayuda en la disección de los individuos.

### Bibliografía

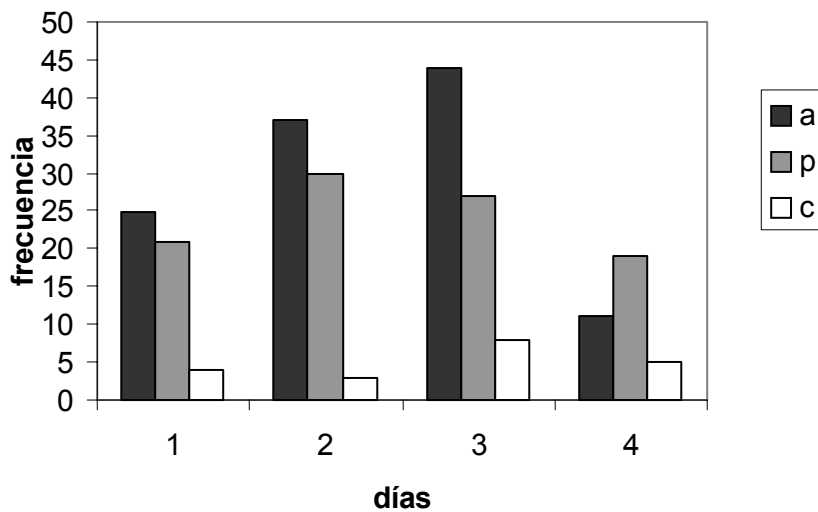
- Alcock, J., y R. Thornhill. 1983. The evolution of Insect Mating Systems. Harvard University Press. 547p.
- Bressin, S y P.G. Willmer. 2000. Estimations of thermal constants: The importance using equilibrium temperature rather than ambient temperature demonstrated with hoverflies (Diptera, Syrphidae, genus *Eristalis*). J. Exp. Biol. 203(16):2511-2517.
- Church, N.S .1960. Heat loss and body temperatures of flying insects. Heat conduction within the body and its loss radiation and convection. J. Exp. Biol.37:186-212.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1975. Adaptations of Arthropoda to arid environments. Annu. Rev. Entomol. 20:261-83.
- Dyson-Hudson, V.R.D. 1956. The daily activity rhythm of *Drosophila subobscura* y *D. obscura* . Ecology 37:562-567-
- Gilbert, F.S. 1981. The foraging ecology of Hoverflies. Ecological Entomologist 113:695-704.
- Gilbert, F.S. 1986. Hoverflies Naturalist's Handbook. Cambridge University Press. 250 p.
- Hickman, J.M, G.L. Lovei, S.D. Wratten. 1995. Pollen feeding by adults of the hoverfly *Melanostoma fasciatum* (Diptera: Syrphidae). New Zealand J. Zool. 22:387-392.
- Hovemeyer, K. 1995. Seasonal and diurnal activity patterns in the hoverfly species *Cheilosia fasciata* (Diptera: Syrphidae). Entomologia Generalist. 20:87-102.
- Lacoste, A. y R. Salanon. 1973. Biogeografía. Industrias gráficas, García, París. 1350p.
- Maier, C.T., y G.P. Walbauer. 1979a. Dual mate-seeking strategies in male syrphid flies (Diptera: Syrphidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 72:54-61.
- Maier, C.T., y G.P. Walbauer. 1979b. Diurnal Activity Patterns of Flower Flies (Diptera: Syrphidae) in a Illinois Sand Area. Ann. Entomol. Soc. Am. 72:54-61.
- Masaki, S., C. Tauber y M. Tauber. 1986. Seasonal adaptations of insects. Oxford University press. New York. 1050p.
- Oldryd, H. 1964. The Natural History of Flies. Editor: Richard Carrington. Norton Library press. New York. 650p.
- Stubbs, A y P. Chandler. 1978. Hover-flies. In: Dipteris't Handbook. Editores: Alan Stubbs y Peter Chandler. Entomologists Society Press. New York .170p.
- Vockeroth, J.R y F.C Thompson. 1987. Syrphidae. In: Manual of Neartic Diptera. Editor J. F. McAlpine. Ottawa University press Canada. 455-500.



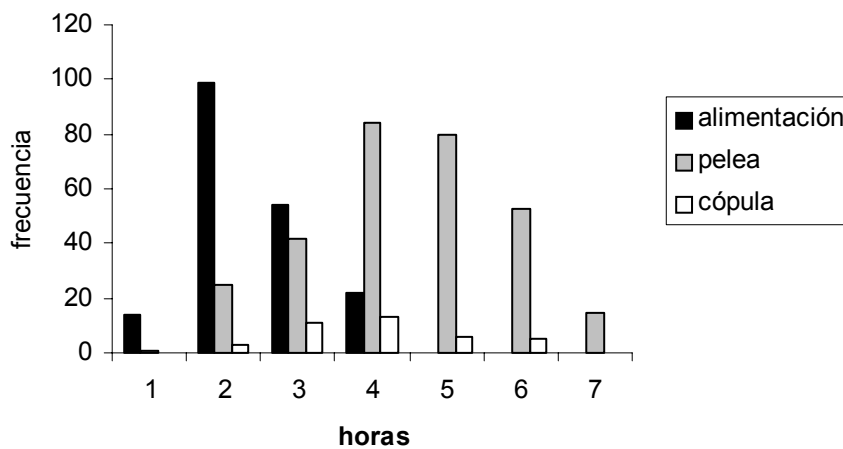
**Fig 1. Variación en la frecuencia de los diferentes comportamientos según lugares (a=alimentación, p=pelea, c=cópula)**



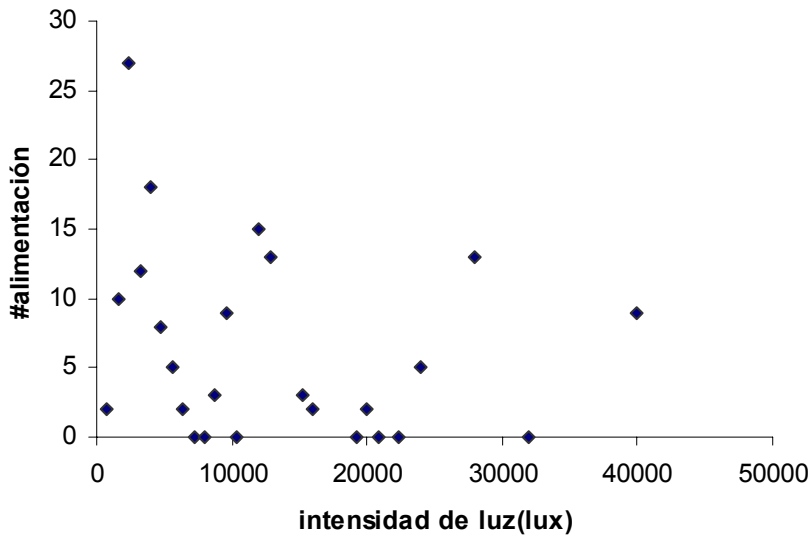
**Fig 2. Frecuencia de los comportamientos por día en la lechería (a=alimentación, p=pelea, c=cópula)**



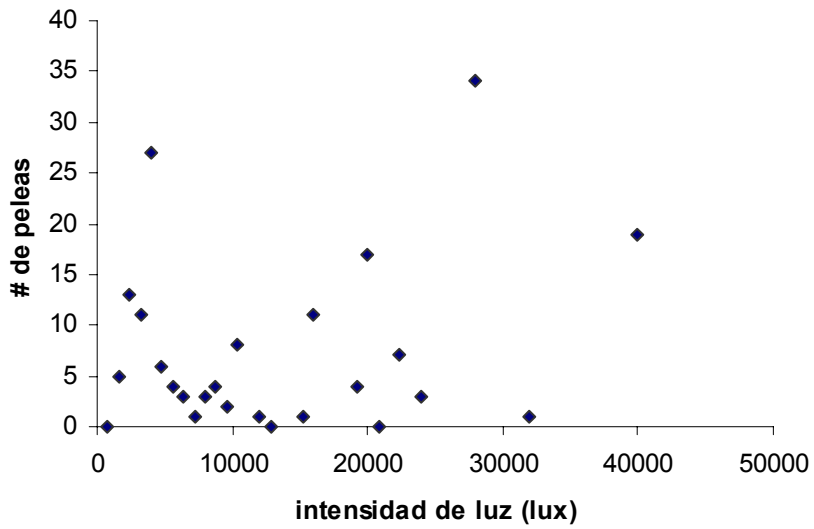
**Fig 3.**Variación en la frecuencia de comportamientos por día en el Naranjal (a=alimentación, p=pelea, c=cópula)



**Fig 4.**Variación en la frecuencia de los diferentes comportamientos según horas (a=alimentación, p=pelea, c=cópula).



**Fig 5. Variación del número de alimentación según intensidad de luz.**



**Fig 6. Variación del número de peleas de machos según la intensidad lumínica**

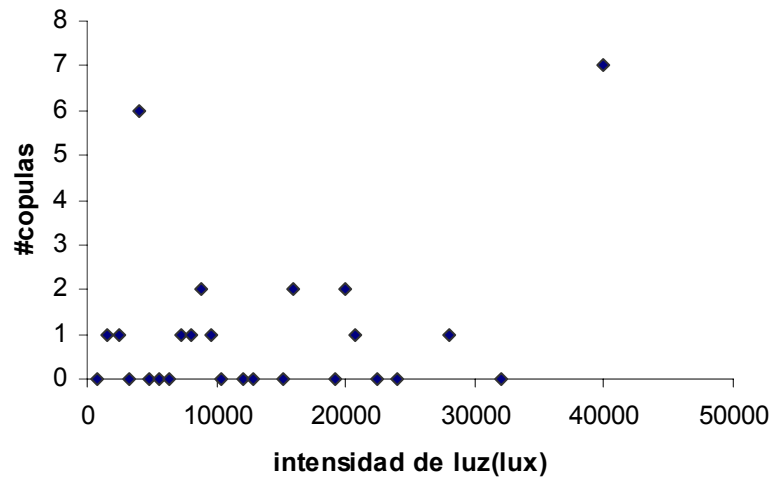


Fig7. Variación del número de copulas según intensidad de luz

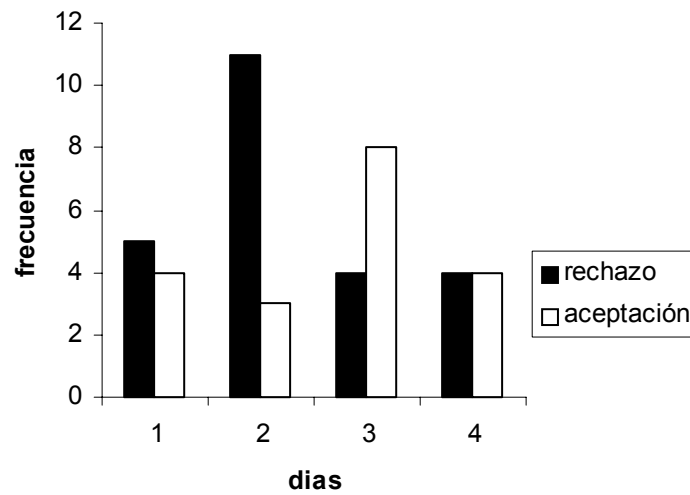


Fig 9. Frecuencia de aceptación y rechazo de la hembra para el naranjal.



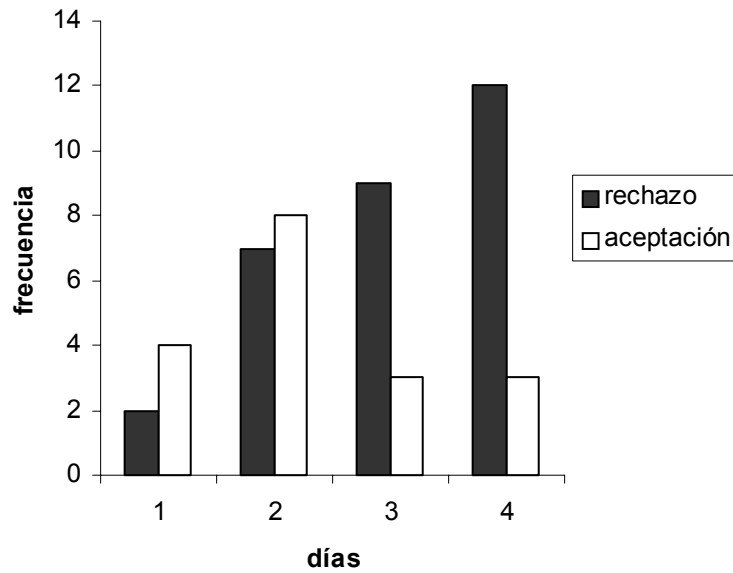


Fig 8. Frecuencia de los comportamientos de aceptación y rechazo en la lechería

Cuadro1. Promedios y desviaciones estándar del tamaño de la cabeza y el ala por sexo e individuos con o sin cópula.

Variable	sexo	Con Cópula	Sin Cópula	Total
Cabeza	Macho	$x^2=1,98\pm0,15$	$x^2=1,76\pm0,16$	$x^2=1,869\pm1,88$
Cabeza	Hembra	$x^2=1,90\pm0,11$	$x^2=1,77\pm0,12$	$x^2=1,83\pm0,13$
Ala	Macho	$x^2=5,15\pm0,85$	$x^2=4,49\pm0,52$	$x^2=4,81\pm0,76$
Ala	Hembra	$x^2=5,34\pm0,61$	$x^2=4,94\pm0,48$	$x^2=5,14\pm0,57$

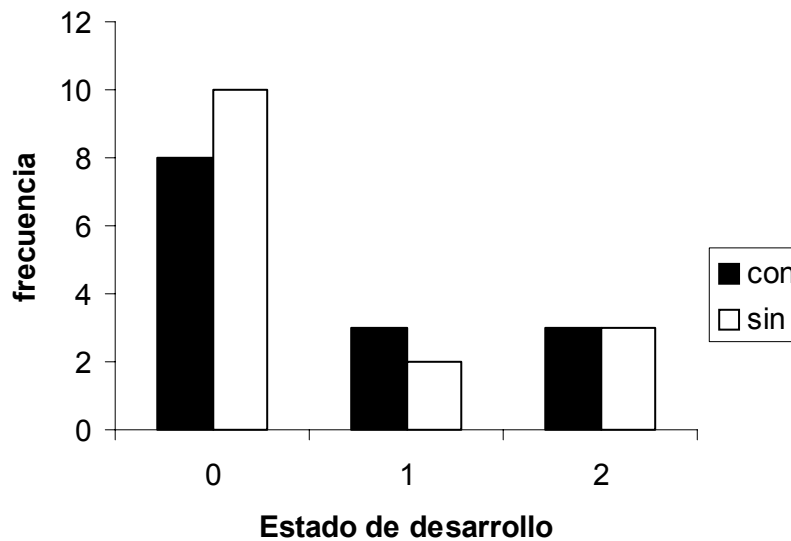


Fig 10. Frecuencia del estado de desarrollo de huevos de hembras que con o sin cópula.



## Actividad y comportamiento sexual de *Grallipeza* sp (Diptera: Micropezidae)

Ramsa Chaves

La familia Micropezidae que se caracteriza por tener patas largas, es relativamente diversa y abundante (Oldroyd 1964). En las especies del trópico, se ha observado un comportamiento de mimetismo, en el que en algunos casos los individuos utilizan sus patas delanteras para simular antenas de avispas (Eberhard datos sin publicar).

De este grupo se conoce muy poco en cuanto a su comportamiento e historia natural (Oldroyd 1964). Los adultos de muchas especies se alimentan de excremento, carroña o frutos en descomposición (Albuquerque 1980), y las larvas se desarrollan en madera en descomposición, materia vegetal, fruta y a veces infecta de forma secundaria los nidos hechos por otros insectos (Oldroyd 1964).

El comportamiento sexual de esta familia, ha sido descrito para dos especies, *Cardiocephala myrmex* (Wheeler 1924), y una especie de *Plecoscelus* (Eberhard 1994), y ha sido observada en *Ptilosphen virulatus* (Ortiz datos sin publicar) y una especie de *Taeniaptera* (Eberhard, datos sin publicar).

En tres de estas especies se ha observado que tienen algunas de las características de un sistema de apareamiento de lek. Los estudios realizados del comportamiento sexual de estas especies durante la cópula indican una serie de cortejos por parte del macho hacia la hembra, entre los que sobresale la transferencia de un líquido de las partes bucales del macho hacia los ojos, cabeza y a menudo, directamente a las partes bucales de la hembra (Ortiz, datos sin publicar).

Con el presente trabajo se pretende describir preliminarmente el comportamiento sexual de *Grallipeza* sp, un género de la familia Micropezidae, cuyo comportamiento sexual no ha sido reportado. Se pretende: 1) conocer su sistema de apareamiento, 2) describir su horario de actividad, 3) observar los comportamientos presentados durante la cópula, en especial los de transferencia de recurso por parte del macho a la hembra.

### Métodos

Las observaciones se realizaron del 15 al 31 de enero del 2001, a lo largo de la Quebrada Cañaza, en las cercanías del Barrio Ureña en Golfito, Puntarenas.

Se encontró *Grallipeza* sp a lo largo de la quebrada, en cinco plantas, dos de *Acalipha*, una *Inga*, una heliconia y una Fabaceae introducida, todas cerca de la quebrada y con características similares de exposición solar. Se marcaron las hojas de cada arbusto y se anotó la hora de llegada de los individuos y la hoja a la que llegaba, a lo largo del día.

Los individuos no fueron marcados, por lo tanto se trabajó con observaciones. Se determinó el sexo de cada individuo observado y se cuantificó la cantidad de cópulas e interacciones agresivas.

Los muestreos fueron realizados en horas de la mañana hasta las 12:00, y después de 13:00 a 14:00. Durante tres días se realizaron muestreos hasta que finalizó la actividad, entre 16:00 y 17:00. En las plantas visitadas se inició el muestreo a diferentes horas cada día, con el fin de obtener datos para diferentes horas por planta. Las rondas consistían en observar una hora por planta.

Se hicieron filmaciones de cópulas durante tres días, con una cámara Sony Hi 8 National OmniPro, modelo CCD TR- 700. Al video se le añadió un contador de décimas de segundo, con un generador de fecha y tiempo de American Dynamics modelo AD1440B.

Se anotó los comportamientos observados en cinco cópulas en 5 min buscando el periodo de más actividad para cada una. En total se observaron once comportamientos.

A cada uno de estos se le cuantificó el tiempo, con la excepción del comportamiento denominado "beso", al que no se le tomó la duración ya que fue menor de una décima de segundo en todos los casos. El último día se colectó 8 machos y 7 hembras para la identificación.

Se utilizó una prueba de Wilcoxon para determinar si existían diferencias en cuanto a la cantidad de machos y hembras durante el día. Una prueba de Kruskal- Wallis para examinar la abundancia de machos o hembras a través del día y determinar la existencia de picos de actividad. Se usó chi- cuadrado para comparar la cantidad de observaciones hechas en los diferentes sitios. Además se usó una prueba U de Mann-Whitney, para comparar el tiempo de permanencia en las hojas entre los individuos que copulaban y los que no copulaban y también entre los que peleaban y los que no. Se hicieron correlaciones de Pearson para ver si las peleas y las cópulas se relacionaban con el número de machos y hembras. Finalmente se utilizó un coeficiente de

concordancia de Kendall para comparar la distribución de tiempo en las categorías de comportamientos de las cópulas del video.

## Resultados

La llegada de los primeros micropépidos para ambos sexos ocurre entre las 06:00 y 07:00 (Fig. 1). En los machos la cantidad de observaciones por hora realizadas a través del día se mantiene constante (Kruskal-Wallis = 14.67,  $gl=9$ ,  $p=0.10$ ), aunque se observa una disminución en la actividad a partir de las 13:00 horas. En el caso de las hembras su actividad tampoco varía significativamente a lo largo del día (Kruskal – Wallis = 8.36,  $gl= 9$ ,  $p=0.50$ ), sin embargo a partir de las 15:00 se notó una disminución de actividad, presentándose los últimos individuos entre las 16:00 y 17:00 (Fig. 1).

Se observaron en total 223 machos y 92 hembras, presentándose una mayor cantidad de machos que hembras a través del día (Wilcoxon = 2.45,  $n=10$ ,  $p=0.014$ ) (Fig. 1).

Se observó una mayor cantidad de individuos en los sitios 1 y 2 ( $\chi^2 = 216.89$ ,  $gl= 4$ ,  $p< 0.001$ ). Para el sitio 1 se realizaron 140 observaciones, siendo el sitio más visitado. El sitio 2, presentó 112 observaciones, el sitio 3 y 5 presentaron 25 y 22 observaciones respectivamente. El sitio 4 fue el menos visitado con 16 observaciones.

El tiempo de las visitas de las moscas a las plantas no eran largas. En los casos en que hubo cópulas el tiempo de permanencia por parte de los individuos en la hoja fue en

promedio de 28.89 min (D.E.=23.15), y de 17.66 min (43.72) en los que no se presentaron cópulas ( $U=2248.5$ ,  $n1=271$ ,  $n2=28$ ,  $p< 0,001$ ).

En el caso de las interacciones agresivas, el tiempo promedio de permanencia en las hojas fue similar cuando hubo o no peleas, siendo de 12.96 min (D.E.=19.36) cuando se observaron peleas, y de 19.13 (43.61) cuando no ( $U=3799.00$ ,  $n1= 277$ ,  $n2= 23$ ,  $p=0.12$ ).

Se observa una correlación positiva entre la cantidad de peleas y la cantidad de machos ( $r= 0.81$ ,  $n=20$ ,  $p<0.001$ ), que no se observa con la cantidad de hembras y el número de peleas ( $r=0.12$ ,  $n=20$ ,  $p=0.61$ ) (Fig. 2). Las peleas fueron observadas solamente en machos. Se produjeron cuando un macho intentaba ocupar una hoja ya ocupada por otro, pero no de inmediato al arribo de un segundo macho a la hoja. Las peleas observadas se caracterizaron por ser enfrentamientos cuerpo a cuerpo en los que ambos individuos quedaban perpendiculares a la hoja, uno contra el otro mientras sacudían fuertemente las alas y mantenían sus patas sobre sus cabezas; la duración general de las peleas era de pocos segundos. En todos los casos uno de los individuos abandonaba la hoja volando lejos o a otra cercana.

Hubo una correlación positiva entre la cantidad de cópulas y el número de hembras ( $r=0.60$ ,  $n=20$ ,  $p=0.005$ ), no así para cópulas y número de machos ( $r=0.28$ ,  $n=20$ ,  $p= 0.23$ ) (Fig. 3).

Se identificaron 11 comportamientos sexuales en las cópulas grabadas: 1) frote de genitalia del macho por parte de la hembra, utilizando sus patas traseras, 2) frote por parte del macho con las segundas patas al pecho de la hembra, 3) hembra extiende sus patas delanteras hacia atrás y toca al macho, 4) limpieza de hembra con sus patas anteriores, 5) levantamiento de ovopositor por movimientos del macho 6) meneo (movimiento de izquierda a derecha), 7) movimientos de vaivén, 8) unión de patas delanteras entre los sexos 9) sacudida de alas, 10) levantamiento de ambas patas delanteras del macho (“V”) y 11) regurgitación de líquido del macho hacia la hembra (beso). La distribución de tiempo en las categorías de comportamientos para cada pareja no concuerda entre sí (Coeficiente de concordancia de Kendall =0.12,  $gl= 4$ ,  $p=0.30$ ) (cuadro 1). Tres de las cinco cópulas dedican una mayor cantidad de tiempo al comportamiento que consiste en el frote de la genitalia del macho por parte de la hembra. Hay comportamientos que dejan de observarse en ciertas cópulas, como en el que la hembra extiende sus patas delanteras hacia atrás y toca al macho y el de los movimientos de vaivén que solo se observan en dos cópulas. El comportamiento de unión de patas delanteras entre los sexos solo se da en una cópula. En todos los casos cada “beso” dado por el macho era seguido de una sesión de limpieza por parte de la hembra. De los finales de cópulas observados, no se detectó ningún comportamiento que indicara cortejo post-copulatorio. Se observó en algunas ocasiones como la hembra después de copular expulsa a través de su ovopositor una sustancia líquida.

## Discusión

La actividad de los individuos de esta especie en los sitios de observación comenzó entre las 06:00 y 07:00 para ambos sexos, observándose una constancia en ambos, hasta las 13:00 horas en la que los machos presentan un descenso en sus visitas. Para el caso de las hembras, las visitas comienzan a disminuir dos horas después; la disminución de actividad de machos y hembras no coincide probablemente ya que al estar los machos

en mayor cantidad, su disminución no va a afectar de gran manera la actividad de las hembras, en aspectos que involucran comportamientos sexuales, que fueron los observados en estos sitios. A partir de las 17:00 no se dan más observaciones de individuos en los sitios de estudio.

Durante el estudio no se vio a ningún individuo alimentándose de las hojas de las diferentes plantas ni de ningún otro recurso cercano, lo que indica que estos sitios no representan un sitio de alimentación importante para las moscas, tampoco se ve evidencia de que representen zonas de oviposición. Es posible entonces que las agregaciones se formaron para el apareamiento, conformando asambleas de cortejo o “leks”, como se nombrarán en adelante, que son sitios visitados por las hembras con el simple propósito de encontrar un macho para aparearse (Thornhill y Alcock 1983).

La mayor cantidad de machos que de hembras que se presenta a través del día para *Grallipeza* sp, confirma que el sistema de apareamiento de estos individuos es de tipo lek, pues según Høglund y Atalo (1995), una de las características del lek es que la cantidad de machos excede la de hembras.

En este sistema de apareamiento, los machos son territoriales, y se presenta una preferencia de ciertos sitios sobre otros (Thornhill y Alcock 1983). Las hojas observadas en los diferentes sitios fueron aquellas en las que se presentó actividad, todas distribuidas en el estrato medio del árbol, que se encuentra entre 1.2 y 1.5 m de altura; estas corresponden a las hojas más visibles desde el centro de la quebrada (obs. pers.).

Una de las ventajas que pueden presentar los sitios 1 y 2 sobre los otros es su posición, ya que según Thornhill y Alcock (1983), en las agrupaciones tipo lek lo que se busca es una buena posición en cuanto a visibilidad, ya que las hembras tienden a buscar ciertos sitios para tomarlos como punto de orientación para sus vuelos. Los sitios 1 y 2 pueden representar rutas hacia algún recurso importante para la hembra o algún sitio de oviposición.

La permanencia en las hojas juega un papel importante en la determinación del éxito de cópula probablemente porque si el macho continúa en la hoja después de determinado tiempo sin intentar ocupar o robar otra, es porque la hoja en la que se encuentra es lo suficientemente buena como para asegurarle conseguir hembras.

La relación que se observa entre la cantidad de machos y la cantidad de peleas, refleja que el aumento de la densidad de machos provoca un aumento en la tasa de intentos de robo de perchas y por lo tanto la cantidad de peleas (Thornhill y Alcock 1983).

La relación de las cópulas con la cantidad de hembras sugiere que ellas son el factor que limita la cópula, los machos siempre están en una alta densidad (Eberhard 1996).

La diferencia en cuanto a la distribución de tiempo en las diferentes categorías de comportamientos para cada pareja puede deberse a que las cópulas observadas se encontraban en diferentes etapas, esto por la dificultad de encontrar cópulas en sus inicios, sin embargo se necesitan observaciones de este tipo para poder hacer afirmaciones en el tema.

El cortejo durante la cópula puede explicarse por elección críptica de la hembra, pues la selección natural favorece la utilización de los estímulos producidos por el macho con el que la hembra está copulando, trayendo como consecuencia que la hembra esté modelada por este tipo de selección para utilizar los estímulos del macho para desencadenar algún mecanismo reproductivo que afecta al éxito reproductivo del macho.

Se supone que el macho podría tener más éxito haciendo más estimulación durante la cópula, estos estímulos pueden inducir respuestas positivas por parte de la hembra (Eberhard 1998). Si hay elección críptica por parte de la hembra, uno esperaría que fuera común que los machos realicen un comportamiento reconocible como cortejo, aún después de iniciada la cópula (Eberhard 1998), como se observa durante las cópulas de *Grallipeza* sp.

En cuanto a los “besos”, se han planteado dos posibles explicaciones para su presencia, una explica la relación del sexo con la comida como necesidad fisiológica de la hembra de alimento concentrado que lleve sus ovarios rápidamente a la madurez, y por lo tanto una inversión parental por parte del macho (Vahed 1998). La segunda explicación dice que estos “besos” se presentan para atraer hembras, facilitar la cópula y maximizar la transferencia de espermatozoides.

La sustancia líquida que la hembra deposita en las hojas por medio de su ovopositor, puede ayudar a explicar la selección críptica por parte de la hembra, pues en *P. viriolatus* se han analizado al microscopio placas con gotas post-copulatorias y se ha encontrado evidencia de la presencia de cantidades variables de espermatozoides en ellas (Ortiz, datos sin publicar).

El comportamiento sexual observado en los individuos de *Grallipeza* se realiza en sistemas tipo leks, presentando por lo tanto, comportamientos propios de este tipo de apareamiento. Presenta además comportamientos de cortejo por parte del macho que hacen pensar en que se está dando una elección críptica por parte de la hembra.

## Agradecimientos

Agradezco a William G. Eberhard por sus valiosas sugerencias, comentarios y el apoyo recibido durante la realización de este trabajo. También a Daniel Briceño por el préstamo del equipo para la realización y análisis de las cópulas en video, así como por sus acertadas apreciaciones durante la realización de esta investigación. A Patricia Ortiz por la identificación de la especie y ayuda en el procesamiento y análisis del video, a Johel Chaves por su ayuda en el análisis de datos y a ambos por sus valiosos aportes en diferentes maneras. A todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron con la realización de este trabajo.

## Bibliografía

- Albuquerque, Paes de, L. 1980. Estudos dos micropezidos da bacia amazonica. Contribução á sistemática de Micropezidae e estudo do género *Taeniaptera* Macquart, 1835 (Diptera – Acalyptratae). Acta Amazonica 10 (3): 659-670
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48: 711-733.
- Eberhard, W.G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton, NJ. 421p.
- Eberhard, W.G. 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etología* 6:1-8.
- Hoglund, J. y Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 207 p.
- Vahed, K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biol. Rev.* 73: 43-78.
- Oldroyd, H. 1964. The natural history of flies. Norton & Company Inc., New York.
- Thornhill, R. y J. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Massachusetts. 471p.
- Wheeler, W.M. 1924. Courtship of the calobatas. *J. Heredity* 15:485-495.

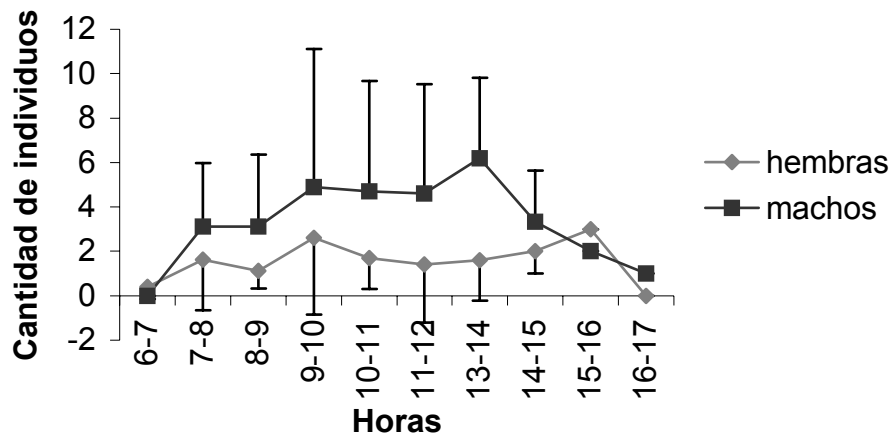


Fig.1. Promedio y desviación estándar de la cantidad de machos y hembras de *Grallipeza* sp a través del día.

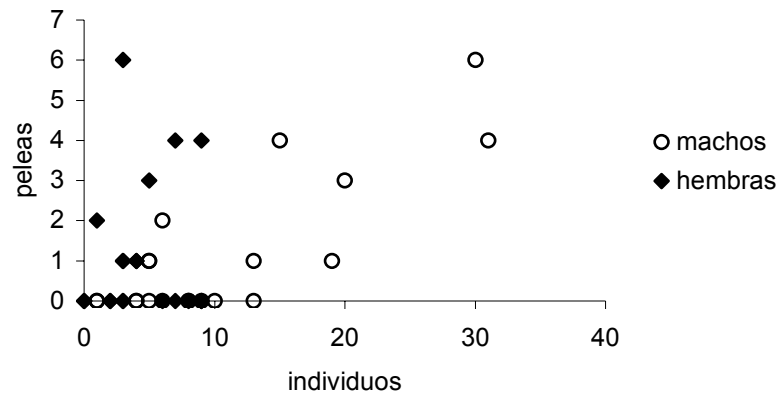


Fig. 2. Relación entre machos y hembras de *Grallipeza sp* observadas y la cantidad de peleas a través del día.

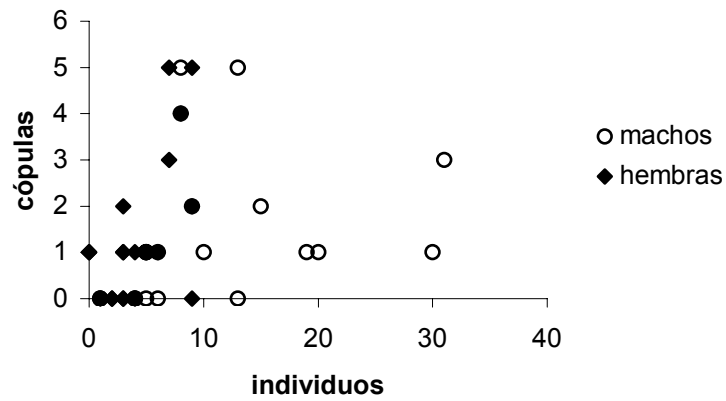


Fig. 3. Relación entre machos y hembras de *Grallipeza sp* observadas y la cantidad de cópulas a través del día.

Cuadro 1. Duración (s) de los comportamientos observados en cinco cópulas de *Grallipeza sp*.

Cópula	Frote genitalia	Frote Patas II	Limpia ambos	Limpia cara	Levanta Ovipositor	Meneo	Mece	Patas Delanteras	Sacude Alas	V	Total
1	1	20	0	12	41	3	0	0	0	0	80
2	242	54	0	63	0	29	0	0	8	8	404
3	27	0	0	283	59	25	0	0	10	0	404
4	140	37	9	46	0	14	8	0	87	17	358
5	101	0	9	3	37	0	22	12	0	0	184





## **Comparación de la actividad diurna y nocturna de una población, y caracteres morfológicos de dos poblaciones aisladas de *Eleutherodactylus fitzingeri* (Leptodactylidae) en Golfito**

**Erik Fallas Ballester**

Los mecanismos de aislamiento son factores que impiden cruces entre individuos de diferentes especies; el desarrollo de estos mecanismos constituye la esencia de la especiación (Solignac 1981). Sin embargo, todo proceso de especiación se inicia dentro de una población que ha sido separada, ya sea por procesos de vicariancia o dispersión.

Los animales pequeños tienden a menudo a no poder dispersarse ampliamente, e indican mejor la forma de extenderse de hábitats aislados en escalas locales y regionales (Greene 1997), y también a lo largo de la escala del tiempo.

La variación geográfica de las características de los organismos da mucha información acerca de la respuesta ambiental, estructura genética y estructura de la población. Los seres vivos varían, y la variación puede ser estudiada en diferentes niveles jerárquicos, como lo son las diferencias entre individuos, entre poblaciones o entre especies (Wartenberg 1985).

Muchos estudios de alometría evolutiva han sido enfocados sobre las modificaciones evolutivas del desarrollo, por ejemplo crecimiento relativo y forma, entre otros (Blackstone 1987). Las variables morfométricas son el objetivo de los biólogos evolutivos para estudiar los patrones de variación geográfica (Bocquet-Appel y Sokal 1989).

En anuros de la Familia Leptodactylidae, se han establecido comparaciones en aspectos morfológicos, bioquímicos y de biología histórica (Miyamoto 1981), y específicamente con individuos de los subgrupos de *E. fleschmanni* y *E. rugulosus* (Miyamoto 1983).

El género *Eleutherodactylus* es un grupo diverso, unas 400 especies (Duellman y Trueb 1994; Miyamoto 1983) distribuidas a través de los trópicos y subtropicos del Nuevo Mundo. Mucho se desconoce de su biología, tanto en aspectos ecológicos (Duellman y Trueb 1994; Scott 1991a y 1991b), como evolutivos.

El comportamiento de estos anuros ha sido poco estudiado, reflejo de ello es la escasa información. Se dice que son diurnos porque muchos de ellos son observados en el mantillo de los bosques durante ese momento, sin embargo en lo referente a su actividad- reproducción, canto, forrajeo- no hay mucha información que respalde eso, o por el contrario, que sean nocturnos; sin embargo su actividad no es lo suficientemente reportada para hacer tal aseveración, en algunos estudios se menciona la posibilidad que miembros de este mismo género se aparean de noche y forrajean durante el día (Scott 1991a) y que otros cantan durante la noche (Scott 1991b).

Este estudio lleva como finalidad explorar el comportamiento diurno y nocturno de una de las especies, quizá más abundantes de Costa Rica, *Eleutherodactylus fitzingeri*; y comparar las poblaciones mediante caracteres morfológicos de esta misma especie en dos lugares aislados.

### **Métodos**

El estudio se llevó a cabo en Golfito, Puntarenas, donde fueron muestreados dos sitios: El Naranjal-La Lechería y La Isla. La Isla está ubicada frente a Golfito (Fig.1), y separada del continente por medio de un manglar. Los datos en estos sitios fueron tomados en los días 14 - 17 y 21 - 24 de enero del 2001, en horas de la mañana y la tarde. A todos los *E. fitzingeri* observados se les midió la longitud hocico-ano con un vernier, coloración, presencia de manchas cerca del tímpano. Los sitios no presentaron ninguna característica en articular, se encontraban o a orillas del camino, o a lo largo y ancho de quebradas, o en parches de bosque o a lo largo de un lugar con pendiente.

Los individuos, en la mayoría de los casos, eran localizados al mover la hojarasca. Los individuos eran marcados con el fin de no volver a medir un mismo animal, el marcaje fue único para cada uno de ellos, y consistió en cortar dedos.

Durante los días 29 - 31 de enero del 2001 se tomó datos sobre el comportamiento durante las mañanas y las noches, en el sitio conocido como El Naranjal, a lo largo de una quebrada con agua, en un transecto de 100 m de largo.

Los individuos eran observados por períodos de 10 min, lo anterior si el animal no brincaba. Si el individuo saltaba, se le daban 5 min más para que se acostumbrara a la presencia del observador, y se iniciaba la toma de datos después de terminados los 5 min. En la mañana se caminaba en zig-zag y se removía la hojarasca.

Durante la noche se caminaba de la misma forma, y casi no se removía la hojarasca. Con el fin de asegurarse que la luz del foco no interfiriera en el comportamiento de cada individuo, las observaciones de cada rana se hizo con un visor nocturno (NOCP5), de rango de vista de 400 ft, con un campo de vista de  $10^\circ$ , y un aumento de 5.0X.

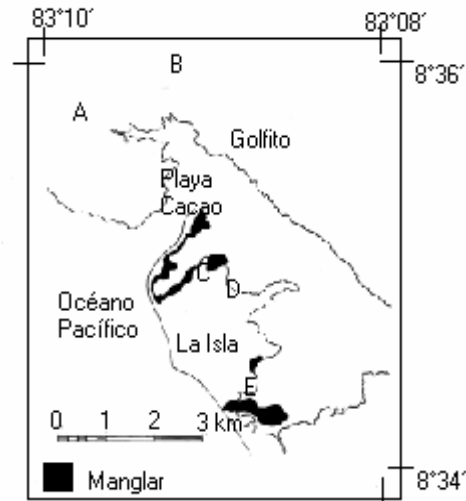


Fig. 1. Mapa con los sitios de muestreo (en letras). Modificado de la Hoja Topográfica de Golfito (Instituto Geográfico Nacional 1970). (A: La Lechería; B: El Naranjal; C, D y E: sitios de La Isla).

Los datos de comportamiento consistieron en caminar, se volvió, saltó, se escondió, permaneció quieto. Se esperaba observar alimentación, canto, reproducción, pero no fueron registrados. La distancia del observador al animal fue desde 1,5 hasta 3 m, como distancia máxima.

Para el análisis de los datos se utilizó la prueba estadística U de Mann-Whitney para comparar las longitudes (hocico-ano) de *E. fitzingeri* en La Isla y en Golfito y una prueba F que comparó las varianzas de la longitud hocico-ano según el sitio. Los datos de coloración y líneas oscuras cerca del tímpano fueron comparados con la prueba de chi cuadrado según sitio. Los datos de comportamiento se analizaron mediante un chi cuadrado que compara la actividad de *E. fitzingeri* durante la mañana y la noche.

### Resultados

Se encontró en La Isla un total de 11 individuos de *E. fitzingeri*, con un rango de longitud hocico-ano de 17 a 27,6 mm; mientras que en el continente este rango va desde 10,1 a 54,8 mm, para un total de 27 individuos (Fig. 2). No hay diferencias en cuanto al tamaño de *E. fitzingeri* en La Isla y Golfito ( $U_{0,025; 11,27}=210$ ;  $U_{\text{máx}}=170$ ;  $p=0.999$ ), sin embargo sí se encontró un componente de mayor variabilidad de este carácter en Golfito, reducido en La Isla ( $F=15.658$ ;  $p<0.001$ , con 26 y 10 g.l.).

Los datos obtenidos sobre coloración y presencia de líneas oscuras cerca del tímpano se observan en el Cuadro 1. La coloración no es un factor que se evidencia esté cambiando en las dos poblaciones de *E. fitzingeri* ( $\chi^2=6,667$ , con 3 g.l.;  $p=0,083$ ). Por otro lado la presencia-ausencia de líneas oscuras (negras) cerca del tímpano es indicativo que no varía en ambas poblaciones ( $\chi^2=0,965$ , con 1 g.l.;  $p=0,326$ ). Las proporciones de individuos con tales caracteres indican un comportamiento similar de la coloración y presencia de líneas oscuras en estos anuros de Golfito y La Isla, sin embargo los números no indican que haya la misma cantidad debido a que el tamaño de muestra de La Isla es menor.

El número de individuos de *E. fitzingeri* vistos durante la mañana fue menor comparado con el número de ellos durante la noche, en ninguno de los tres días se observaron diferencias climáticas evidentes. La mayoría de los individuos permaneció quieta durante la mayor parte del tiempo en cada una de las observaciones.

En el Cuadro 2 los individuos que aparecen en la columna Quietos representan a aquellos que nunca llegaron a moverse, lo que indica que proporcionalmente son la mayoría tanto en la mañana como en la noche, mostrándose que estas ranas se comportan con frecuencias muy similares tanto de día como de noche ( $\chi^2 = 6,129$ , con 4 g.l;  $p=0,190$ ), para las actividades registradas.

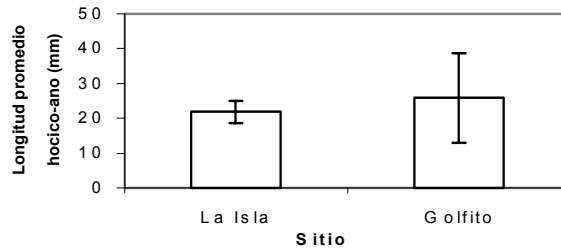


Fig.2 Longitud promedio hocico-ano de *E. fitzingeri*, con su respectiva desviación estándar, según sitio.

CUADRO 1: Coloración y presencia de líneas oscuras cerca del tímpano de *E. fitzingeri* según lugar.

	Lugar	Golfito	La Isla
Coloración	Café Oscuro	10	8
	Café Rojizo	6	3
	Café	5	0
	Café Claro	6	0
Líneas Oscuras	Ausente	15	8
	Presente	12	3

CUADRO 2: Comportamiento de *E. fitzingeri* en la Quebrada de El Naranjal, según hora del día

Hora	N	Actividad				
		Quieto	Se Volvió	Escapó	Caminó Saltó	
Mañana	16	9	6	3	2	6
Noche	37	29	8	3	2	4

### Discusión

La escasez de suficientes datos impide llegar a una conclusión más acertada, sin embargo las diferencias no encontradas en la población de *E. fitzingeri* de La Isla y de Golfito se originan muy probablemente en que la

primera supone ser una subpoblación de la segunda, de allí que no hayan diferencias en lo que respecta a los caracteres estudiados.

El tiempo de aislamiento es corto, al interpolar la edad con la profundidad del mar, tiempo de regresiones y transgresiones que han ocurrido en los últimos 10 000 años (Curry *et al.* 1969) o en los últimos 140 mil años (Pinter y Gardner 1989) suponen un aumento en el nivel del mar de unos 2 m, hace unos 4 000 años; muy probablemente un aislamiento no efectivo para esta especie, pensando que son escasos 2 ó 3m de profundidad lo que separa La Isla del resto de Golfito, área que se encuentra actualmente rodeada de manglar y por lo tanto no es significativa la profundidad para evitar el flujo génico (salida y entrada de individuos).

Las subpoblaciones tienden a ser fracciones de la población total, en el sentido de que algunos de los caracteres quedan representados en la nueva población o subpoblación por una frecuencia diferente a la frecuencia de la población original (Gillespie 1998). En este caso con *E. fitzingeri*, y específicamente con el carácter longitud hocico-ano, la variabilidad dentro de cada muestra es diferente estadísticamente, al punto que se puede decir que la mayor variabilidad de tamaños se encuentra en Golfito con respecto a la variabilidad de La Isla. Por lo tanto La Isla representa un sitio colonizado por individuos originarios de Golfito que fueron desplazados o llegaron a dispersarse.

Savage (1966 y 1982) menciona los orígenes de los grupos de la herpetofauna para Centroamérica que vienen a coincidir con los procesos de formación de barreras (Rosen 1985) que posteriormente harán especiar. Cuatro mil años pueden representar un período suficiente para que algunas especies evolucionen, pero dependerá en gran medida de lo cambiante del entorno, sino cambia, no hay razón para desarrollar o adquirir nuevos caracteres. Se podría esperar que si continúa en aumento el nivel del mar, y la subpoblación de La Isla quede completamente fuera de contacto de Golfito, llegará el momento de ser diferentes.

El comportamiento que muestra *E. fitzingeri* durante la mañana y la noche no es variable, por lo general hay una tendencia a huir, debido a la presencia del observador. Aunque se trató de minimizar esa perturbación, sigue persistiendo e influyendo en los resultados, tanto es así que los comportamientos registrados como unidades, todos demuestran que los individuos se sienten amenazados. El tiempo de observación puede influir, pues los anuros son animales poco activos, y aun más si las condiciones ambientales, precipitación, humedad, temperatura (en general la estacionalidad) no son las necesarias para que el observador pueda encontrar otro tipo de conducta, aunque por lo menos debieron verse comer, actividad que es necesaria para sobrevivir, y sin embargo no hubo este tipo de respuesta.

La reproducción sí puede verse influenciada por todos los factores antes mencionados, sin embargo se desconoce el momento de reproducción de *E. fitzingeri* para poder afirmar lo anterior.

Los resultados parecen indicar una tendencia a una mayor inmovilidad durante la noche que durante la mañana, quizá porque en la mañana los individuos buscan su alimento, aunque en algunos casos simplemente siguen el comportamiento de sentarse y esperar, típico de animales sedentarios como lo indican Huey y Pianka (1981), para ello deben buscar un buen sitio, ambos: hembras y machos; mientras que durante la noche los individuos buscan aparearse: mientras el macho canta en un sitio, la hembra busca el lugar de procedencia, sin embargo ninguno de estos dos comportamientos se observaron.

El permanecer quietos durante el verano hace que los individuos no tiendan a perder humedad (Taigen y Pough 1983), por lo que este comportamiento se puede esperar que cambie durante la estación lluviosa, lo cual ayuda a explicar el comportamiento de los resultados.

### Bibliografía

- Blackstone, N. 1987. Allometry and relative growth: pattern and process in evolutionary Studies. *Systematic Zoologist* 36 (1): 76 – 78.
- Bocquet-Appel, J y R. Sokal. 1989. Spatial autocorrelation analysis of trend residuals in biological data. *Systematic Zoologist* 38 (4): 333 – 341.
- Curry J, Emmel F. y P. Crampton 1969. Holocene history of a strand plain, lagoon coast, Nayarit, Mexico. *Lagunas costeras, un Simposio. Mem. Simp. Intern. UNAM-UNESCO, México, D.F.* 63-100.
- Duellman W. E. y L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press. EEUU. 670p.
- Gillespie J 1998. *Population Genetics* Johns Hopkins University Press. EEUU. 174p.
- Greene, H. 1997. *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature*. University of California Press. EEUU. 351 p.
- Huey, R y E. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62 (4): 991 – 999.
- Instituto Geográfico Nacional 1970 Hoja Topográfica Golfito 1: 200 000.
- Miyamoto, M. 1981. Congruence among character sets in phylogenetic studies of the frog genus *Leptodactylus*. *Systematic Zoologist* 30 (3): 281 – 290.

- Miyamoto, M. 1983. Frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group: a cladistic study of allozyme, morphological and karyological data. *Systematic Zoologist* 32 (2): 109 –124.
- Pinter N. y T. Gardner. 1989. Construction of a polynomial model of glacio-eustatic fluctuation: estimating paleo-sea levels continuously through time. *Geology* 17: 295 – 298.
- Rosen, D. 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 636 – 659.
- Savage, J. 1966. The Origins and History of the Central American Herpetofauna . *Copeia* 4: 719 – 766.
- Savage, J. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersal or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 464 – 547.
- Scott, N. 1991a.. *Eleutherodactylus bransfordi* (Rana), p. 403 – 404. *In* D. Janzen (ed.) *Historia Natural de Costa Rica*. EUCR, San José, Costa Rica.
- Scott, N. 1991b. *Eleutherodactylus diastema* (Martillo, Tink Frog), p. 404. *In* D. Janzen (ed.) *Historia Natural de Costa Rica*. EUCR, San José, Costa Rica.
- Solignac, M. 1981. Isolating mechanisms and modalities of speciation in the *Jaera albifrons* species complex (Crustacea, Isopoda). *Systematic Zoologist* 30 (4): 387 – 045
- Taigen, T. y H. Pough. 1983. Prey preference, foraging behavior, and metabolic Characteristics of frogs. *American Naturalist* 122 (4): 509 – 520
- Wartenberg, D. 1985. Canonical trend surface analysis: a method for describing geographic patterns. *Systematic Zoologist* 34 (3): 259 – 279.



## Actividad en una hormiga del complejo *Azteca chartifex* (Hymenoptera: Formicidae), Golfito

**Eunice Fallas Madrigal**

El género *Azteca*, se encuentra sólo en el trópico del Nuevo Mundo y todas las especies son arbóreas (Carroll, 1991). Existen cuatro grupos, dependiendo del tipo de nido que construyan; las que ponen sus nidos dentro de cavidades en plantas y tienen relación mutualista con la misma, las que hacen nidos llamados “jardines de hormigas”, las que tienen sus nidos en cualquier cavidad y por último las especies que construyen nidos de cartón como es el caso de *Azteca chartifex*. Estos hormigueros por lo general se encuentran colgando de una rama, están compuestos por una mezcla de madera masticada y saliva, externamente parecen de papel; el interior es un laberinto de celdas y túneles cuyas paredes están formadas por una sustancia que asemeja el cartón y pueden llegar a medir de 2 a 3 m de largo y sobresalir de la rama que los sostiene hasta 40 cm (Hogue, 1993). *Azteca chartifex* consiste en un grupo de subespecies, las cuales son comunes en la Amazonía y Panamá y su límite norte de distribución se da en la parte sur de Costa Rica, región en la cual son poco comunes (Longino, com. pers.).

Las hormigas realizan reclutamiento, comportamiento que se ha definido como la comunicación que atrae a los compañeros del nido a algún punto en el cual se requiere realizar un trabajo. Las hormigas han desarrollado una gran gama de opciones para reunir obreras y así unir fuerzas con el fin de movilizar comida, construir nidos, defensa de la colonia y migración a nuevos nidos. La forma predominante de reclutamiento es, la comunicación por un rastro químico. En varias especies de la subfamilia Dolichoderinae a la cual pertenece *A. chartifex*, se ha observado que lo que ocurre durante el reclutamiento, es que cuando los individuos dejan el nido en busca de comida, pueden seguir una guía de olor, pero eventualmente se separan uno del otro y cada uno inicia la exploración, al encontrar la comida, la hormiga regresa al nido más lentamente dejando tras de sí un fuerte rastro de olor. Se ha observado en especies de otras subfamilias como la hormiga de fuego *Solenopsis invicta*, que el número de individuos que dejan el nido es una función lineal de la cantidad de sustancia presente en la colonia como un todo (Hölldobler y Wilson, 1990).

La fauna del trópico húmedo incluye ciertas hormigas dominantes. Cuando se encuentran en un sitio son más numerosas que otras hormigas y llegan a excluir a otras dominantes, las cuales puede ser que sean numerosas en otras partes. Las dominantes son por lo general no nómadas, arbóreas, con varios nidos, sacarofílicas y depredadoras, practican mutualismo con homópteros: tienen el potencial para un crecimiento poblacional rápido. Cada una de estas hormigas territoriales está asociada positivamente con especies de hormigas menos agresivas, las cuales aparentemente prefieren vivir entre estos territorios, esta distribución afectada por la presencia de hormigas territoriales ha sido llamada la hipótesis de distribución de mosaico de las hormigas tropicales (Adams, 1990). Las especies de *Azteca* del Neotrópico contribuyen a la distribución en mosaico de las colonias al impedir agresivamente que muchas otras especies construyan nidos cerca de ellas (Carroll, 1991).

Wheeler (1986) encontró que en dos colonias de *A. c. laticeps* de Barro Colorado, existe una distribución bimodal de obreras, formando, muy claramente una casta de obreras mayores y otra menor, puede ser que existan también dos castas de obreras en la subespecie de *A. chartifex* que se encuentra en la región de Golfito, ya que en una colonia estudiada se distinguieron dos tamaños de obreras (obs. pers.). Wheeler (1986) menciona que la hormiga africana *Oecophylla*, tiene varias características similares a *A. c. laticeps* como la distribución bimodal de castas y la mayor proporción de obreras de tamaño mayor que las de menor tamaño y en ambas especies las mayores actúan tanto en el forrajeo como en la defensa. Wheeler (1986) propone que estas características que comparten ambas especies pueden estar asociadas a su dominancia en el dosel; especialmente porque además de los aspectos mencionados anteriormente en ambas especies se da, libertad de movimiento entre nidos, descentralización del nido principal y colonias de gran tamaño.

Los objetivos de este trabajo son determinar si existe un efecto de la distancia entre el recurso (comida) y el nido, en el proceso de reclutamiento de *A. chartifex*; establecer si existe preferencia por algún refugio para utilizarlo como depósito de comida; observar las interacciones de agresividad durante el forrajeo de *A. chartifex* hacia *Atta* sp; establecer si existen diferencias entre el primer individuo que llega al alimento y el resto de individuos de la colonia de *A. chartifex*.

## Métodos

Este trabajo se llevó a cabo en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en enero del 2001. Se observó una colonia de hormigas de *Azteca chartifex*, que tenía un nido suspendido bajo una rama de *Miconia trinerva* (Melastomataceae). Además en el mismo árbol se encontraban 10 refugios distribuidos entre los 2.50 y 4 m de altura, 6 se encontraban separados entre sí por alrededor de 40 cm, y el resto estaban prácticamente aislados en diferentes ramas.

El término **nido** se utilizará para referirse a la estructura de cartón construida por hormigas de *A. chartifex* que tiene forma de cono invertido, se encuentra suspendida bajo una rama y mide más de 50 cm de altura y aproximadamente 30 cm de ancho. La palabra **refugios** se utiliza para identificar las estructuras de cartón formadas por éstas hormigas pero que no miden más de 15 cm de alto y 6 cm de ancho, tienen forma ovalada y están adheridas a un tronco o rama, por lo que se observan como un abultamiento sobre la superficie del árbol.

Se colocaron tres cebos de atún a 60 cm de distancia entre sí, el primer día de muestreo los tres cebos se colocaron en la base del árbol y los días posteriores se fueron colocando a 50 cm de la posición anterior, hasta llegar a 250 cm de distancia. Durante 2 hr se cuantificó el tiempo en minutos que tardaban las hormigas en encontrar un cebo de atún y cuantas hormigas llegaban a dicho cebo conforme pasaba el tiempo, se ordenaron los datos en ocho categorías de tiempo de 15 min cada una, además en un cebo control que se encontraba a 50 cm de distancia del árbol se colectaron solamente las primeras hormigas que llegaban, para determinar si existen diferencias entre el primer individuo que llega al recurso y el resto de los individuos de la colonia.

Se contabilizó el número de hormigas con cebo que llegaban a tres de los diez refugios encontrados en el árbol. Para esto se realizaron observaciones seguidas de 5 min por refugio, dejando un intervalo de 10 min para realizar las otras tres observaciones (1 por nido) de 5 min cada una, en total se realizaron 15 observaciones por cada refugio. El último día de muestreo se colectó estos tres refugios, para determinar cual es el uso que las hormigas dan a estas pequeñas estructuras que construyen alrededor del nido.

Para determinar las interacciones de agresividad, se observó la reacción de *A. chartifex* cuando se colocaban individuos de *Atta sp* en el momento en que forrajeaban en el recurso artificial (atún) y cual era el comportamiento de *A. chartifex* cuando se colocaban individuos de *Atta sp* en el árbol donde se encontraba el nido.

Se realizaron observaciones del tipo de actividad de los individuos de la colonia a las 5:00, 7:00, 8:00, 10:00, 16:00, 17:00, 19:30 y 22:30.

En dos árboles que se encontraban a 6 y 9 m del de *M. trinerva* había también nidos de *A. chartifex*, por lo que se tomó individuos de uno de estos nidos y se colocaron junto a más de 60 individuos mientras estos forrajeaban observando las interacciones, para así determinar si se trataba de la misma colonia.

Se realizó análisis de varianza factorial para determinar si la distancia a la cual se encuentra el recurso afecta la actividad de reclutamiento, si hay diferencias en el número de individuos que llega a la comida conforme el tiempo transcurre, y si tanto la distancia como el tiempo afectan el número de individuos que llega al alimento, además de si hay preferencia por algún refugio para depositar el alimento y si hay un efecto del día en el movimiento de comida a estos refugios.

## Resultados

Al colocar aztecas de un nido cercano junto a las que forrajeaban no se observó ningún comportamiento de agresividad hacia las mismas, lo cual hace creer que son la misma colonia, especialmente si se compara con el comportamiento que se dio cuando se colocaron zompopas; caso en el que 43 de 60 individuos de *Atta sp* fueron atacadas por *A. chartifex* mientras éstas últimas se encontraba forrajeando, se define como ataque cuando al menos 6 individuos de *A. chartifex* sujetaban cada uno con sus mandíbulas una pata de un individuo de *Atta sp*, inmovilizándolo para trasladarlo fuera del área en que forrajeaban, este tipo de comportamiento se observó en un radio de 10 cm alrededor del atún. Cuando se colocaron 30 zompopas en el árbol por el cual circulaban las aztecas, 26 individuos fueron atacados, pero en este caso 1 ó 2 individuos de azteca sujetaban con sus mandíbulas una de las patas de la zompopa causando que éstas cayeran del árbol.

Se encontró que en los primeros 15 min de forrajeo casi no llegan individuos a los cebos, después la cantidad de individuos aumenta considerablemente, hasta llegar a un número constante en los últimos 45 min de observación ( $F= 11.617$ ,  $gl=7$ ,  $p<0.0001$ ) (Cuadro 1).

Un mayor número de individuos se observan a 0, 0.5 y 1 m (Cuadro 1) mientras que de 1.5 a 2.5 m había poca cantidad de individuos forrajeando ( $F= 104.188$ ,  $gl= 5$ ,  $p<0.0001$ ).



Al analizar los datos de categoría de tiempo y distancia juntos (Cuadro 1), se encontró que, a mayor distancia y menor tiempo transcurrido durante el reclutamiento es menos la cantidad de individuos que llegan al atún ( $F=6.627$ ,  $gl=35$ ,  $p<0.0001$ )

Se encontró que los individuos prefieren dejar la comida que transportan en el refugio 1 (Fig. 1;  $F=32.412$ ,  $gl= 2$ ,  $p<0.0001$ ), siendo el segundo día de muestreo en el que se da mayor movimiento de comida hacia los refugios ( $F= 3.815$ ,  $gl= 2$ ,  $p= 0.031$ ).

**Cuadro 1.** Promedio y desviación estándar de la cantidad de individuos de *Azteca chartifex* según la distancia al atún y el tiempo de reclutamiento durante el forrajeo.

Tiempo (min)	Distancia (m)						Total
	0	0.5	1	1.5	2	2.5	
0-15	2.33 ± 2.31	1.33 ± 0.58	6.5 ± 9.19	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	2.18 ± 3.87
16-30	7.00 ± 6.00	18.87 ± 30.89	1.00 ± 0	0.67 ± 0.60	3.67 ± 1.16	0 ± 0	11.86 ± 23.73
31-45	10.67 ± 6.38	52.79 ± 54.47	0.75 ± 0.50	1.17 ± 0.75	9.00 ± 2.00	0.80 ± 0.45	22.21 ± 40.27
46-60	23.29 ± 13.45	122.5 ± 50.78	3.87 ± 3.14	0.43 ± 0.54	7.00 ± 0	0.59 ± 0.62	24.88 ± 49.15
61-75	33.33 ± 10.03	136.87 ± 33.8	17.64 ± 18.05	0.67 ± 0.72	7.57 ± 7.28	0.50 ± 0.52	26.41 ± 47.58
76-90	49.17 ± 6.71	131.67 ± 40.23	42.64 ± 33.72	0.60 ± 0.70	7.44 ± 6.15	0.70 ± 0.82	36.89 ± 51.11
91-105	50 ± 9.72	120 ± 44.02	57.15 ± 25.75	0.44 ± 0.73	7.00 ± 6.96	1.20 ± 1.08	27.41 ± 39.61
106-120	54 ± 8.46	127.50 ± 39.72	51.63 ± 30.99	1.29 ± 0.76	10.79 ± 8.99	0.44 ± 0.51	31.69 ± 42.87
Total	29.86 ± 20.40	83.10 ± 64.28	83.10 ± 34.54	0.70 ± 0.73	7.93 ± 7.08	0.68 ± 0.75	26.60 ± 43.65

Cuando se observaron los individuos que se colectaron del cebo control, es decir aquellos que llegaban primero al atún, se observó que junto a *A. chartifex* forrajeara *Camponotus* sp (Formicinae), pero solo llegaban al inicio, o cuando sólo había un individuo de *A. chartifex* pero cuando el número de individuos de aztecas aumentaba a más de 10 ya no llegaban los de *Camponotus* sp.

También se observó que en esta especie de aztecas existe actividad en el día y la noche. A las 5:00 hay actividad en un refugio pequeño, pareciera que están construyendo el mismo, no hay forrajeo; desde las 7:00 hasta las 16:00 lo que se observa básicamente es que las hormigas se encuentran forrajeando activamente en el suelo cerca del árbol, a las 17:00 se ven menos individuos en el suelo y sólo se ven algunos en las hojas inferiores y la mayoría se mueven en el tronco y cerca de los nidos; a las 29:30 ya no hay actividad en el suelo sólo hay movimiento de pocas hormigas en el tronco y se observan más que todo sobre el refugio en el que estaban a las 5:00; a las 22:30 la actividad está concentrada en los refugios, se observan algunas moviéndose entre refugios, ninguna en el suelo.

## Discusión

El grupo *Azteca chartifex* tiene escasa densidad en Costa Rica, una colonia por cada kilómetro de distancia (Longino com. pers.), por lo tanto todos los nidos y los refugios observados en los árboles vecinos son de la misma colonia y esto se comprobó cuando se tomaron individuos del refugio que se encontraba a 6 m de distancia del nido en observación y se colocaron en uno de los cebos con atún en que ya forrajearan varias obreras y no se dio ningún tipo de interacción agresiva.

En *A. chartifex* el reclutamiento se da por feromonas al dejar la obrera que explora un rastro de olor tras de sí, esta podría ser la razón por la cual en los primeros 15 min de observación al atún llegan menos de cinco individuos (Cuadro 1), ya que apenas están llegando las exploradoras que aparentemente en este grupo son solitarias, pero cuando estas regresan al nido dejan tras de sí un rastro de feromonas fuerte que va a provocar que se de un aumento exponencial en la cantidad inicial de hormigas que llegan al atún, y el ritmo se desacelera en el momento en que como lo mencionan Hölldobler y Wilson (1990), las obreras se convierten en una multitud alrededor de la fuente de comida y por lo tanto las hormigas que no pueden llegar a la comida se regresan al nido sin dejar ningún rastro. Esto da como resultado una estabilización en la cantidad de obreras alrededor de la comida (Cuadro 1) en los últimos 45 min en que se realizó la observación.

Es a 0 m de distancia y más que todo a 0.5 m que se da el mayor promedio de individuos que llegan al atún (Cuadro 1), esto se puede deber a que cuando las hormigas dejan el rastro de olor éste no permanece mucho

tiempo en el aire, por ejemplo en *Solenopsis invicta* se ha observado que transcurridos 80 s se ha perdido la mitad del rastro que el individuo había dejado, por lo que son muy pocas las obreras que identifican el olor y por lo tanto la fuente de comida (Hölldobler y Wilson, 1990), además de que el hecho de forrajear implica un gasto energético que podría ser muy alto si la distancia que las hormigas deben recorrer es muy grande, además del riesgo de depredación que puede aumentar conforme la hormiga se aleja del nido cuando el atún estaba lejos del árbol, las observé forrajear a 80 cm de distancia. Dalling y Aizprúa (1997), observaron que hormigas del género *Azteca* que construyen nidos aéreos tienen su actividad de forrajeo concentrada alrededor del árbol en el cual se encuentra el nido. Lo anterior explica también por que a mayores distancias y menor tiempo transcurrido durante el forrajeo, prácticamente ninguna hormiga llega al atún mientras que hay una tendencia a que a menor distancia y a aproximadamente 45 min de colocado el atún son más el número de hormigas y ya prácticamente es constante la cantidad de hormigas forrajear en este recurso.

Una de las estrategias utilizadas por las hormigas para mejorar el proceso de cosecha de comida es el que las obreras la almacenen temporalmente en pequeños depósitos y luego la transportan al nido (Hölldobler y Wilson, 1990), los refugios que construye *A. chartifex* pueden tener función de depósitos temporales, que les permite recorrer menor distancia con la comida y por lo tanto continuar forrajear, disminuyendo el tiempo y la energía invertida y esto se reafirma al observar que el refugio más visitado por hormigas que cargaban atún es el 1 (Fig. 1) el cual se encontraba más cerca al suelo, lo cual disminuye el tiempo que se tarda en transportar la comida.

En el segundo día llegaban más hormigas con atún a los refugios, probablemente se debe a que el día anterior llovió y la superficie se encontraba más húmeda, se ha observado en varias especies de hormigas que la temperatura es un factor importante en la determinación de la actividad de las mismas, *Aphaenogaster rudis* (Myrmicinae) y *Paratrechina melanderi* (Formicinae) especies de bosque, toleran temperaturas superficiales de 15° C al iniciar el forrajeo y entre los 25-30° C en el pico de actividad; existen estudios que muestran que a mayor humedad mayor tolerancia de temperatura (Hölldobler y Wilson, 1990). Se ha observado un aumento en la actividad de forrajeo cuando a altas temperaturas existe gran humedad, especialmente en algunas especies desérticas y semidesérticas de Australia, Hölldobler y Wilson (1990) dicen que este debe ser un fenómeno general en las hormigas.

Hölldobler (1983) reportó en *Oecophylla smaragdina* un comportamiento similar al observado en las aztecas, estas hormigas al encontrarse un individuo que no es de la colonia, levantan la región gástrica en posición vertical y abren las mandíbulas como muestra de un intento de morder lo cual probablemente debido a la descarga de feromonas provoca que otros individuos cercanos de la misma colonia se alteran; la hormiga intrusa es atacada rápidamente por más hormigas, que la retienen hasta matarla. Es posible que este sea parte del mecanismo de defensa de la especie estudiada, ya que se sabe que en este grupo la defensa química es muy importante, lo cual puede estar determinando el mecanismo de alerta y ataque que realizan a la vez varios individuos de la colonia.

Adams (1990), observó en manglares del Atlántico de Panamá que, *Azteca trigona* una especie que construye nidos de cartón arbóreos y muy agresiva, permitía que *Zacryptocerus maculatus* forrajeara junto a ella. *Z. maculatus* detecta las señales de olor que produce *A. trigona* y se aprovechan de esto para seguir el rastro y así encontrar comida. También se ha observado a *Camponotus lateralis* utilizando los caminos de forrajeo que deja *Crematogaster scutellaris*. Hölldobler y Wilson (1990), dicen que en 1965 se observó en La Isla Trinidad lo que se podría llamar rastro compartido, esto se acerca a una relación neutral o comensalista entre *Camponotus beebei* y *A. chartifex*. Ellos explican que cada una de las colonias encontradas de *C. beebei* vivían en asociación muy cercana a una gran colonia de *Azteca chartifex*, que es una de las especies dominantes de los bosques de la isla. *Camponotus* anida en cavidades de las ramas cerca de donde están los nidos de *Azteca*, y sus obreras siguen las rutas de olor que las aztecas dejan en las ramas y los troncos del árbol hasta los sitios de forrajeo; por lo tanto lo que se observa es que *C. beebei* toma “prestado” los rastros de *A. chartifex* cuando los dueños le dan el uso mínimo. Las obreras de las aztecas fueron hostiles hacia las *C. beebei* y en algunas ocasiones las atacaron, pero éstas son más grandes y veloces por lo que podían huir de dichos ataques. Este comportamiento pareciera ser el mismo que observé entre *Camponotus sp* y *A. chartifex*, ya que a los individuos de *Camponotus* solamente los observé en los primeros minutos de forrajeo, cuando el número de aztecas en el atún aumentaba a más de 10 ya no se veían.

Cada especie tiene un cronograma de actividad diario propio. En Australia especies como *Myrmecia*, *Rhytidoponera*, *Dacryo* e *Iridomyrmex* se agrupan bajo las hojas a media tarde, conforme cae la noche, estas especies van entrando a sus nidos y empiezan a salir las especies nocturnas (Hölldobler y Wilson, 1990). Pareciera que en el caso de *A. chartifex*, se da actividad todo el día, en la noche y madrugada se dedican a construcción de nidos y movimientos entre los mismos y en el día la actividad es principalmente de forrajeo, en

otras especies como *Atta* también se ha observado que existe actividad todo el día. Aunque pareciera que es un ritmo circadiano el que manda puede ser que el hambre de la colonia o los cambios ambientales afecten el ciclo de actividad de una especie.

Aspectos en la actividad de *A. chartifex* como el proceso de reclutamiento, el comportamiento agresivo ante individuos de otras especies que se encuentren cerca de los nidos o el alimento son similares a los que se dan en otras especies del género *Azteca*. A pesar de que uno de los aspectos que caracterizan a esta especie es la agresividad tanto inter como intra específica, se pudo observar cierta tolerancia durante el forrajeo hacia *Camponotus* sp., probablemente porque *Camponotus* sólo forrajea junto a las aztecas cuando están en un número bajo, por lo que no son una amenaza muy fuerte. Esta especie de aztecas presenta aspectos observados tanto en otras especies del género como en especies dominantes del dosel como es el caso de las variaciones en tamaño corporal de las obreras. Además se cree que su actividad está afectada por factores ambientales como son temperatura y humedad.

### Agradecimientos

Agradezco a Jorge Lobo por su colaboración en el planeamiento y desarrollo de este proyecto, a Paul Hanson y William Eberhard por su ayuda en la recopilación de información y a Olman Alfaro por su colaboración en el análisis e interpretación de los datos.

### Bibliografía

- Adams, E.S. 1990. Interaction between the ants *Zacryptocerus maculatus* and *Azteca trigona*: interspecific parasitization of information. *Biotropica* 22(2): 200-206
- Carroll, C.R. 1991. *Azteca* (Hormiga azteca, Azteca ants, Cecropia ants). En D. H. Janzen (ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. pp. 822.
- Dalling, J.W. y R. Aizprúa. 1997. Influence of aerial *Azteca* nests on the epiphyte community of some Belizean orange orchards. *Biotropica* 29(2): 237-242
- Hogue, C.L. 1993 *Latin American Insects and Entomology*. University of California Press Berkley and L.A., California. 536 p.
- Hölldobler, B. 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica* 15(4): 241-250.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 p.
- Wheeler, D.E. 1986. Polymorphism and division of labor in *Azteca chartifex laticeps* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 59(3): 542-548.

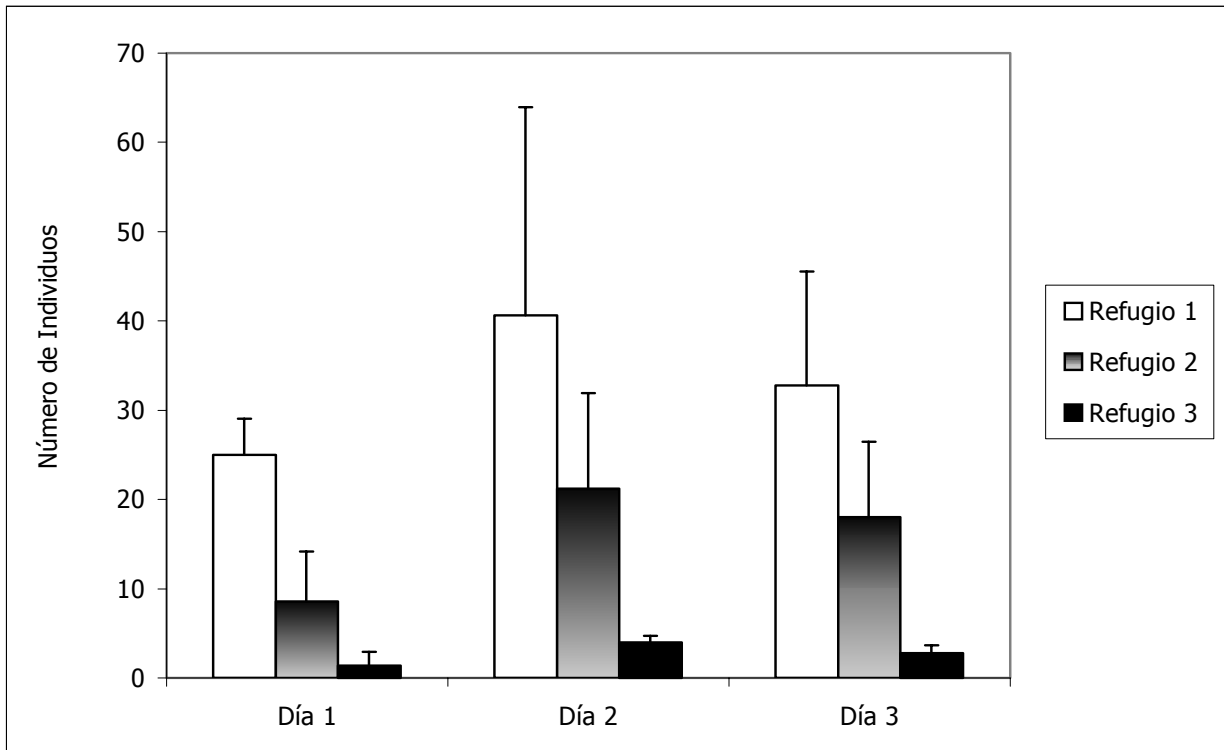


Fig. 1 Promedio ( $\pm$  desviación estándar) de individuos que llegan con atún a cada refugio según el día de observación.

## Estrategias de forrajeo de visitantes de *Calathea lutea* (Marantaceae)

Loretta Goldberg

Los síndromes de la polinización han surgido a través de una coevolución difusa entre la planta y el polinizador, una especie de planta es polinizada por más de una especie visitante (Sakai *et al.* 1999). La relación planta-polinizador se fundamenta en el mutualismo, ya que la planta logra dispersar sus gametos masculinos por medio del polinizador; mientras que éste obtiene una recompensa tal como néctar, polen, aceite o fragancias (Malooof e Inouye 2000). El néctar es la recompensa más importante que se ofrece a los polinizadores potenciales en angiospermas, no obstante especies particulares pueden ofrecer otras recompensas (Stiles y Freeman 1993).

La morfología floral es uno de los aspectos más importantes en dicha interacción y se relaciona con el polinizador más eficiente (Flores 1999, Sakai *et al.* 1999) al regular el acceso al centro de la flor. De forma tal que sólo ciertos grupos de polinizadores potenciales pueden acceder al néctar u otras recompensas. Una estrategia muy efectiva es crear estructuras tubulares angostas formadas por la corola que excluyen el acceso al néctar por parte de otros animales (Endress 1994). Además, determina la eficiencia de la deposición de polen tanto sobre el cuerpo del polinizador como sobre el estigma de las flores. La cuantificación de la morfología floral está restringida a la profundidad de la flor, la cual se relaciona con la longitud de la lengua y el pico del polinizador para determinar el acceso efectivo al néctar (Sakai *et al.* 1999). Algunos caracteres morfológicos como las dimensiones de las estructuras alimenticias de los visitantes, reflejan diferencias en la utilización de los recursos y se relacionan con la profundidad de las flores (Inouye 1980).

Los himenópteros, y en especial las abejas son polinizadores por excelencia, gran parte de la diversidad de las angiospermas se debe a la coevolución con ellas (Endress 1994). No todos los visitantes florales son polinizadores, pueden visitar una flor y robar polen o néctar sin polinizarla (Flores 1999). Los robadores de néctar incluyen aves, insectos u otros visitantes que remueven el néctar de las flores por medio de agujeros perforados o mordeduras en la base de la corola (Malooof e Inouye 2000). Las aves desempeñan además un importante papel como agentes de dispersión de frutos en angiospermas (Stiles 1991b). La familia Marantaceae es neotropical y contiene cerca de 550 especies, posee flores asimétricas con un mecanismo de apertura explosivo único desencadenado por la acción de los polinizadores, generalmente abejas euglosinas (Kennedy 1991, Endress 1994).

Los objetivos de la presente investigación son estudiar la actividad de los polinizadores potenciales de flores, robadores de néctar y dispersores de frutos de *Calathea lutea* (Marantaceae). Además, se buscó determinar si el mecanismo de apertura floral sirve para proteger a la flor de visitantes inoportunos analizando el éxito de visitación efectiva que recibe la planta. Finalmente se relacionó la morfología floral con la morfología del pico de las aves y la probóscis de las abejas visitantes, para determinar si pueden alcanzar los nectarios localizados en la base del tubo floral.

### Métodos

El estudio se realizó durante el mes de enero del 2001 en un sitio a orillas de la Quebrada Cañaza, Refugio de Vida Silvestre 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 6000 mm, la estación lluviosa abarca prácticamente todo el año (Bolaños y Watson 1993).

La estructura floral de *C. lutea* es muy modificada, tiene un estambre fértil y los pétalos se fusionan formando el tubo de la corola. En la antesis, el estilo está bajo tensión rodeado por un estaminoide pero que tira en dirección opuesta. Durante la polinización, el polinizador inserta su cabeza con fuerza en la flor en busca del néctar que se acumula en su base desplazando los apéndices del estaminoide (gatillo), dejando el estilo libre. El estilo se dispara bruscamente hacia arriba y el polen se adhiere al polinizador que deposita su propio polen en el estilo (Kennedy 1991, Endress 1994).

Se estableció un transecto de 300 m paralelo a la quebrada, en el cual se ubicaron nueve parches de *C. lutea* (Marantaceae), cada uno con cinco plantas. Las observaciones se realizaron desde las 06:00 hasta las 13:00 hr. Los parches fueron observados por períodos de 20 min en orden rotativo, visitando cada parche dos veces por día en horas distintas. En cada día de muestreo se inició la toma de datos en un parche diferente, con el fin de contar con datos para cada hora del día en todos los parches.

En cada período de muestreo se registraron las especies visitantes que llegaban a cada individuo identificándolas como posible polinizador, robador de néctar o dispersor, la frecuencia de visita, el número de

inflorescencias y de flores visitadas, la hora de llegada y el tiempo de duración de la visita realizada. La identificación de las posibles funciones de los taxa se hizo utilizando la Guía de Aves de Costa Rica de Stiles y Skutch (1995) y según Endress (1994).

Se clasificó el comportamiento de los visitantes en las siguientes categorías: 1. exploratoria, si sobrevolaban alrededor de una flor o inflorescencia. 2. posa sobre una flor o bráctea. 3. introductoria, si introducían el pico en el caso de los colibríes o la probóscis en las abejas dentro del tubo floral. 4. perforadora, si perforaban y hacían huecos en el tubo floral. 5. lleva flores o frutos.

Se identificó el tipo de flor visitada como flor abierta, flor cerrada, visitas en la base del tubo floral o a las brácteas de la inflorescencia. Para el caso de las visitas a flores cerradas se contó el número de éstas que se abrieron luego de la visita de cada grupo. Además, se calculó el éxito de apertura floral como la proporción del número de flores que abrieron entre el número de flores visitadas. Lo anterior se consideró como una medida del éxito de visitación que recibió la planta.

Con el fin de determinar si existe alguna relación entre la morfología floral y la morfología de los posibles polinizadores se midió con un vernier la longitud de la corola de 45 flores colectadas. Para los colibríes visitantes se midió con un vernier la longitud del pico y para las abejas visitantes la longitud de la probóscis. Los datos de los colibríes se tomaron de otro proyecto realizado durante el curso, y se midieron otros individuos en el Museo de Zoología de la U.C.R. Algunas abejas se colectaron con redes entomológicas durante el estudio, y se utilizaron otras de la colección de insectos de la U.C.R.

Se determinó si hubo picos significativos de actividad en términos de la frecuencia de visita de cada grupo a lo largo del día por medio de pruebas de Kolmogorov-Smirnov. Se realizaron pruebas G y de  $X^2$  para analizar el comportamiento de los visitantes en términos del tipo de visita (s) ejecutada (s). Se estimó la preferencia de visitación según la frecuencia de visita hacia algún tipo de flor entre los grupos de *C. lutea* usando pruebas G y de  $X^2$ .

Se realizó un *andeva* para comparar el tiempo promedio de duración de las visitas con respecto al tipo visita y al tipo de flor visitada por los grupos observados. Se realizó una Kruskal-Wallis para estimar el éxito de visitación efectiva que recibe la planta de acuerdo con la mayor proporción de flores abiertas por grupo de himenópteros y lepidópteros. Se realizó un *andeva* para comparar la longitud promedio del tubo floral de *C. lutea* y la longitud del pico de los colibríes, y con la longitud promedio de la probóscis de las abejas.

## Resultados

Las especies visitantes observadas de *C. lutea* se separaron en cuatro grupos para facilitar el análisis. El primero formado por insectos polinizadores: abejas euglosinas de los géneros *Eulaema sp* y *Euglossa imperialis*, y mariposas de la familia Hesperiiidae. El segundo grupo formado por insectos robadores de néctar, donde se incluye *Trigona fulviventris*. En el tercer grupo se incluyen las aves robadoras de néctar o de flores: los colibríes *Amazilia tzacatl*, *Phaetornis longuemareus* y *Trenetes ruckeri*, y *Coereba flaveola*. En el cuarto grupo se incluyen aves dispersoras de frutos y semillas como *Mionectes oleagineus* y *Sporophila aurita*. Se observaron hormigas del género *Atta sp* que cortaban las flores y las llevaban a sus nidos, además de algunos vespídeos, sin embargo no se incluyeron en el análisis ya que fueron pocos los individuos. *A. tzacatl* y *S. aurita* realizaron una única visita a los parches de *C. lutea* en estudio, por lo tanto no se incluyeron a la hora de analizar su actividad.

La mayor actividad de *Eulaema sp* y *E. imperialis* se concentra durante las primeras horas de la mañana (Fig. 1a,  $D_{max} = 12$ ,  $n = 23$ ,  $p < 0.001$ ; y  $D_{max} = 15$ ,  $n = 51$ ,  $0.001 < p < 0.002$  respectivamente). No hubo diferencias significativas con respecto a la actividad de las mariposas de la familia Hesperiiidae ( $D_{max} = 2$ ,  $n = 3$ ,  $p > 0.5$ ). Se observaron más visitas de *T. fulviventris* alrededor de las 7:00 a.m. y las 10:10 a.m. (Fig 1b,  $D_{max} = 13$ ,  $n = 57$ ,  $0.01 < p < 0.02$ ).

La actividad de las aves robadoras de néctar *P. longuemareus* y *T. ruckeri* fue similar a través del día según la frecuencia de visitas realizadas (Fig 2a,  $D_{max} = 5$ ,  $n = 10$ ,  $p > 0.5$ ; y  $D_{max} = 2$ ,  $n = 12$ ,  $p > 0.5$  respectivamente). Tampoco hubo diferencias en la actividad de *C. flaveola*, robador de flores ( $D_{max} = 2$ ,  $n = 3$ ,  $p > 0.5$ ). En la figura 2b se observa que *M. oleagineus*, único dispersor de frutos registrado realiza más visitas entre las 8:00 a.m. y las 10:00 a.m. ( $D_{max} = 7$ ,  $n = 16$ ,  $0.01 < p < 0.02$ ).

El comportamiento mostrado por las abejas euglosinas *Eulaema sp* y *E. imperialis* es el más variado dentro del grupo de los insectos polinizadores (Fig 3a,  $G = 13.236$ ,  $gl = 6$ ,  $p = 0.039$ ). Las visitas realizadas por *E. imperialis* fueron en su mayoría de tipo exploratorio, introductorio y mixto; mientras que en *Eulaema sp* fueron introductorias y mixtas. Con respecto a los himenópteros robadores *T. fulviventris* explora y perfora más las flores de *C. lutea*, siempre se observó posándose sobre la base de los tubos florales donde perforaba y hacía agujeros. (Fig 3b,  $X^2 = 35.4$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ). Para el caso de las aves robadoras y dispersoras (Fig 3c), las visitas de los colibríes fueron introductorias y dentro de las aves dispersoras *M. oleagineus* se llevó más frutos ( $G =$

60.74,  $gl= 10$ ,  $p < 0.001$ ). La categoría de visita mixta se refiere a que los individuos exploraron e introdujeron, exploraron y posaron o exploraron, posaron e introdujeron.

Según la Fig 4a, existe una tendencia a que *E. imperialis* visite más flores cerradas, *Eulaema sp* sólo visite flores cerradas y las mariposas Hesperíidae visiten muy pocas flores cerradas y abiertas ( $G= 5.02$ ,  $gl= 2$ ,  $p= 0.081$ ). *T. fulviventris* frecuenta más la base de los tubos florales que las flores cerradas (Fig 4b,  $X^2=19.59$ ,  $gl= 1$ ,  $p < 0.001$ ). Los tubos florales quedan más expuestos en las inflorescencias conforme transcurre el período floral, ya que se van liberando de la inflorescencia y quedan suspendidos en las brácteas. Con respecto a las aves robadoras de néctar y flores (Fig 4c), a pesar de que se observaron visitando las flores y las brácteas de las inflorescencias no se pudo diferenciar con exactitud si visitaban las flores abiertas o las cerradas por lo que su categoría de visita se consideró como flor-bráctea. Sin embargo, *P. longuemareus* y *T. ruckeri* fueron las aves que más visitas realizaron ( $X^2 = 13.07$ ,  $gl= 3$ ,  $p=0.004$ ). Las visitas analizadas en todos los casos fueron no exploratorias.

Las visitas que involucraron actividad perforadora o mixta se realizaron en promedio con mayor tiempo, los visitantes duraron menos tiempo cuando se llevaron flores o frutos de las inflorescencias. Las visitas exploratorias, de posar o introductorias se realizaron en un rango de tiempo similar (Fig 5,  $F= 2.74$ ,  $gl= 4$  y  $63$ ,  $p=0.036$ ).

Las abejas euglosinas *Eulaema sp* y *E. imperialis* abren una mayor proporción de flores por visita realizada (Fig 6), inclusive la primera abre más flores que la segunda. Las mariposas abren una proporción de flores mínima ( $K-W=16.687$ ,  $gl=2$ ,  $p < 0.001$ ).

De acuerdo con la Fig 8, la longitud del pico de *A. tzacatl* es más corta que la longitud del tubo floral; mientras que la longitud del pico de *T. ruckeri* y *P. longuemareus* son muy similares a la de las flores. La longitud de la probóscis de las abejas *Eulaema sp* y *E. imperialis* también tiende a semejar a la de la corola ( $F= 36.129$ ,  $gl= 5$  y  $112$ ,  $p < 0.001$ ). Cabe aclarar que ni la longitud del pico de los colibríes ni la longitud de la probóscis de las abejas representa toda la extensión de alcance de la lengua.

## Discusión

Las inflorescencias de *C. insignis* tienen un olor dulce que sirve para atraer a los polinizadores (Kennedy 1991, Endress 1994). Es probable que las flores de *C. lutea* produzcan compuestos semejantes que actúen como guías olfativas, con una mayor concentración durante las horas donde hubo mayor actividad. Además Dressler (1968a) menciona que las euglosinas son atraídas a las flores que visitan por su olor.

La planta podría estar regulando la producción de néctar en sus flores, para así ofrecerlo a sus potenciales polinizadores y evitar daños por ladrones. Las flores de *Calathea* son visitadas únicamente por su néctar y algunas tienen mucho, poco o casi nada de éste (Kennedy 1991, Endress 1994). Los factores citados podrían regular la actividad de los insectos polinizadores y robadores de néctar observados.

De acuerdo con Stiles (1975) es típico que los colibríes se detengan en sus rutas de forrajeo en busca de néctar de algún grupo de flores, y esto sea esencial para extraer néctar de flores de corola larga (Stiles y Skutch 1995). No obstante, con un mayor número de visitas registradas se hubiese comprobado la veracidad de este comportamiento para los colibríes observados. *C. flaveola* tiene un pico curvo y puntiagudo para perforar flores en busca de néctar (Stiles y Skutch 1995), a pesar de que no hubo diferencia en su actividad por las pocas visitas registradas, podría ser un ladrón. *M. oleagineus* es una especie que depende de frutos y néctar, consume bayas, semillas ariladas e insectos pequeños, mediante salidas cortas y vuelos estacionarios, a veces recoje frutos de *Heliconia* (Stiles y Skutch 1995). Por su estrategia de forrajeo y la abundancia de frutos pequeños observados en las brácteas de *C. lutea*, es probable que sea un potencial dispersor.

La tasa a la que las flores pueden ser manipuladas depende de varias características morfológicas de las flores y los forrajeadores. Además, la fidelidad de los visitantes hacia una especie de planta se basa en la existencia de una mínima recompensa (Heinrich 1975), en este caso el néctar ofrecido le permite a la planta manipular el comportamiento de sus visitantes para obtener polinizaciones efectivas. Otros estudios muestran que en promedio la concentración del néctar en estas flores es del 32.83%, con un volumen de 9.48 *ML* (Estrada 1997). Es probable que si el néctar se concentra más en flores cerradas, sean éstas las que reciban una mayor frecuencia de visita por las euglosinas en comparación con las abiertas que si ya fueron visitadas tienen menor néctar disponible. Además, las euglosinas tienen la capacidad de percibir el néctar acumulado (Roubik 1989), por lo que podrían diferenciar entre las flores de las inflorescencias y realizar diversos comportamientos. *T. fulviventris* es especialista en robar el néctar de flores largas de inflorescencias haciendo incisiones en la base de la corola con sus mandíbulas modificadas (Roubik 1994), explicando así la mayor frecuencia de visitas perforadoras a los tubos.

Las brácteas de las inflorescencias de *C. lutea* pueden acumular cierta cantidad de agua que puede ser el hábitat de insectos y arañas de los cuales se podrían alimentar los colibríes, pues estos son su principal fuente proteica (Stiles y Skutch 1995). A pesar de que no se determinó si visitaban las flores abiertas o las cerradas se sabe que *P. longuemareus* y *T. ruckeri* son expertos en perforar y rajar corolas largas para extraer néctar y en especial las de *Calathea sp.*, por lo es probable que sean robadores y no polinizadores de *C. lutea* (Stiles y Skutch 1995). Otros estudios indican que en la Península de Osa, son algunos de los ladrones más comunes (Stiles 1991).

Para muchos visitantes y polinizadores es crítico tener una noción del tiempo dedicado a sus actividades de forrajeo, y esto se puede relacionar con el valor y el sitio de localización de las recompensas obtenidas de una planta (Waddington 1983). *T. fulviventris* dura más tiempo perforando las flores debido al pequeño tamaño de su aparato mandibular (Roubik 1989, Maloof e Inouye 2000) y a que tiene que buscar las flores más expuestas en las brácteas de la inflorescencia o sea donde pueden alcanzar la base de los tubos. Además toma más tiempo el romper las flores dado a que no pueden acceder el néctar de otra forma. El llevarse flores o frutos de las inflorescencias se realiza en corto tiempo ya que las aves que hacen esto forrajean mediante salidas cortas (Stiles y Skutch 1995). Las demás actividades duraron un tiempo similar, en el caso de las euglosinas ellas dedican tiempo a andar alrededor y a desenrollar la lengua en busca del néctar (Dressler 1968 a, Dressler 1968 b) (Fig 5).

Debido a que el mecanismo de apertura floral de *Calathea* es disparado por acción de los polinizadores, ya que éstas permanecen cerradas y son forzadas a abrirse por los polinizadores (Endress 1994); se puede predecir que el éxito de visitación efectivo que recibe la planta estaría dado por la mayor proporción de flores cerradas que se abrieron por la visita de algún polinizador. A pesar de que no fue comprobado, es probable que con las visitas realizadas por las euglosinas se haya depositado polen en el estigma de las flores ya que abrieron más flores por visita en comparación con otros grupos. El mayor tamaño de *Eulaema sp* en comparación con *E. imperialis*, pudo haberle permitido ejercer mayor fuerza al insertar su cabeza dentro de la flor y así abrir más flores. La proporción de flores abiertas por las mariposas HesperIIDae fue muy bajo posiblemente por las pocas visitas registradas (Fig 6) (Endress 1994).

La profundidad del tubo floral tiene una relación cercana con la longitud del pico o la probóscis de los polinizadores (Sakai *et al.* 1999). Los colibríes pueden extraer néctar de flores con una variada longitud de corola (Heinrich 1975), en especial de corolas florales largas ya que los tubos florales concuerdan con la longitud y la curvatura del pico (Janzen 1971, Stiles y Skutch 1995) y éste es el caso de las flores de *C. lutea* estudiadas. El pico de los colibríes ermitaños es largo y curvado hacia abajo mientras que el de los no ermitaños es corto y recto, e inclusive ligeramente curvado hacia arriba en algunas especies (Stiles y Skutch 1995, Stiles 1991a). *P. longuemareus* y *T. ruckeri* son especies de ermitaños, por lo que sus picos pueden tener mejor acceso al néctar y esto se refleja en la mayor similitud de la longitud del pico con la corola de la flor. La morfología del pico de los no ermitaños explica porque la longitud del pico *A. tzacatl* difiere de la flor, además se sabe que éste es el principal visitador de *Heliconia latispatha* (Stiles 1975 y 1991a, Sakai *et al.* 1999) cuyas flores pudiesen ser más cortas que las de *C. lutea* (Fig 7).

Todas las abejas euglosinas tienen partes bucales muy largas, a veces la longitud de la lengua desenrollada excede la longitud del cuerpo (Dressler 1982), por lo que se especializan en polinizar flores profundas y tubulares tras consumir el néctar de Marantaceae. (Dressler 1968b, Endress 1994). A pesar de que no se midió la longitud de la lengua desenrollada es posible que su longitud total llegue a exceder a la corola de las flores de *C. lutea*, y ello facilita el forrajeo en estas flores.

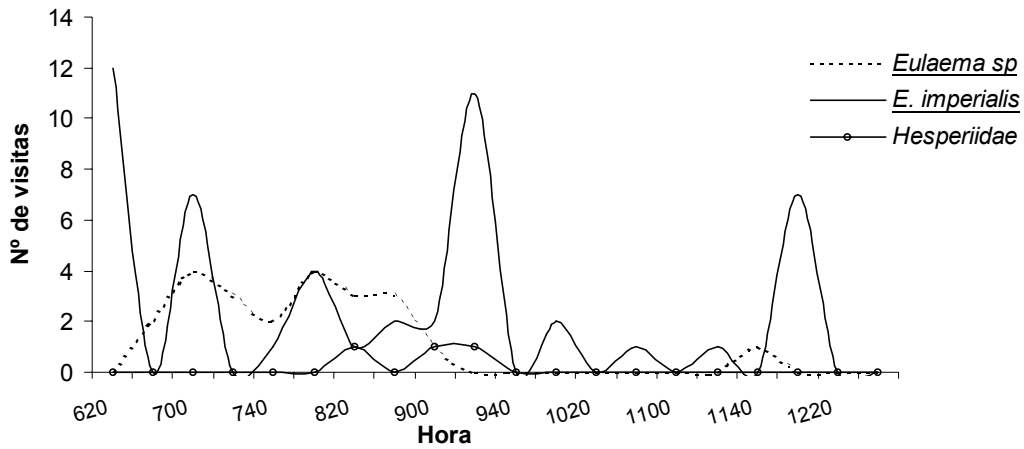
Se concluye que la morfología floral influye en el tipo de polinizador efectivo que puede tener una planta. En este caso las abejas euglosinas resultan ser los mejores polinizadores para *C. lutea*, dada su capacidad de abrir flores y a que por las dimensiones de su probóscis pueden tener mejor acceso a las recompensas ofrecidas.

## Bibliografía

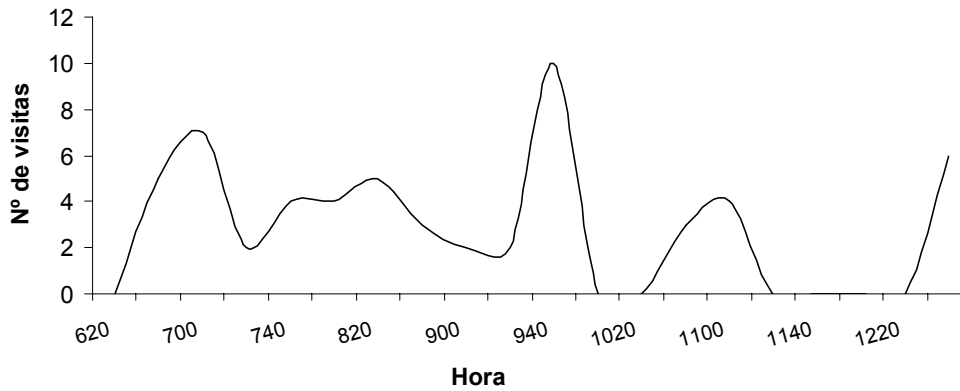
- Bolaños, R. y Watson, V. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica. Centro Científico Tropical.
- Dressler, R.L. 1968a. Pollination by euglossine bees. *Evolution*. 22: 202-210.
- Dressler, R.L. 1968b. Observations on orchids and euglossine bees in Panama and Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 15:143-183.
- Dressler, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 373-394.
- Endress, P.K. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge Trop. Biol. Press. Great Britain. 424p.
- Estrada, E. 1997. Afluencia de colibríes a inflorescencias de *Heliconia danielsiana* y *Calathea lutea* en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito. En Bolaños, F y Lobo, J. (eds). *Curso de Biología de Campo 1997*. Universidad de Costa Rica.



- Flores, E. 1999. La Planta: Estructura y Función. Vol II. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. pp 663-667.
- Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. *Ann. Rev. of Ecol. Syst.* 6: 139-170.
- Inouye, D.W. 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecología.* 45:197-201.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science.* 171:203-205.
- Kennedy, H. 1991. *Calathea insignis* (Marantaceae). En D.H. Janzen (ed.). *Historia Natural de Costa Rica.* M. Chavarría (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. Pp 206-208 .
- Maloof, J.E. y D.W. Inouye. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology.* 81: 2651-2661.
- Roubik, D.W. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees.* Cambridge University Press. Great Britain. 513 p.
- Sakai, S., M. Kato y T. Inoue. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean Gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *Am. Jour. of Bot.* 86: 646-658.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology.* 56:285-301.
- Stiles, F.G. 1991 a. *Heliconia latispatha.* (Heliconiaceae) En: D.H. Janzen (ed.) *Historia Natural de Costa Rica.* M. Chavarría (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Pp 252-254.
- Stiles, F.G. 1991b. Aves En: D.H. Janzen (ed.) *Historia Natural de Costa Rica.* M. Chavarría (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Pp 515-555.
- Stiles, F.G. y E. Freeman. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica.* 25:191-205.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 1995. *Guía de Aves de Costa Rica.* L. Roselli (Trad). Inbio. Heredia, C.R. 580 p.
- Waddington, K.D. 1983. Foraging Behavior of Pollinators. En: L. Real. *Pollination Biology.* Academic Press. USA. Pp 213-235.

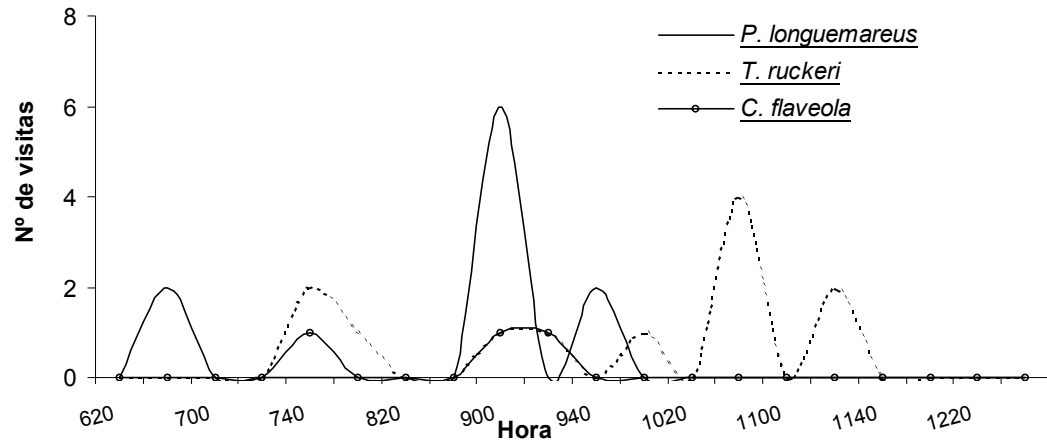


A. Himenópteros y lepidópteros polinizadores.

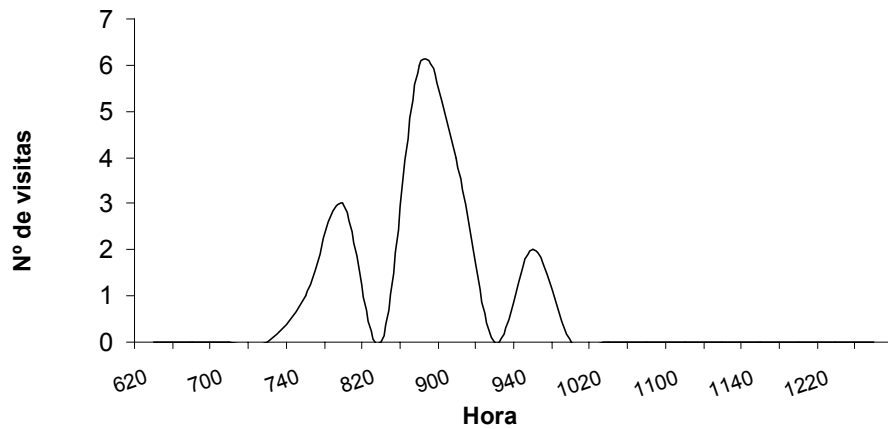


B. *T. fulviventris*, himenóptero robador de néctar.

Fig 1. Actividad de insectos polinizadores y robadores de néctar a lo largo del día.

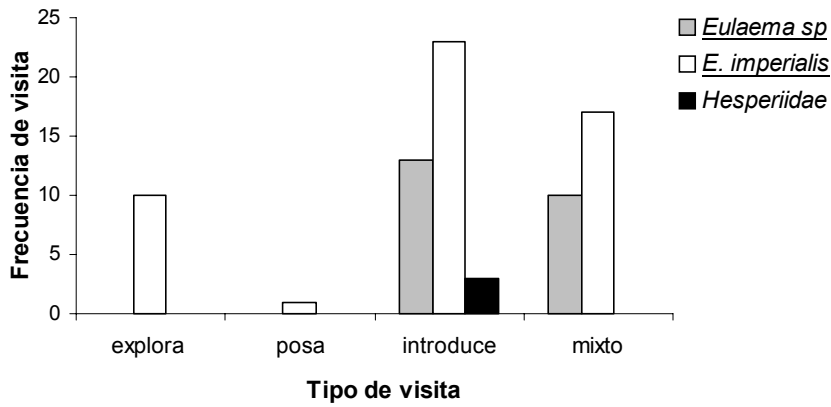


**A.** Aves robadoras de néctar y flores.

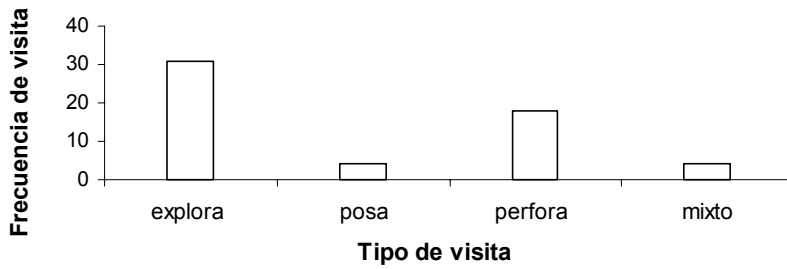


**B.** *M. oleagineus*, dispersor de frutos.

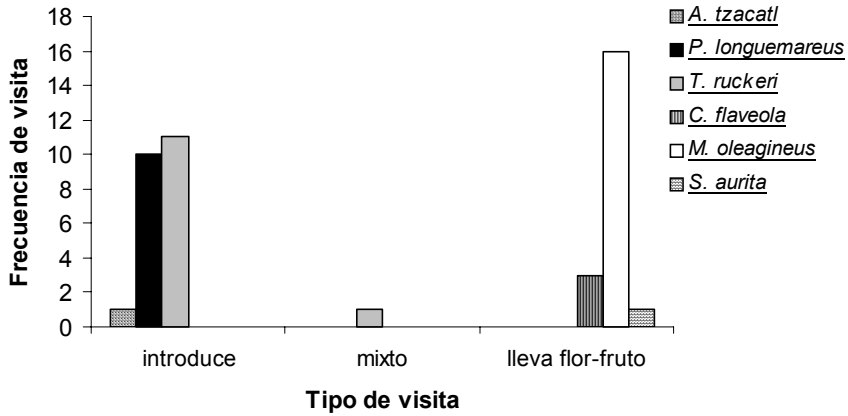
Fig 2. Actividad de aves a lo largo del día.



A. Himenópteros y lepidópteros polinizadores.

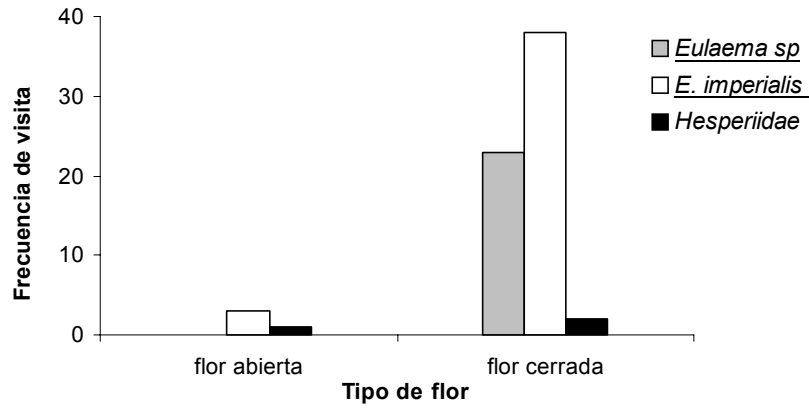


B. *T. fulviventris*, himenóptero robador de néctar.

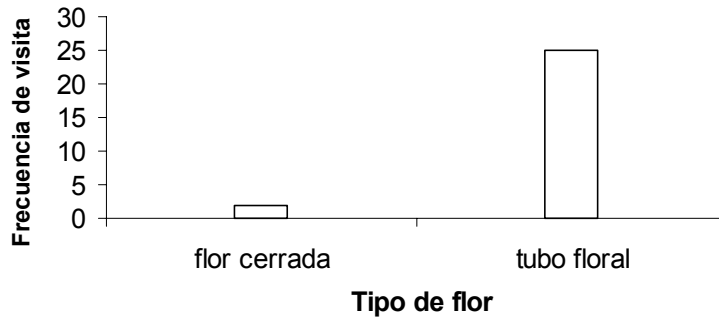


C. Aves robadoras de néctar-flores y dispersoras de frutos.

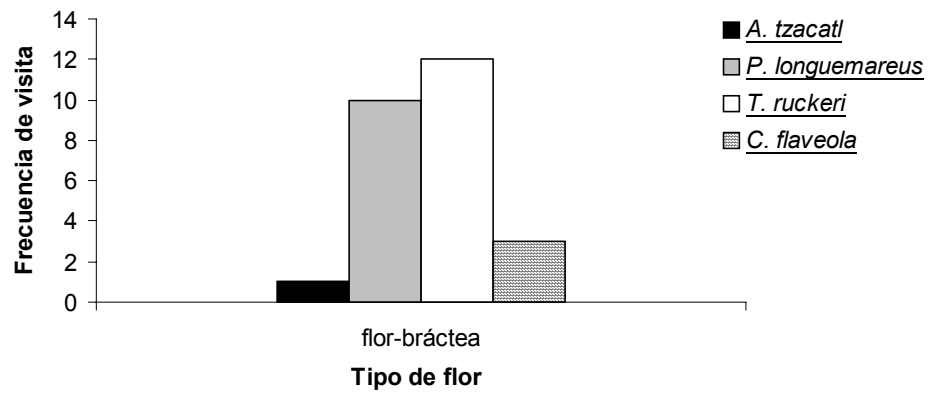
Fig. 3 Visitas realizadas a *C. lutea* según grupos visitantes.



A. Himenópteros y lepidópteros polinizadores.



B. *T. fulviventris*, himenóptero robador de néctar.



C. Aves robadoras de néctar y flores.

Fig 4. Tipos de flores de *C. lutea* visitadas según grupos.

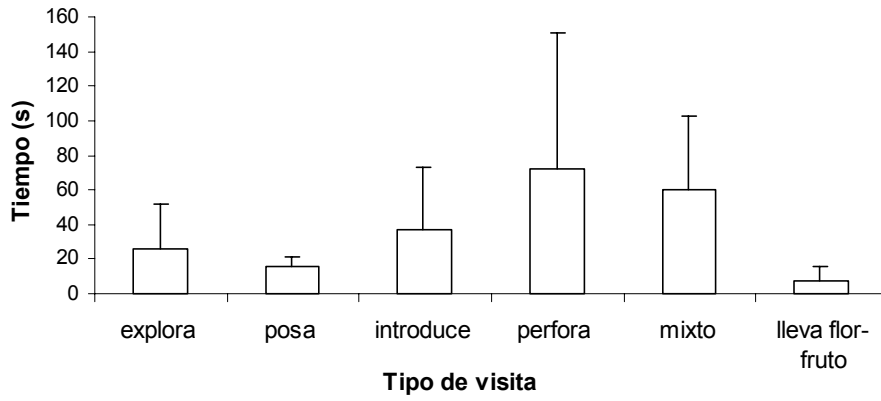


Fig 5. Promedios y desviaciones estándar del tiempo de duración según comportamiento de los visitantes.

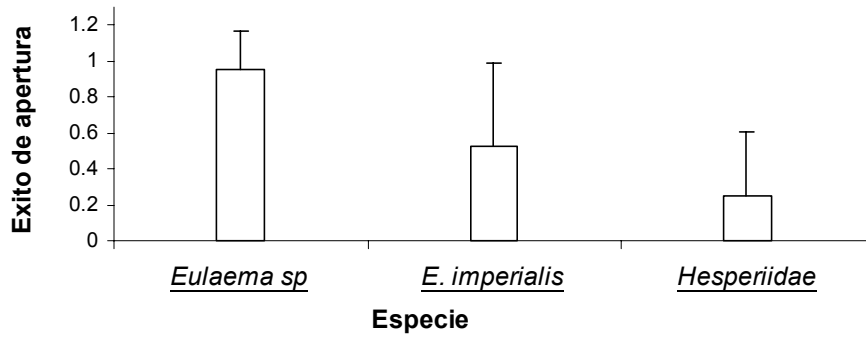


Fig 6. Promedios y desviaciones estándar del éxito de apertura de flores de *C. lutea* según insectos polinizadores.

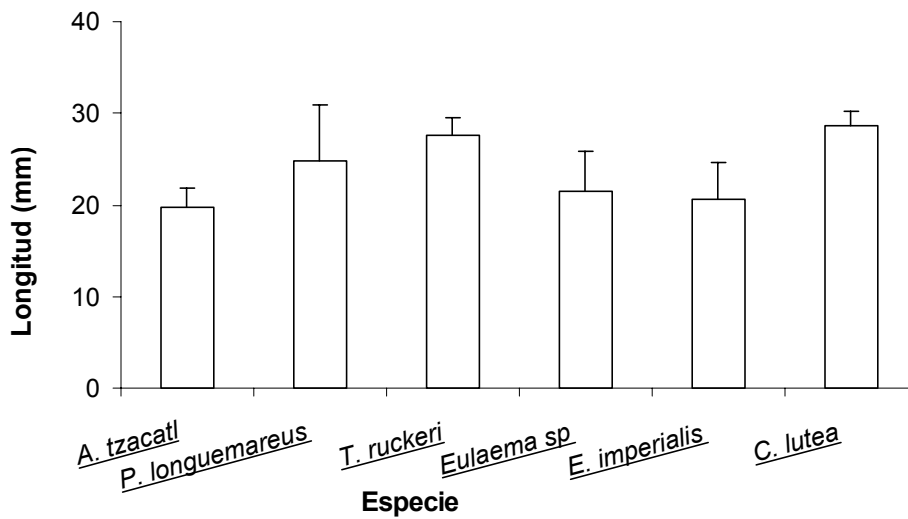


Fig 7. Promedios y desviaciones estándar de la longitud del pico de colibríes, probóscis de abejas y de la corola de flores de *C. lutea*.

## Actividad y comportamiento de tres especies de lagartijas simpátricas del género *Ameiva* (Teiidae)

Branko Hilje R.

La mayoría de las lagartijas regulan sus temperaturas corporales principalmente mediante diferentes comportamientos tales como moverse entre sol y sombra, entre microambientes calientes y fríos, modificando la postura y orientación corporal para lograr una mayor área de exposición solar y regulando los períodos de actividad. Los mecanismos de termorregulación abarcan a la vez la fisiología y morfología de las especies (Zug 1993 y Huey 1979).

La absorción de la radiación solar puede minimizarse o maximizarse según aumente o disminuya la superficie corporal del individuo. Así, cuando una lagartija necesita calor para termorregular suele expandir sus costillas ampliamente sobre el sustrato y orientar su cuerpo perpendicular al sol, mientras que cuando no lo necesita comprime sus costillas y se orienta de cara al sol (Pough et al. 1998 y Waldschmidt y Tracy 1983).

En los bosques la luz solar penetra solamente en parches del dosel por lo cual los costos para termorregular son mayores que para un sitio expuesto al estar limitados los recursos energéticos, y las especies pueden exhibir diferentes comportamientos de termorregulación. Además, los factores térmicos ambientales pueden imponer límites diarios o por temporadas en la actividad de las lagartijas (Pough et al. 1998 y Muth 1977).

Las especies de lagartijas del género *Ameiva* son diurnas y extremadamente activas principalmente en días soleados y en mitad de la mañana hasta el mediodía, son esencialmente heliotérmicas. *A. festiva* prefiere claros y bordes de bosque húmedo de sucesión secundaria, ocupando hábitats con un grado de insolación intermedio a los de *A. quadrilineata* y *A. leptophrys*. Esta última es una especie de bosque que se asolea debajo de vegetación baja y densa y que forrajea en claros pequeños. *A. quadrilineata* prefiere áreas abiertas, pero puede encontrarse ocasionalmente en claros de bosque causados por la caída de algún árbol (Echternacht 1991 y Hirth 1964).

En este estudio se pretende determinar la actividad y los diferentes comportamientos asociados con la termorregulación de estas tres especies y si la frecuencia de éstos se ve afectada por algunos factores ambientales.

### Métodos

Se muestreó durante el mes de enero del 2001 en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, en la zona denominada El Naranjal.

El área consta aproximadamente de 300m<sup>2</sup>, y está compuesta de una zona sin cobertura boscosa expuesta al sol y con basura vegetal en el suelo (troncos, ramas y hojas). Una zona en regeneración con árboles en crecimiento y otra compuesta por bambúes adultos, en las cuales la incidencia solar no era directa al sustrato sino que penetraba solo en ciertos parches conforme avanzaban las horas. El sitio se escogió por la presencia de las tres especies de ameivas, *A. festiva*, *A. leptophrys* y *A. quadrilineata*.

Los muestreos consistían en observar, clasificar, cuantificar y anotar comportamientos que realizaran las tres especies de lagartijas tanto adultas como juveniles durante sus respectivos períodos de actividad por día y por hora. Así, se cuantificó el número de veces que se asolearon, alimentaron, escaparon hacia la madriguera o se desplazaron. También las veces que movieron el cuerpo durante el asoleo y el número de interacciones entre las especies y dentro de las mismas tales como peleas por diferentes recursos (luz y alimento). Para los asoleos se midió además el tiempo que invertían en éste.

Además se midió la intensidad lumínica con un iluminómetro Kyoritsu modelo 5200 y las temperaturas ambiental y de máxima absorción (bulbo oscuro) con termómetros. Esta última consiste en medir la temperatura que es producida por la radiación solar que se está absorbiendo por el color negro, el cual absorbe todas las longitudes de onda. La luz se mide en los sitios y momentos de actividad de las lagartijas, y las temperaturas cada media hora aproximadamente.

Para el análisis de datos se utilizaron pruebas de chi cuadrado de Pearson y pruebas G para ver si existía diferencia entre la cantidad de asoleos por día por especie y edad, para la cantidad de asoleos por hora por especie y edad, así como esas frecuencias para la cantidad de comidas. Además se utilizaron las mismas pruebas para ver diferencias en cuanto a número de peleas por especie, y para categorías de tiempo de asoleo según categorías de

cantidad de luz. Se tomó el promedio (1,29 s) como referencia para dividir el tiempo de asoleo en mucho o poco e intensidades lumínicas inferiores a 40000 lux como leves, y similar o superiores como intensas.

Finalmente, se realizaron pruebas de T-student, análisis de varianza y pruebas a posteriori para determinar si los comportamientos eran influidos por la temperatura del bulbo negro, y una regresión múltiple para determinar si existe relación en cuanto a la duración del tiempo de asoleo y la temperatura del bulbo negro, la intensidad lumínica y la hora. Su significancia se determinó mediante una prueba de T-student.

## Resultados

Se obtuvo un total de 359 observaciones de las tres especies de ameivas, dándose una mayor proporción de individuos juveniles para todas las especies ( $X^2=3,819$ ,  $gL.=2$ ,  $p=0,148$ )(fig. 1).

El sol comenzaba a incidir en el área de muestreo en la zona abierta aproximadamente a las 0830 y conforme avanzaba la mañana iba abarcando la totalidad del área. Para el muestreo se tuvo días nublados (n), nublados con sol (ns) y soleados (s). Tanto *A. leptophrys* como *A. quadrilineata* prefieren asolearse en días soleados, mientras que *A. festiva* lo hace en días parcialmente soleados. Sin embargo estas preferencias no tienen que ver con la edad de los individuos (Cuadro 1)(fig2).

La especie que inicia más temprano las actividades diarias de asoleo y de alimentación es *A. leptophrys*, seguida de *A. festiva* y por último *A. quadrilineata*, y puede verse como cada especie utiliza ciertas horas específicas de la mañana con más frecuencia para realizarlas. Además los juveniles siempre inician más temprano estas dos actividades (Cuadro 1)(figs. 3 y 4).

Las tres especies muestran un patrón similar para la frecuencia con la que se alimentan y la frecuencia con que se asolean en cuanto a las condiciones del día. Resultando que *A. festiva* se alimenta más en días parcialmente soleados y las otras dos especies en días de mayor incidencia solar. Los juveniles de *A. quadrilineata* muestran patrones de alimentación similares a los adultos, los cuales se alimentan más en días soleados y menos en días nublados. No obstante esto no es así para *A. festiva* y *A. leptophrys* (Cuadro 1)(figs. 2 y 5).

Las interacciones fueron pocas y consistían en alejar a un intruso del espacio en el cual otro se estuviera asoleando o en el que anduviera forrajeando. *A. quadrilineata* presentó más peleas por comida que por espacio de asoleo, contrario a lo que sucedió en las otras dos especies (Cuadro 1 y 2).

Las tres especies pueden asolearse a diferentes temperaturas del bulbo negro, sin mostrar una preferencia por alguna temperatura para realizar este comportamiento o no ( $T=1,686$ ,  $gL.=357$ ,  $p=0,093$ )(fig. 6A). Tampoco existe una preferencia de alguna de estas temperaturas para alimentarse o no ( $T=1,763$ ,  $gL.=357$ ,  $p=0,079$ )(fig. 6B). Sin embargo a temperaturas altas los movimientos corporales para absorber energía lumínica disminuyen ( $T=2,926$ ,  $gL.=357$ ,  $p=0,004$ )(fig. 6C). Además, los tres comportamientos tienden a ser más frecuentes durante las primeras horas de actividad ( $X^2=178,71$ ,  $gL.=4$ ,  $p<0,001$ )(fig. 7). Por otro lado, cuando las temperaturas son más bajas el comportamiento de escape tiende a ser hacia madrigueras o cuevas y cuando éstas suben se presentan principalmente huidas o no ocurren escapes ( $F=3,852$ ,  $gL.=2$  y  $356$ ,  $p=0,022$ )(fig. 8).

Los individuos observados invierten menos tiempo en asolearse cuando la luz es intensa y más tiempo cuando la luz es leve ( $X^2=3,98$ ,  $gL.=1$ ,  $p<0,05$ ) (fig. 9).

La duración del tiempo de asoleo no tiene relación con la hora ( $T=0,17$ ,  $b=-0,16$ ,  $p>0,05$ )(fig. 10), ni con la temperatura del bulbo negro ( $T=0,042$ ,  $b=0,08$ ,  $p>0,05$ )(fig. 11) pero si con la luz ( $T=-2,04$ ,  $b=-0,002$ ,  $p<0,05$ ), indicando la pendiente negativa que a mayor cantidad de luz menor tiempo de exposición solar por parte de las ameivas (fig. 12).

## Discusión

El observar proporciones más altas de juveniles podría apoyarse con lo encontrado por Fitch (1970) para esta zona del país. Este determinó que los ciclos reproductivos de *A. festiva* y *A. quadrilineata* ocurrían durante todo el año, por lo cual es posible la abundancia de juveniles de estas dos especies (fig. 1).

*A. quadrilineata* al utilizar más los sitios abiertos para asolearse dependerá de la energía solar directa para termorregular, por lo cual en días soleados aumenta su actividad (fig. 2)(Hillman 1969 y Hirth 1964). Sin embargo también hay más individuos de esta especie en días nublados, pero podría deberse a que en estos días cerca del mediodía salió el sol y se observó a juveniles iniciar su actividad. *A. festiva* puede captar radiación solar a intensidades intermedias y por lo tanto preferir incluso asolearse en días parcialmente nublados (Echternatch 1991)(fig. 2). Aunque entonces esto debería haberse dado en *A. leptophrys* para los días nublados porque absorbe energía solar menos intensa. Pero esto podría explicarse por dos razones: una, que el tipo de bosque del área muestreada no es el ambiente en el cual ellos se desenvuelven mejor, pues las observaciones para adultos son



pocas y las demás corresponden a juveniles. En el bosque primario continuo en un solo parche de sol fue posible ver hasta dos adultos asoleándose. Segundo, que adultos de ésta especie pueden mantener por más tiempo su temperatura corporal que las otras dos especies lo cual le permite forrajear efectivamente a grandes distancias de los parches de sol y además que los juveniles no poseen esta capacidad y necesitan áreas de mayor temperatura y luz solar como la escogida para este estudio (Hillman 1969 y Hirth 1964).

Las horas de actividad tomando en cuenta el número de asoleos y comidas concuerdan con los obtenidos por Hillman (1969) y los de este con los de Taylor (1956) y Hirth (1963), los cuales demuestran que *A. leptophrys* inicia la actividad más temprano, seguida de *A. festiva* y posteriormente *A. quadrilineata* (figs. 3 y 4). Por lo tanto quien regule primero su temperatura corporal inicial estará lista para forrajear primero también. Los juveniles inician ambos comportamientos antes probablemente para evitar como en otras especies interacciones por recursos con adultos. Porque requieren una exposición solar continua al tener una menor superficie-volumen que no les permitiría retener calor corporal tan eficientemente como un adulto o porque lo pierden con mayor facilidad. También porque la regulación de temperatura en individuos pequeños se basa además en convección, es decir por intercambio de calor con superficies o con la temperatura del aire, lo que les permitiría estar todo el día expuestos al sol, pues así como podrían perder calor por convección lo ganarían por la radiación solar. Este mecanismo de separación de horas de actividad así como los sitios en donde los llevan a cabo es lo que ha hecho posible la simpatria de estas tres especies de lagartijas (Pough et al. 1998, Christian et al. 1983, Hillman 1969, Hirth 1963 y Taylor 1956).

La frecuencia de alimentación de las especies por día se explicaría con lo dicho anteriormente. Es decir que quien alcance una temperatura corporal óptima podrá realizar otras actividades como alimentarse. Puede verse entonces como ambas actividades son muy parecidas entre las especies (figs. 2 y 5). Cabe decir que para los juveniles se cuenta con un número alto de observaciones para *A. quadrilineata*, lo cual permitiría decir que las edades utilizan condiciones del día similares. Pero el hecho de que esto no sea tan claro en las otras dos especies puede deberse a la cantidad de observaciones que se tienen y ésta a que las características del área de muestreo beneficien más a *A. quadrilineata* que a las otras dos.

El hecho de encontrar diferencias por el tipo de pelea (sol o alimento) podría deberse a la poca cantidad de datos obtenidos para las especies y a que para *A. quadrilineata* se tienen la mayoría de las observaciones y estas influirían en los resultados (Cuadro 2).

El no darse preferencias por temperaturas del bulbo negro para realizar o no el asoleo o alimentación sugiere que quizás estos comportamientos no están influidos directamente con esta temperatura sino más bien por otros factores como luz. La cual al aumentar se reduce los costos de termorregulación y es más fácil alcanzar la temperatura corporal óptima y de forrajeo (fig. 6 y 7)(Schall 1977).

La temperatura de absorción afecta los movimientos de termorregulación de estas especies porque todos ellos, ya sean extender las costillas sobre el sustrato, apoyar todo el cuerpo sobre el sustrato o mover los brazos y los dedos son ajustes en el comportamiento para aumentar la superficie corporal y absorber al máximo la radiación solar. Y estos fueron más comunes cuando las lagartijas estuvieron más necesitadas de calor corporal, es decir durante el inicio de la actividad (figs. 6 y 7)(Pough et al. 1998 y Waldschmidt y Tracy 1983).

Las temperaturas corporales no son muy altas ni las óptimas al inicio de la actividad (primeras horas). Por lo cual el hecho de escapar hacia cuevas se dio cuando los individuos iniciaban el asoleo y aún no alcanzaban termorregular bien (fig. 8). La temperatura corporal influye en la velocidad de movimientos y de escape (correr), resultando que individuos con temperaturas corporales mayores pueden correr más rápido que los de temperaturas corporales bajas, los cuales seguramente no se arriesgarán a ser depredados y utilizan el mecanismo de esconderse. No obstante, otros factores actúan en conjunto durante el comportamiento de escape, tales como tamaño corporal, sexo y edad mayoritariamente (Pough et al. 1998, Waldschmidt y Tracy 1983 y Schall 1977).

Parece ser que la luz es el principal factor que influye en el tiempo que las especies invierten en asolearse, pues con luz intensa los individuos se exponen menor tiempo al sol que cuando la intensidad es leve porque como se dijo anteriormente, a mayor radiación solar la temperatura corporal óptima se alcanzará con mayor facilidad y en menor tiempo (fig. 9). Además esto se apoya con la relación negativa entre luz y tiempo de exposición solar y no con lo obtenido para horas y temperatura del bulbo negro (figs. 10, 11 y 12).

Finalmente se podría decir que la actividad y comportamientos de estas especies y de sus estadios poseen ligeras características propias para cada una, y que además éstas apoyadas por los factores ambientales de los cuales dependen, permiten que estas tres lagartijas habiten y compartan ambientes muy similares.

## Agradecimientos

A Tania Chavarría por ideas, equipo y ayuda en pruebas estadísticas.

### Bibliografía

- Christian, K., R. Tracy y W.P. Porter. 1983. Seasonal Shifts in Body Temperature and Use of Microhabitats by Galapagos Land Iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology* 64(3):463-468.
- Echternacht, A.C. 1991. *Ameiva* y *Cnemidophorus* (Chisbalas, Macroteiid Lizards). En: Janzen, D.H. *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José. 379-383.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive Cycles in Lizards and Snakes. *Misc. Publ. 52, Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.* 93-95.
- Hillman, P.E. 1969. Habitat Specificity in Three Sympatric Species of *Ameiva* (Reptilia: Teiidae). *Ecology* 50(3):476-481.
- Hirth, H.F. 1963. The Ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecological Monographs* 33:83-112.
- Hirth, H.F. 1964. Temperature Preferences of Five Species of Neotropical Lizards. *Herpetologica* 20(4):273-276.
- Huey, R.B. 1974. Behavioral Thermoregulation in Lizards: Importance of Associated Costs. *Science* (184):1001-1003.
- Muth, A. 1977. Body Temperatures Associated Postures of the Zebra-tailed Lizard, *Callisaurus draconoides*. *Copeia* (1):122-125.
- Pough, F.H., R.M. Andrews, J.E. Cadle, M.L. Crump, A.H. Savitzky y K.D. Wells, 1998. *Herpetology*. Prentice Hall Inc., New Jersey. 577.
- Schall, J.J. 1977. Thermal Ecology of Five Sympatric Species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 33(3):261-271.
- Taylor, E.H. 1956. A review of the lizards of Costa Rica. *Univ. Kansas. Sci. Bull.* 38: 3-332.
- Waldschmidt, S. Y C.R. Tracy. 1983. Interactions between a lizard and its thermal environment: Implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 64(3):476-484.
- Zug, G.R. 1993. *Herpetology: An introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Inc, USA. 250-252.

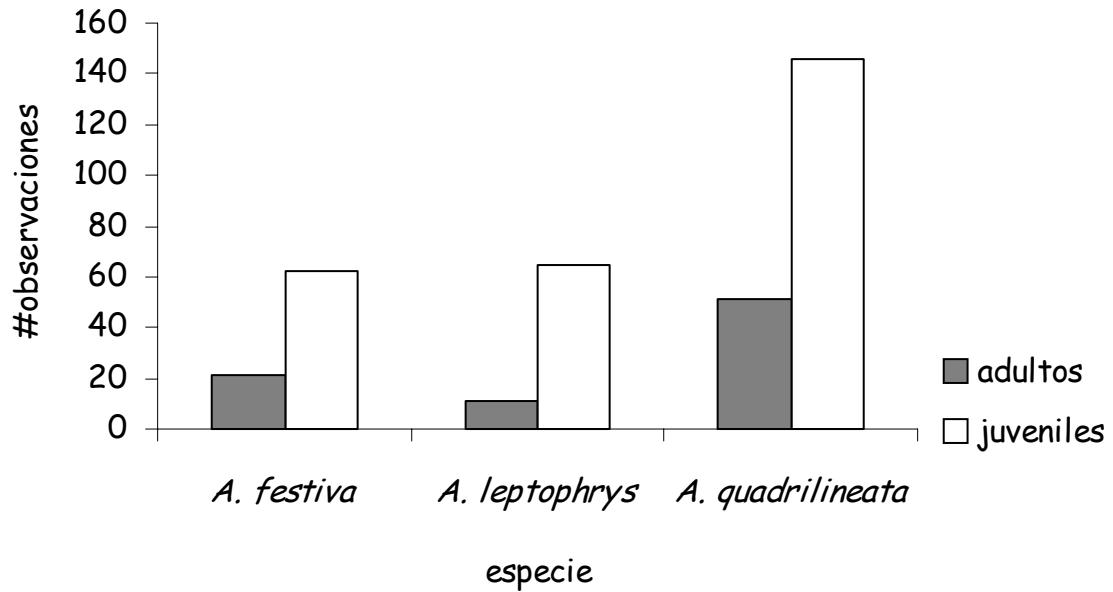


Fig. 1. Número total de observaciones para las tres especies de ameivas según la edad.

Cuadro 1. Resultados de las pruebas estadísticas.

Variable	Frecuencias	Prueba	GL	Prob
#asoleos	día-especie	33,7'	12	0,001
#asoleos	día-edad	4,16'	6	0,656
#asoleos	hora-especie	25,87*	8	0,001
#asoleos	hora-edad	11,41*	4	0,022
#comidas	día-especie	48,71*	12	<0,001
#comidas	hora-especie	15,72*	8	0,046
#comidas	día-edad	17,1*	6	0,009
#comidas	hora-edad	14,01*	4	0,007
#peleas	especie-recurso	7,31*	2	0,025

'chi cuadrado, \*prueba G.

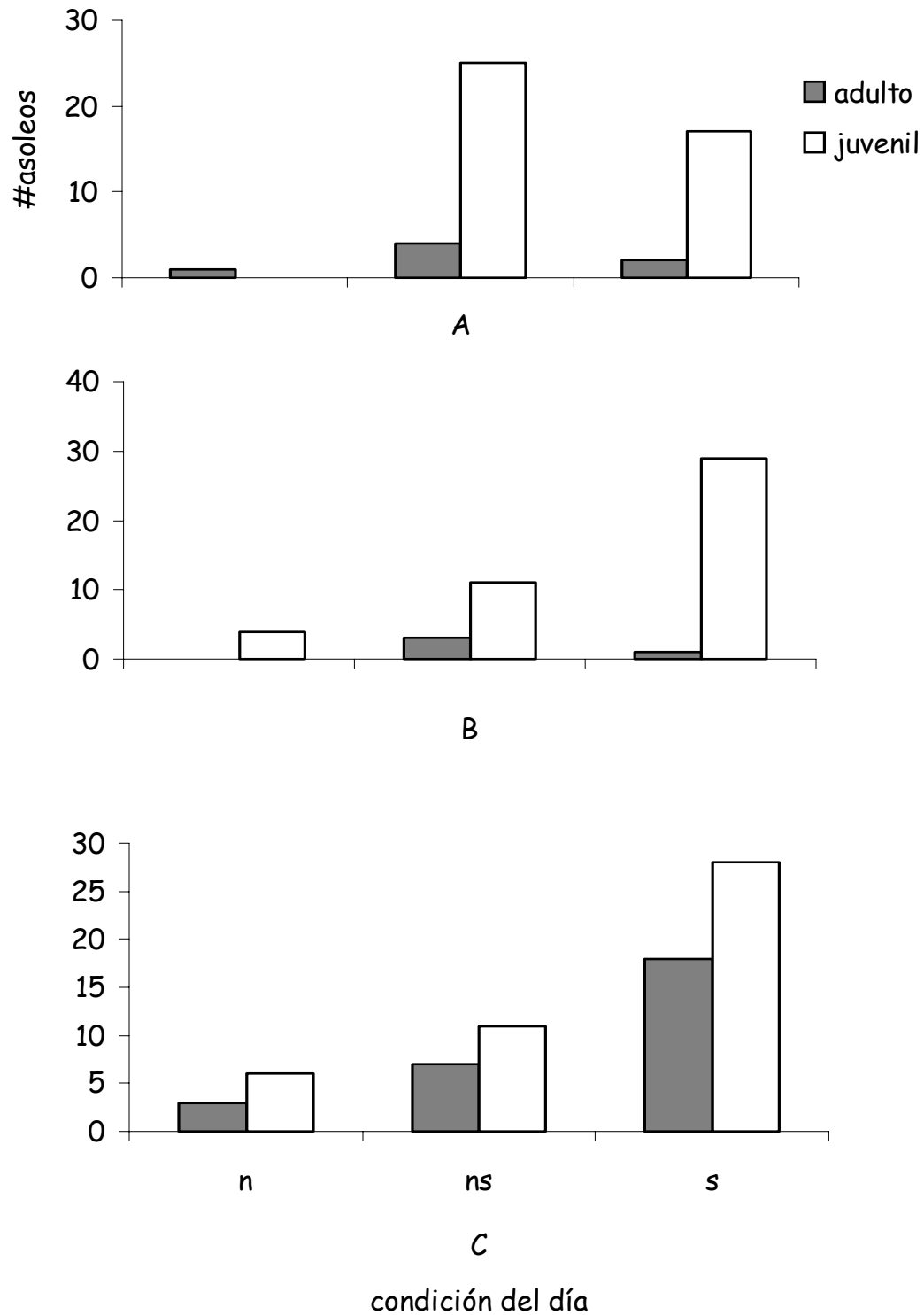


Fig. 2. Número de asoleos observados en adultos y juveniles de *A. festiva* (A), *A. leptophrys* (B) y *A. quadrilineata* (C) según condiciones del día (n=nublado, ns=parcialmente soleado y s=soleado).

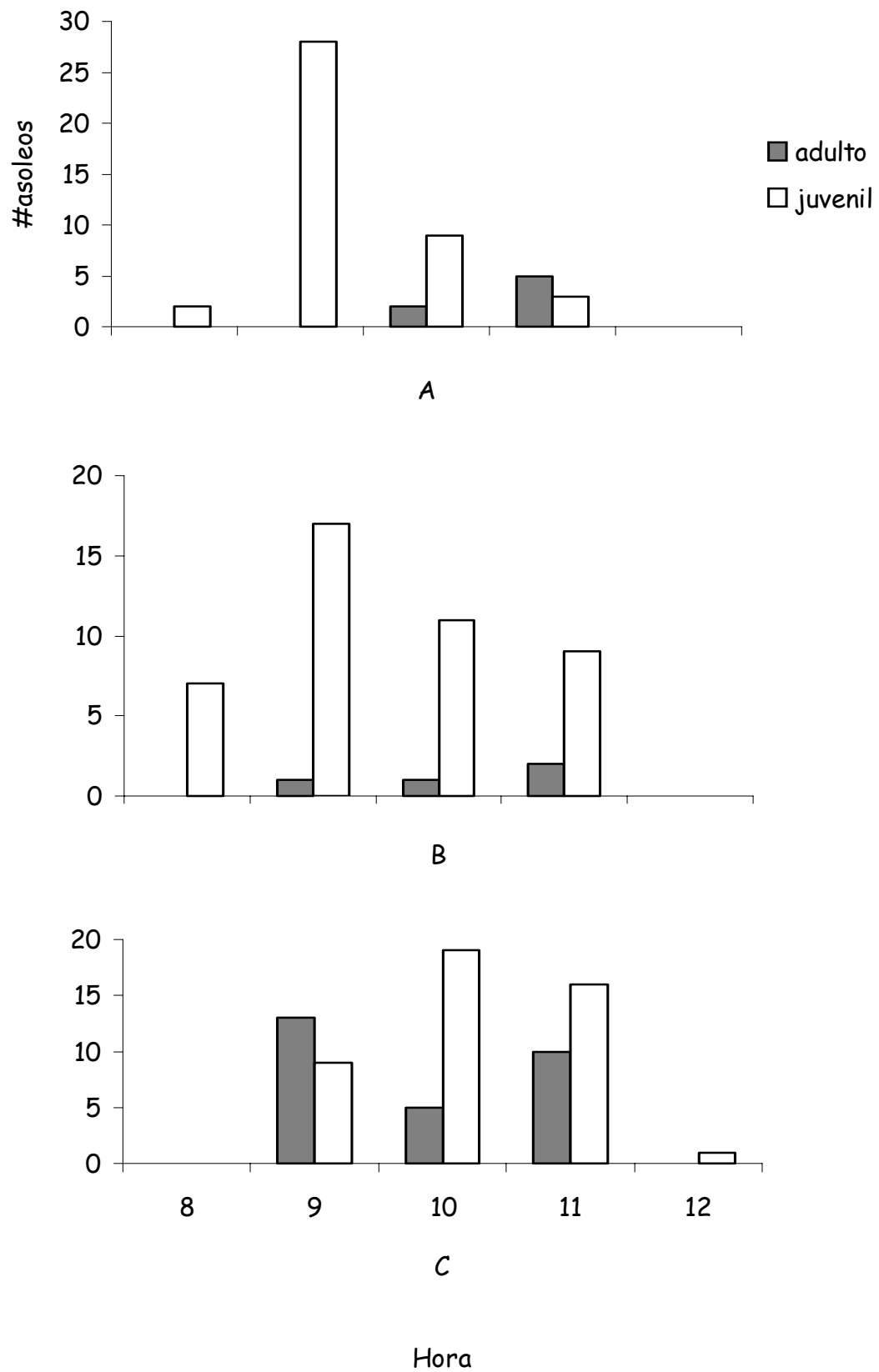


Fig. 3. Número de asoleos observados en *A. festiva* (A), *A. leptophrys* (B) y *A. quadrilineata* (C) según hora del día.

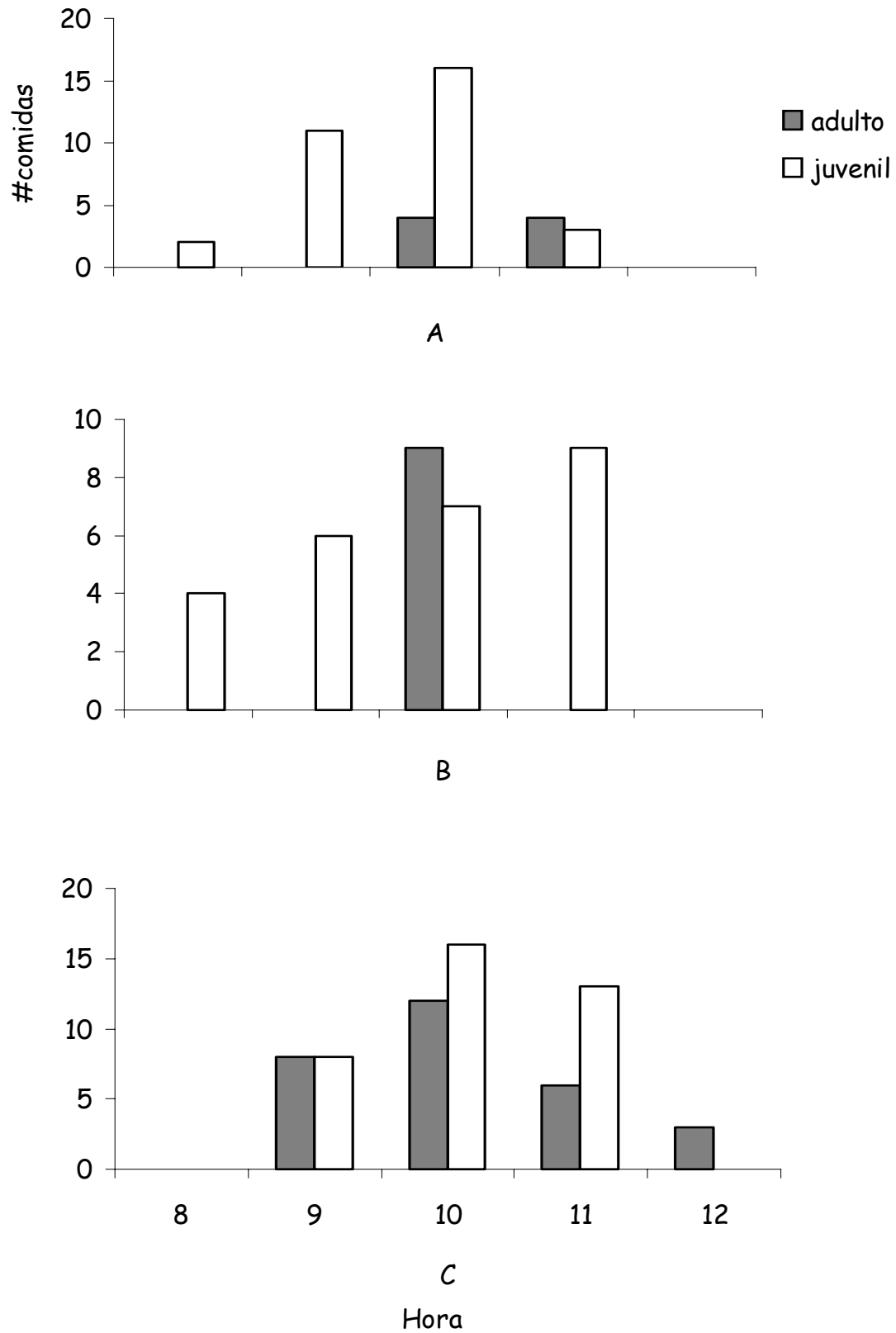
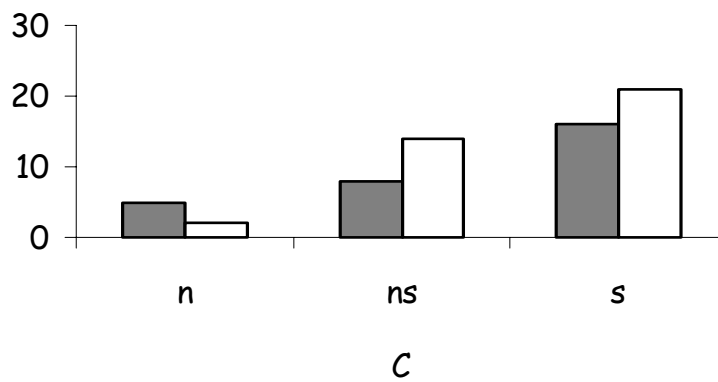
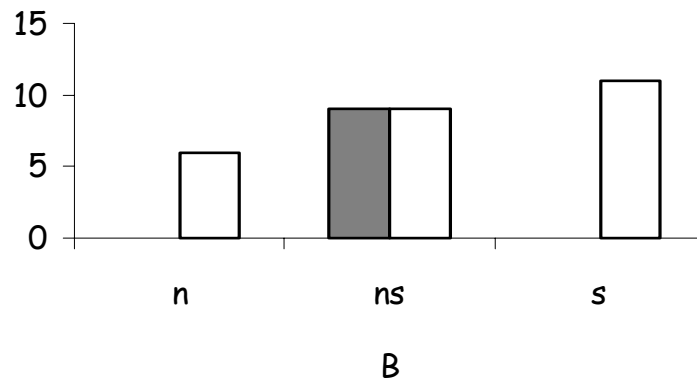
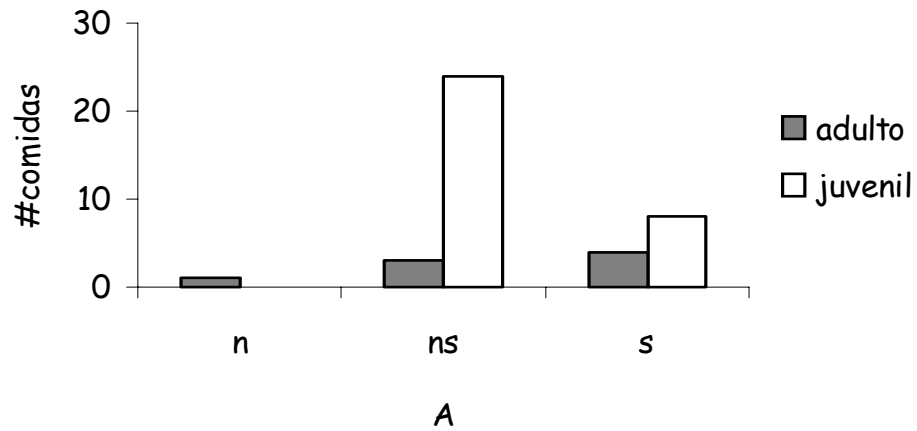


Fig. 4. Número de veces que se alimentó *A. festiva* (a), *A. leptophrys* (B) y *A. quadrilineata* (C) según hora del día.



condición del día

Fig. 5. Número de veces que se alimentó *A. festiva* (A), *A. leptophrys* (B) y *A. quadrilineata* (C) según condiciones del día (n=nublado, ns=parcialmente soleado, s=soleado).

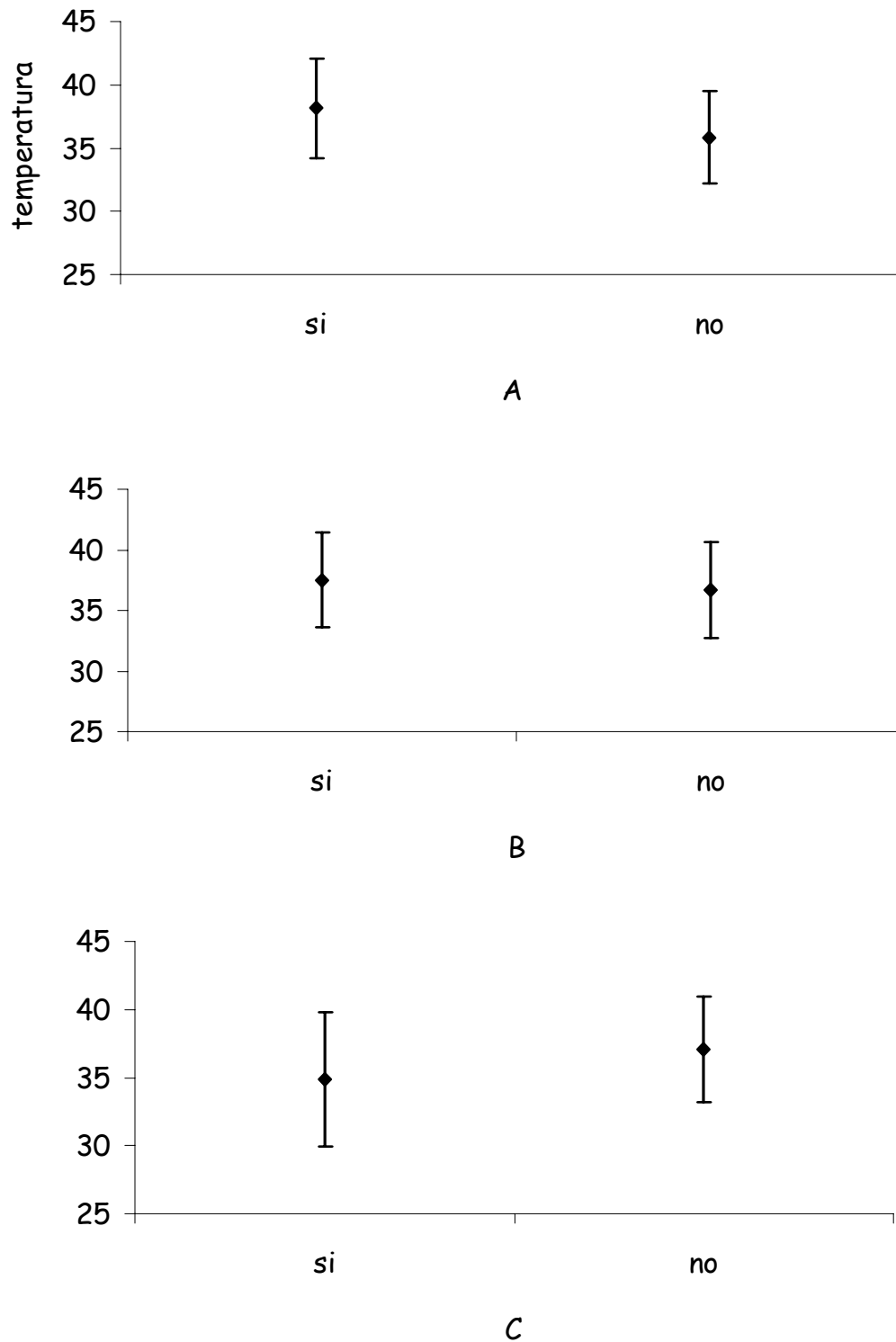


Fig. 6. Temperatura promedio y desviación estándar a la cual las especies realizaron o no los comportamientos de asoleo (A), alimentación (B) y movimientos corporales (C).



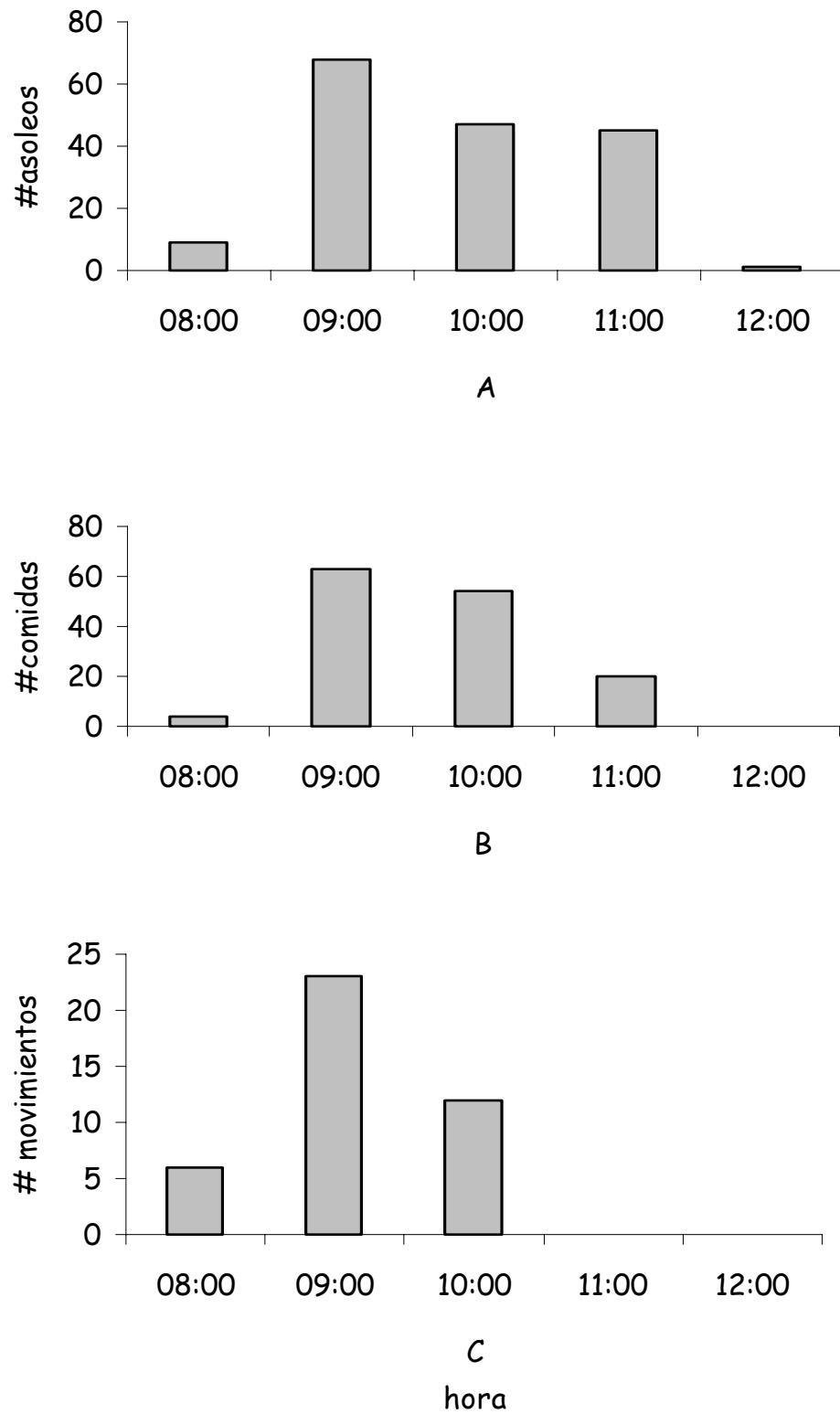


Fig. 7. Frecuencia con la que las especies realizaron los comportamientos de asoleo (A), alimentación (B) y movimientos corporales (C) según la hora del día.

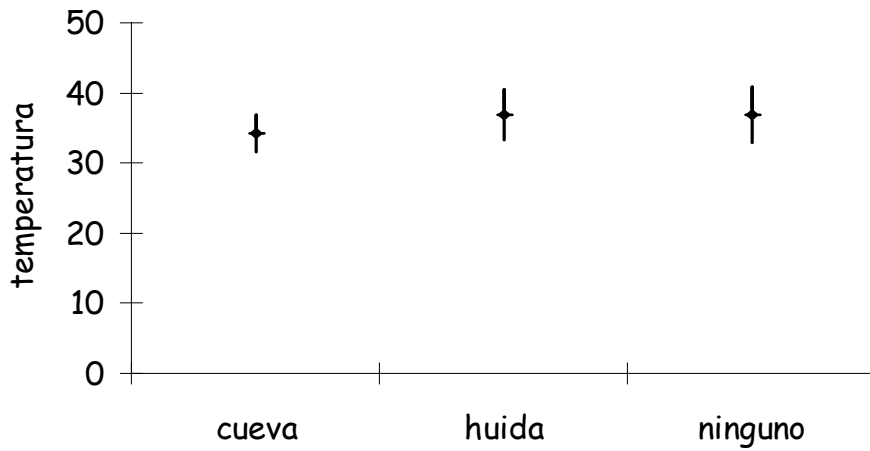


Fig. 8. Temperatura promedio y desviación estándar a la cual las tres especies realizaron los comportamientos de escape.

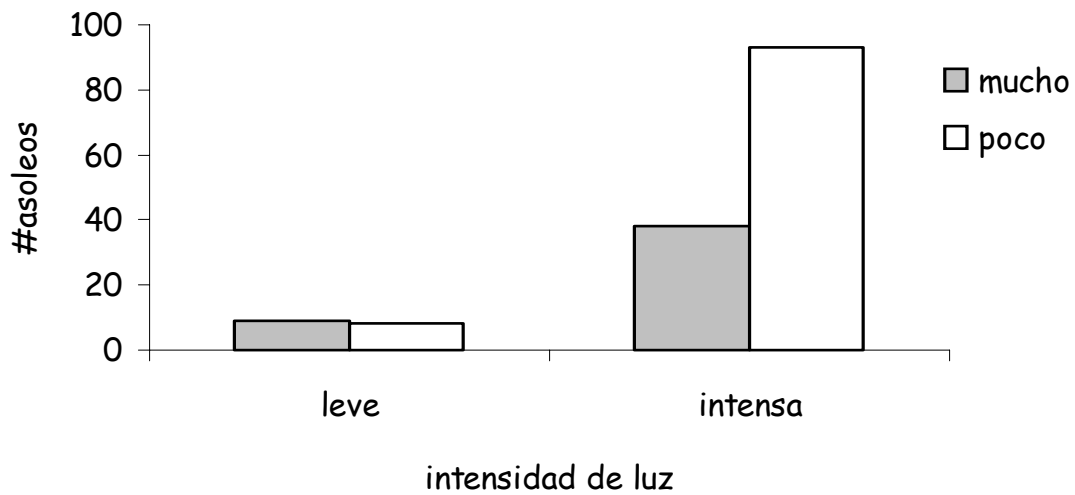


Fig. 9. Frecuencia de asoleos según cantidad de luz de acuerdo a cantidad de tiempo invertido.

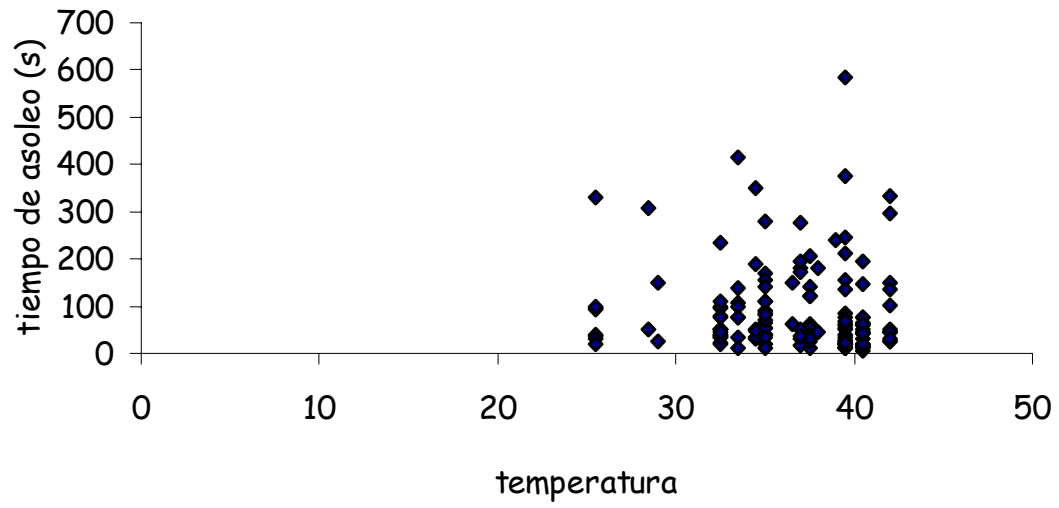


Fig. 10. Variación del tiempo de asoleo según temperatura del bulbo negro.

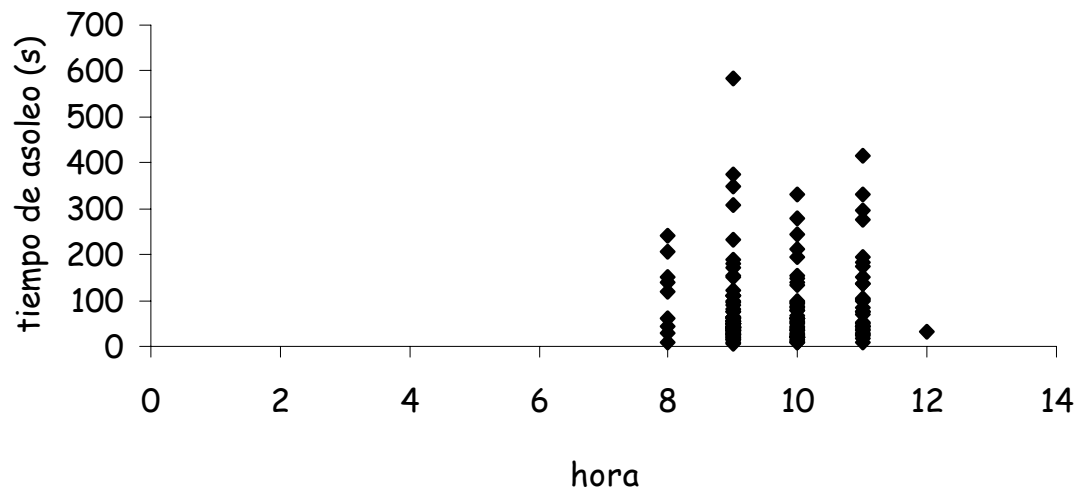


Fig. 11. Variación del tiempo de asoleo según hora del día.

Cuadro 2. Número de interacciones por recurso según especie.

	Comida	Sol
<i>Ameiva festiva</i>	1	5
<i>A. leptophrys</i>	0	4
<i>A. quadrilineata</i>	9	7

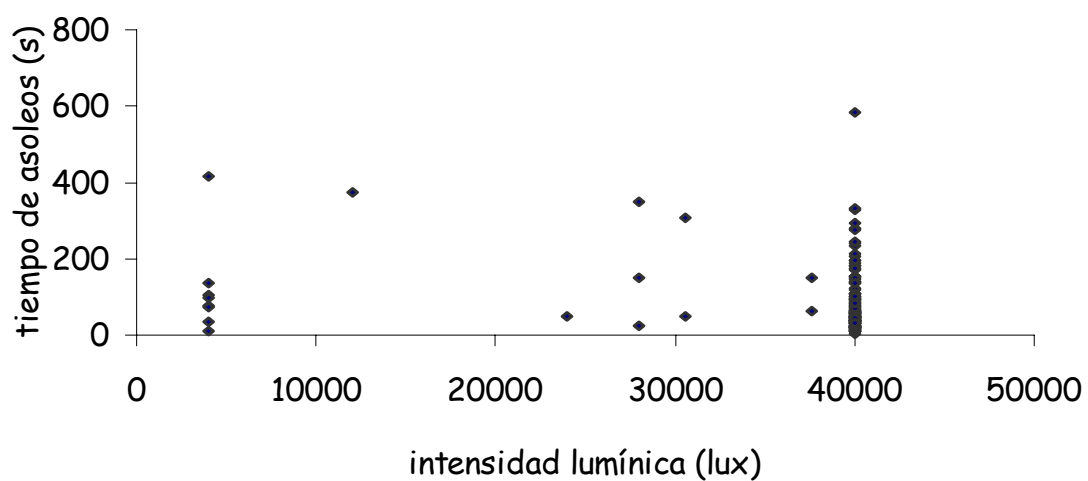


Fig. 12. Variación del tiempo de asoleo según la intensidad lumínica para las tres especies de ameivas.

## **Agregación de renacuajos de *Bufo melanochloris* ( Anura, Bufonidae) con relación a algunos factores abióticos y bióticos**

**Ivonne Meuche**

Las larvas de los anfibios se desarrollan en gran variedad de ambientes acuáticos. Algunas se encuentran en ambientes estables, con temperatura y concentración de oxígeno casi constantes, mientras otras se desarrollan en ambientes menos estables (en sistemas acuáticos que son sujetos de considerables variaciones en cuanto a la temperatura y la concentración de oxígeno). Algunas de estas variables ambientales ejercen una influencia sobre las tasas de crecimiento y respiración, e influyen sobre los tipos adaptativos de larvas que pueden desarrollarse exitosamente en diferentes hábitats acuáticos. Algunas combinaciones de estas variables ambientales pueden ejercer una influencia sobre el comportamiento de los renacuajos (Duellman y Trueb, 1994).

La formación de agregaciones se conoce en larvas de muchos Anuros. Se interpreta éste comportamiento de renacuajos como agregaciones por presencia de alimento, agregaciones durante la metamorfosis, agregaciones como resultado de variables ambientales o como escuelas sociales (Duellman y Trueb, 1994). Además el comportamiento de las larvas puede ser un mecanismo desarrollado contra depredación. Black (1970) observó que renacuajos de *Scaphiopsis bombifrons* solamente se agrupan cuando un depredador está cerca. Se puede clasificar los renacuajos en 2 categorías principales: agregaciones simples como resultado de biotaxis y formación de escuelas por atracción biosocial (Wasserzug, 1973). Beiswenger (1975) clasificó las agregaciones de renacuajos en categorías por sus características funcionales: agregaciones en sombra como resultado de un gradiente de la temperatura, agregación durante la metamorfosis o escuelas sociales contra depredación.

Ya se ha investigado la relación de algunos factores abióticos con la densidad de renacuajos de *Bufo melanochloris* en el mismo lugar del estudio (Valverde, 1999), así como la preferencia por sitios tanto para machos como para renacuajos (Segura, 1995).

La familia Bufonidae es cosmopolita con excepción de la región de Australia, Madagascar y las islas oceánicas. En Costa Rica se conocen tres géneros y 13 especies (Savage y Villa, 1986). Los bufónidos habitan cualquier hábitat de bosques, pantanos, sabanas, praderas, parques y hasta las viviendas, siendo los adultos terrestres y las larvas acuáticas (con excepción de varias especies del género africano *Nectophrynoides* (vivíparos) (Pröhl, 1997).

El presente estudio busca descubrir que factor (biótico o abiótico) es el estímulo para la formación de agregaciones de renacuajos de *Bufo melanochloris*, en la quebrada Cañaza, Golfito.

### **Métodos**

El estudio se realizó en Golfito, Costa Rica, en enero del 2001, el sitio fue la Quebrada Cañaza. Las orillas de la Cañaza presentan muy poca vegetación. Aunque este estudio se realizó en la época seca, a veces se presentó lluvia.

Se hizo diferentes experimentos en el laboratorio. Aunque se buscó coleccionar huevos de *Bufo melanochloris* para asegurar que las larvas fueran hermanas, sólo una vez se encontró una masa de huevos. Por eso se hizo experimentos con 2 grupos de renacuajos (todos los individuos de un grupo fueron coleccionados en el mismo sitio) (grupo 1 y 3) y un grupo de renacuajos coleccionados cuando estaban como huevos (grupo 2). En el laboratorio se cambiaron algunas variables. Para reducir la temperatura hasta 20 °C se utilizó hielo y para aumentar la temperatura hasta 27 °C se utilizó agua caliente. En el experimento con grupo 1 se esperó 5 min después de cada tratamiento. En los experimentos con los otros grupos se esperó 15 min. También se hizo estos experimentos con hielo y agua caliente en la noche para saber si el estímulo es combinación entre temperatura y luz. Normalmente la profundidad del agua fue 5 cm. En el experimento “poca profundidad” se redujo la profundidad a 1 cm. Para simular poca profundidad en el centro y cerca de la orilla se utilizó una piedra. Entonces la profundidad midió 1 cm en estas partes. Después de cada manipulación se esperó 1 hr para descartar que la dispersión es resultado de la ubicación de la piedra. Para simular peligro por un depredador se dejó una bolsa de plástico con una sardina (*Astyanax aeneus*) en el agua (estímulo visual). Como estímulo químico se vertió agua del pez en el acuario. Para producir vibraciones se puso la sardina en una red en el acuario. Después de estos experimentos se esperó 10 min con excepción del experimento “estímulo químico” en el que el tiempo fue de 20 min. Además se observó la dispersión de los renacuajos en sol y sombra (se dejó el acuario en aire libre (una parte del acuario estuvo en el sol y la otra en sombra). Con los renacuajos de grupo 3 se realizó diferentes experimentos especiales porque ellos formaron una agregación aunque antes no se manipularon factores

ambientales. Para clasificar la dispersión se utilizó una cámara de espejo marca Canon y una cámara de video marca Sony y se calculó el Índice R de agregación (método del vecino más cercano). También se calculó la z como prueba estadística ( $z = (\text{distancia encontrada} - \text{distancia esperada}) / \text{error estándar de la distancia esperada}$ ). Además se utilizó la prueba  $\chi^2$  para ver si existe una diferencia significativa entre sol y sombra en cuanto a los individuos por área.

Además se eligieron al azar 10 sitios (en total 54 cuadrículas) y se colocaron cuadrículas (40 x 40 cm) desde una orilla hasta la otra. Se contó los individuos de cada cuadrícula (siempre 3 veces para reducir el error), se midió la temperatura del agua, la profundidad (en las 4 esquinas y en el centro de cada cuadrícula) y la velocidad de la corriente (se utilizó una hoja y se midió el tiempo que la hoja necesita para desplazarse cierta distancia (dividiendo la distancia entre el tiempo hallamos la velocidad)). Para el análisis se realizaron un análisis multivariable (para saber si hay una relación significativa del número de individuos con los factores profundidad, corriente y temperatura), se calculó el coeficiente de dispersión y se utilizó la prueba  $\chi^2$  para saber si estos resultados son significativos. Además se utilizó la prueba T para ver la significancia entre orilla y centro de la quebrada en cuanto al número de individuos.

## Resultados

En el campo se encontró una agregación significativa (cuadro 1) de renacuajos en cada uno de los sitios. Hay una diferencia significativa entre orilla y centro de la quebrada en cuanto al número de los individuos ( $U = 142$ ;  $p = 0,001$ ;  $N_{\text{orilla}} = 17$ ; promedio [ $_{\text{orilla}}$ ] = 45,76;  $s_{\text{orilla}} = 14,043$ ;

$N_{\text{centro}} = 38$ ; promedio [ $_{\text{centro}}$ ] = 10,28;  $s_{\text{centro}} = 40,54$ ) (cuadro 2). Solamente se encontró una relación significativa respecto la velocidad de la corriente y número de individuos ( $T = -0,121$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 33$ ;  $b = -0,003$ ): a menor velocidad de corriente mayor número de individuos (Fig. 1). No se encontraron relaciones significativas del número de individuos con los factores profundidad ( $T = -0,958$ ;  $p = 0,346$ ;  $n = 33$ ;  $b = -0,474$ ) (Fig. 2) y temperatura ( $T = 1,293$ ;  $n = 0,206$ ;  $n = 33$ ;  $b = 0,232$ ) (Fig. 3). Los renacuajos de grupo 1 formaron una agregación como reacción a un estímulo químico (agua del pez), a vibraciones del pez, a poca profundidad cerca de la orilla, hielo y agua caliente (cuadro 3). No formaron una agregación ni sin manipulación ni en los experimentos “estímulo visual”, “poca profundidad central” y “poca profundidad”. El grupo 2 solamente formó una agregación como reacción a un estímulo químico (cuadro 3). Ninguno de estos 2 grupos formó una agregación en los experimentos en la noche. Grupo 3 (en los experimentos generales) formó una agregación como resultado a vibración, poca profundidad central y sol y sombra (cuadro 3). Este grupo no formó una agregación ni sin manipulación ni en los experimentos “poca profundidad cerca de la orilla” y “hielo”. El último día los renacuajos de grupo 3 formaron una agregación grande en una esquina ( $R = 0,504$ ;  $z = 11,741$ ;  $p < 0,001$ ). Después se cambiaron factores ambientales para saber cual fue la causa de esta agregación. Se observó una temperatura de 22,5°C. Después se aumentó la temperatura hasta 28,5°C, y como resultado los renacuajos no formaron una agregación ( $R = 1,136$ ;  $z = 3,913$ ;  $p = 0,001$ ). Después se redujo la temperatura hasta 22,5 °C otra vez pero tampoco formaron una agregación ( $R = 0,99$ ;  $z = 0,242$ ;  $p = 0,763$ ). 10 horas más tarde se observó una nueva agregación (temperatura = 27°C) ( $R = 0,697$ ;  $z = 8,31$ ;  $p < 0,01$ ). Después se cambió el acuario de los renacuajos, se buscaron algas en la pared del primer acuario y se encontraron. Pero también después de este tratamiento los renacuajos formaron agregaciones ( $R = 0,4021$ ;  $z = 12,16$ ;  $p < 0,001$ ). Por eso se cambió el agua por agua embotellada, para eliminar la posibilidad de que ésta contuviera sustancias que provocaron la agregación. Después de esta manipulación los renacuajos no formaron una agregación ( $R = 1,055$ ;  $z = 1,088$ ;  $p = 0,21$ ) (tampoco el día siguiente ( $R = 1,059$ ;  $z = 1,225$ ;  $p = 0,16$ )).

Se encontró una diferencia significativa entre sol y sombra en cuanto al número de individuos por área en grupo 2 ( $\chi^2 = 23,35$ ;  $p < 0,001$ ;  $gl = 1$ ;  $n = 222$ ) y en grupo 3 ( $\chi^2 = 253,28$ ;  $p < 0,001$ ;  $gl = 1$ ;  $n = 95$ ).

## Discusión

Los resultados aquí expuestos muestran que en el campo la dispersión de renacuajos está asociada con la velocidad de la corriente del agua (la mayoría de los renacuajos se agrupan cerca de la orilla donde hay menos corriente (Valverde, 1999). También los experimentos en el laboratorio sugieren que la profundidad no determina el patrón de agregación en los renacuajos. Cuando la piedra se puso en el centro (para simular poca profundidad) en ningún caso los renacuajos formaron agregación en la zona poco profunda, independientemente de si esta zona era central, o cercana al borde de la caja donde se realizó el experimento. Aunque los resultados indican que en dos ocasiones se formaron agregaciones en las zonas profundas no se pudo apreciar “de visu”, y posiblemente se deben a un efecto de rechazo de la piedra, y no de preferencias por zonas profundas.

Cuadro 1: Resultados del campo; coeficiente de la dispersión (cd) y resultados de la prueba  $\chi^2$ ; \* $p < 0,001$ .

Sitio	promedio	cd	$\chi^2$	N
1	23,143	52,77983	<b>316,679*</b>	7
2	35,083	72,50857	<b>362,5428*</b>	6
3	16,667	16,61523	<b>116,3066*</b>	8
4	15,542	16,48601	<b>115,4021*</b>	8
5	9,250	13,21622	<b>39,64865*</b>	4
6	14,444	17,93129	<b>89,65644*</b>	6
7	11,167	31,03482	<b>93,10446*</b>	4
8	30,083	110,7944	<b>332,3833*</b>	4
9	44,367	41,61169	<b>166,4467*</b>	5
10	24,444	20,65606	<b>41,31213*</b>	3

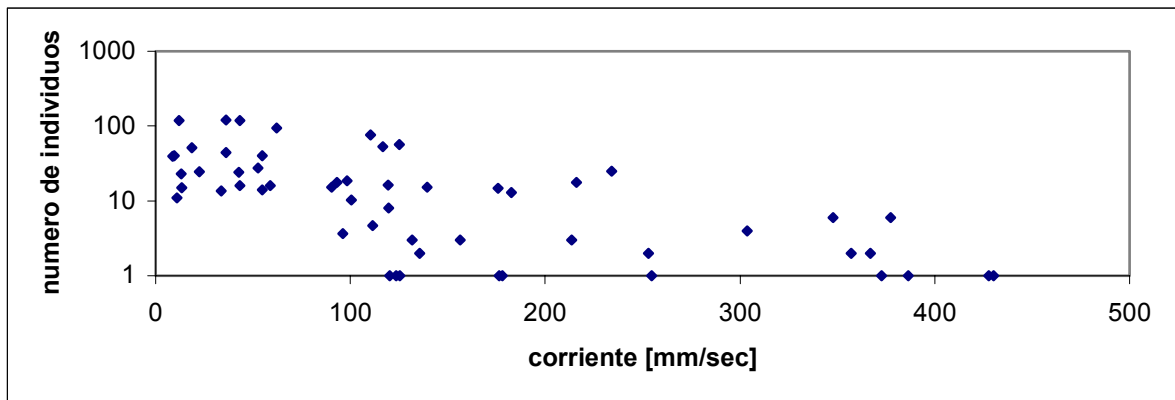


Fig. 1: Numero de individuos encontrados en la quebrada Cañaza según corriente

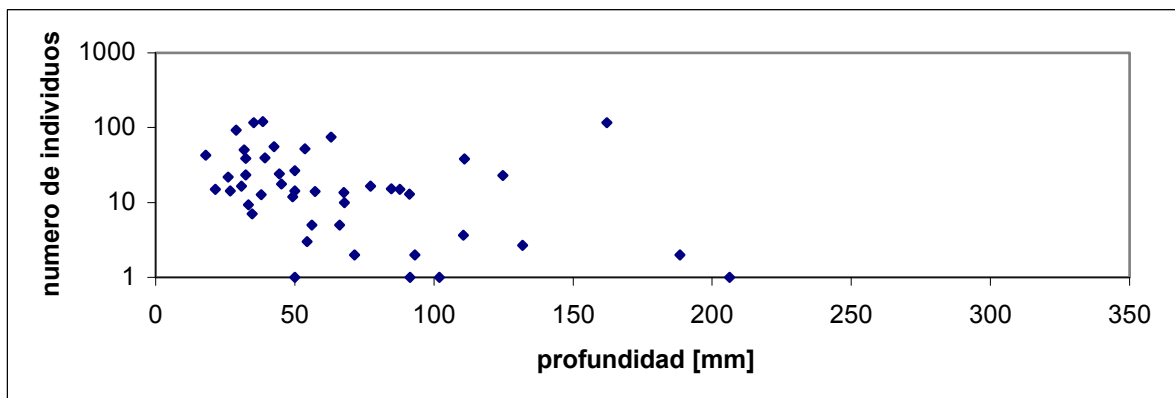


Fig. 2: Numero de individuos encontrados en la quebrada Cañaza según profundidad

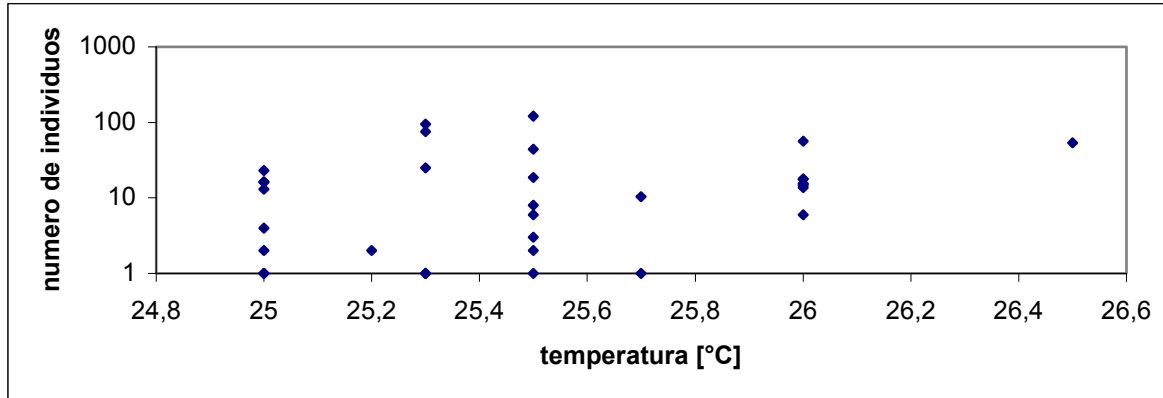


Fig. 3: Numero de individuos encontrados en la quebrada Cañaza según temperatura del agua

Cuadro 3: R (Índice de agregación); □ p < 0,05 (agregación); □ p < 0,05 ( uniforme); pp. = poca profundidad

tratamiento	grupo 1	grupo 2	grupo 3
día - sin tratamiento	1,615 □	1,620 □	1,040
día - estímulo visual	0,939	1,190 □	-
día - estímulo químico	0,803 □	0,773 □	-
día - vibración	0,914 □	1,020	0,697 □
día - pp. orilla	0,899 □	1,020	1,105 □
día - pp. central	0,94	0,950	0,891 □
día - pp.	1,130 □	1,050 □	-
día - hielo	0,823 □	1,151 □	1,146 □
día - agua caliente	0,766 □	1,122 □	-
día - sol y sombra	-	1,105 □	0,328 □
Noche - sin tratamiento	1,127 □	1,470 □	-
noche - hielo	1,206 □	1,183 □	-

Aunque se sabe de algunas especies que los renacuajos forman agregaciones para aumentar la temperatura (Stebbins y Cohens, 1995), los renacuajos de *Bufo melanochloris* en este estudio no reaccionan a temperaturas diferentes en cuanto a la formación de agregaciones. La agregación de grupo 1 en los experimentos “hielo” y “agua caliente” puede ser un resultado de un error de los métodos: en estos experimentos de grupo 1 se esperó solamente 5 min y después se filmó la dispersión. En los mismos experimentos con los otros grupos se esperó 20 min. Entonces es posible que grupo 1 se agrupó como repuesta a vibraciones (añadidura de agua o hielo). Tampoco en los experimentos en la noche se observó una agregación de las larvas ni en agua fría ni en agua caliente. Por eso seguramente se puede decir que la gran agregación observada en la noche en el campo no se formó por la temperatura.

Es conocido que renacuajos se agrupan en sombra (Stebbins y Cohen, 1995). Esto corresponde a la dispersión de grupo 2 y 3. Es posible que los renacuajos prefieren la sombra por la radiación del sol. En todo caso la temperatura no puede ser la causa de esta preferencia porque no se encontraron diferencias en cuanto a la temperatura del agua entre sombra y sol.



Además los datos corresponden con Brodie y Formanowicz (1987) por lo tanto agregaciones pueden aumentar la efectividad de la defensa contra un depredador (por ejemplo por aumentar la defensa química, por confusión del depredador o por reducción de la probabilidad de ataques como resultado de dilución o saciedad del depredador). El estímulo de la formación de una agregación en cuanto a la presencia de un depredador parece el estímulo químico y la vibración. Grupo 2 no se agrupó como respuesta a vibraciones pero el pez no fue muy activo en este experimento (casi no se movió).

Estímulos visuales no parecen tener un papel importante. La agregación de grupo 1 puede ser el resultado del movimiento del pez en la bolsa de plástico. Durante este experimento con grupo 1 el pez estuvo muy activo. Aunque se esperó mucho tiempo, el pez no cambió su comportamiento. Estos datos no se puede generalizar, porque los datos solamente reflejan la reacción de los renacuajos a *Astyanax aeneus*. No se sabe si esta especie es un depredador de estos renacuajos. Se tiene que hacer experimentos adicionales para saber si otras especies (ej. Camarones (Arias, 1997; Segura, 1995), larvas de insectos (Tejedo, 1993; Anholt et al. 1996), serpientes u otras especies de peces) serían un estímulo de agregación. Pero también podría ser que los renacuajos no reaccionan a una especie especial sino a vibraciones en general. Además, otro estímulo puede tener un papel muy importante. De algunos especies se conoce que renacuajos heridos secretan sustancias de alarma. Tal vez las larvas de *Bufo melanochloris* se agrupan como reacción a estas sustancias. Sin embargo se observó canibalismo entre los renacuajos de esta especie, por lo tanto es muy probable que *B. melanochloris* no produzca estas sustancias de alarma.

Adicionalmente sería útil hacer experimentos con el alimento, oxígeno (aunque probablemente el oxígeno no tiene un papel importante en una quebrada), el pH y análisis detallado de la composición del agua. Evidentemente un factor desconocido fue el estímulo de la agregación del grupo 3. Este factor (probablemente alguna sustancia del agua o escasez de oxígeno) provocó estrés y por eso una agregación grande.

### Agradecimientos

A Susy Segura por la identificación de los renacuajos y a Olman Alfaro por la ayuda en el campo y en el análisis.

### Bibliografía

- Anholt, B. R., Skelly, D. K. y Werner, E. E. 1996. Factors modifying antipredator behavior in larval toads. *Herpetologica*. 52(3): 301-313.
- Arias, H. 1997. Interacción depredador-presa en poblaciones de renacuajos de 3 especies de anuros en una quebrada. Libro de Biología del Campo. Universidad de Costa Rica. Ed. Briceño, Lobo y Bolaños. 78-84.
- Beiswenger, R. E. 1975. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, *Bufo americanus*. *Herpetologica*, 31:222-233.
- Black, J. H. 1970. A possible stimulus for the formation of some aggregations in tadpoles of *Scaphiopus bombifrons*. *Proc. Oklahoma Acad. Sci.* 49: 13-14.
- Brodie, E. D. y Formanowicz, D. R. 1987. Antipredator mechanisms of larval anurans: Protection of palatable individuals. *Herpetologica* 43: 369-373.
- Duellman, W. E. y Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press. USA. 163-171p.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Addison-Welsey Educational Publishers, Inc. 185-189p.
- Pröhl, H. 1997. Los anfibios de Hitoy Cerere. Proyecto Namasöl, Cooperación Técnica Bilateral, Holanda-Costa Rica. 29p.
- Savage, J.M. y Villa, J. 1986. *Herpetofauna de Costa Rica*. Society for the study of amphibians and reptiles. USA. 207p.
- Segura, S. 1995. Preferencias por sitios que aumentan el éxito reproductivo en *Bufo melanochloris* (Anura, Bufonidae) en la quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas. Libro de Biología del Campo. Universidad de Costa Rica. Ed. Briceño, D. y F. Bolaños. 176-183.
- Tejedo, M., 1993. Size-dependent vulnerability and behavioral responses of tadpoles of two anuran species to beetle larvae predators. *Herpetologica* 49(3): 287-294.
- Valverde, R. 1999. Relación de algunos factores abióticos con la densidad de renacuajos de *Bufo melanochloris*. Libro de Biología del Campo. Universidad de Costa Rica. Ed. Bolaños, F. y Vunta 225-229.
- Wasserzug, R. J. 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae. en J. L. Vial (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. Columbia. Univ. Missouri Press. 273-297.



## **Macro-zoobentos asociado a las raíces de mangle rojo (*Rhizophoraceae: Rhizophora mangle* y *R. racemosa*), bajo un gradiente de sedimentación**

**Jorge Picado B.**

En Costa Rica los manglares se ubican en su mayoría en la costa pacífica (99%), donde el desarrollo de los bosques de manglar se ve favorecido por la presencia de bahías, golfos, estuarios y deltas. El área total de manglar para Costa Rica se ha estimado, hasta hace 6 años, en 41 mil ha, de éstas, las del Pacífico Sur forman parte de las áreas de mayor importancia (Pizarro y Angulo 1994).

En el Golfo Dulce los manglares están distribuidos en Rincón, Golfito y el delta del Río Coto Colorado, incluyendo los esteros Esperanza, Tagual, Sábalo y estero Negro (Jiménez y Soto 1985, Pizarro y Angulo 1994). La vegetación nuclear está constituida por varias especies entre las cuales destacan *Rhizophora mangle* y *R. racemosa*, siendo esta última la más abundante (Jiménez y Soto 1985). Los manglares de Golfito se caracterizan por suelos arcillosos en los que se desarrolla *R. mangle* como una especie pionera al tolerar extremos de salinidad que resultan críticos a otras especies (Castaing *et al.* 1980).

Los bosques intersticiales de manglares proveen una gran cantidad de hábitats que incluyen los sedimentos fangosos, la superficie del lodo, la superficie del tronco, raíces y ramas (Waller *et al.* 1996). En términos generales la fauna asociada a los manglares puede estar representada por especies típicamente estuarinas, incluyendo algunas especies que sólo pueden encontrarse en estos ambientes (Hernández y Solís 1995). Entre los grupos faunísticos principales que constituyen el macro-zoobentos se encuentran los anélidos poliquetos, moluscos bivalvos y gastrópodos, crustáceos anfípodos y decápodos, equinodermos y otros grupos menores (Guelorget *et al.* 1990, Molina 1992). La zonación del macrobentos y la estructura sedimentaria se relacionan con las características geomorfológicas y zonas dinámicas a lo largo de la costa (Hill y Hunter 1976), se sabe que áreas bajo la influencia de grandes rangos de mareas presentan una amplia zonación de organismos intersticiales sobre los troncos y raíces de los árboles de mangle, encontrándose especies dominantes en cada tipo de substrato (Waller *et al.* 1996).

Los estudios sobre los manglares tropicales son pocos en comparación con los estudios sobre los estuarios de las zonas templadas. Entre los estudios sobre fauna asociada a los manglares en el trópico americano se encuentran los realizados por Alcantara y Solís (1987), Leija y Sánchez (1988), Molina (1992), Hernández y Solís (1995). La mayoría de estudios que se han realizado en la costa Pacífica de Costa Rica normalmente se dirigen hacia las especies de importancia comercial como los realizados por Cruz (1984a, 1984b y 1987), Cruz y Palacios (1983), Wehrtmann y Dittel (1990), Campos *et al.* (1990) Campos y Fournier. (1992), Castaing *et al.* (1980). De este modo son muy pocos los estudios relacionados con la ecología del macro-zoobentos (no comercial) que se encuentra en estos ambientes, entre los que se pueden mencionar Suárez y Castaing, (1984) en la costa Caribe y Perry (1988) en el Golfo de Nicoya.

De este modo, el objetivo de esta investigación es realizar una comparación de la diversidad, abundancia y distribución de macrozoobentos asociado a las raíces del mangle rojo (*Rhizophora mangle* y *R. racemosa*), en un manglar en la isla Puntarenitas, el cual se encuentra alterado por procesos dinámicos de sedimentación, tomando como referencia el manglar de Llano Bonito un manglar no alterado por estos procesos.

### **Métodos**

El estudio fue realizado en el manglar de la Isla Puntarenitas, ubicada frente al muelle de Golfito y en el manglar de Llano Bonito frente al Depósito Libre Comercial de dicha localidad, durante el mes de enero del 2001.

#### **Descripción de las áreas de estudio**

Según la clasificación de Lugo y Snedaker (en Wolanski *et al.* 1993), el manglar de Puntarenitas es del tipo bosque de lavado (pequeñas islas y penínsulas que son completamente lavadas en las mareas altas), y el de Llano bonito corresponde a un bosque de margen (líneas costeras con gradientes de elevación ligeros, las cuales son inundadas por todas las mareas altas. Sin embargo, según Jiménez (1994), estos manglares entrarían dentro de la clasificación de ambientes estuarinos, aunque el mismo autor menciona las limitaciones de los sistemas de clasificación

El manglar de Puntarenitas está constituido principalmente por *R. racemosa*, por su ubicación como barrera ante el oleaje que penetra a la costa de Golfito posiblemente ha estado bajo un proceso dinámico de

sedimentación y erosión típico de los bancos arenosos costeros (Cook y Gorsline 1972, Ludwick 1975 y Komar 1976). Aunque estos procesos son muy complejos y difíciles de caracterizar (Ludwick 1975), mediante entrevistas con los pobladores de la isla se constató que la deposición y erosión del sedimento se mantiene en equilibrio con ámbitos de varios años entre un proceso y el otro.

Este cambio en la estructura del sedimento y la erosión afecta el desarrollo del manglar (Dood et al. 1995). Jiménez (1994), señala que en los suelos arenosos expuestos a fuerte oleaje normalmente están desprovistos de vegetación, además se ha determinado que estos sistemas requieren de áreas someras y protegidas del oleaje, entre otros factores, para su desarrollo óptimo (Jiménez y Soto 1985). De este modo, en la isla se asocia la muerte de por lo menos 100 m de manglar de la parte externa con la dinámica de sedimentación, encontrándose estratos con raíces y troncos en distintas etapas de descomposición.

En el caso del manglar de Llano Bonito, al que nos continuaremos refiriendo como el manglar del depósito, presenta una zonación florística típica predominando *R. mangle* en la parte externa (Jiménez 1994), está más protegido del oleaje fuerte. De este modo los procesos de deposición de sedimentos se realizan por la desembocadura del río La Cañaza y algunas quebradas pequeñas como la quebrada Corozal y quebrada Pita. Estos procesos no son muy fuertes lo que favorece el mantenimiento de una plataforma arcillosa estable, aunque está más influenciada por la contaminación urbana de los alrededores.

En la isla se inició el trabajo definiendo un gradiente de descomposición de árboles de mangle rojo en la parte externa del manglar (cuadro 1). De este modo se definieron cuatro estratos paralelos a la línea de mareas, el primer estrato estaba compuesto de restos de raíces fúlcreas con un alto grado de descomposición, prácticamente consistían de fibras mezcladas con la arena y pequeñas cantidades de barro. El segundo estrato correspondió a los árboles muertos, normalmente los troncos sin hojas que aún se encontraban levantados y estaban rodeados de restos de raíces fúlcreas que aún se encontraban enterradas en el substrato. El tercer estrato estaba compuesto de árboles marchitos con pocas hojas, las cuales estaban quemadas y arrugadas, además no se encontraban flores ni frutos en este estrato. El cuarto estrato correspondía a mangle sano compuesto de árboles con hojas enteras, flores o frutos.

Se realizaron transectos de 100 m a lo largo de cada estrato, tomando muestras cada 10 m las cuales consistían de 1 m de raíz fúlcrea con  $\frac{3}{4}$  partes expuesta y  $\frac{1}{4}$  parte enterrada en el substrato, en el caso del estrato 1 (fibras de raíz) se extrajo el substrato correspondiente a un cubo de 15 cm de lado, lo cual es equivalente a 1 m de raíz. Las raíces se fragmentaban hasta donde fuera posible, en las áreas con evidencias de bioturbación, luego los restos fueron filtrados y lavados en una malla de 500 micras para por último colectar, identificar y cuantificar todos los organismos que se encontraran en el tamiz. El mismo procedimiento fue realizado para el manglar del depósito, pero solo se realizó un quinto y único transecto en el mangle sano, el cual será tomado como control de la diversidad y abundancia de especies en un manglar que no se encuentra alterado por la sedimentación.

Para comprobar si el cambio en la diversidad y abundancia de especies es producto del cambio de la composición del sedimento o de la descomposición de las raíces, especialmente en los transectos 1, 2 y 3 de la isla, se realizó un muestreo del sedimento, se colectó un cubo de 15 cm de lado del sedimento en el cual no se encontraban restos de las raíces los cuales corresponden a los transectos 6= sedimento de restos de raíz, 7= sedimento de mangle muerto y 8= sedimento de mangle marchito.

Para los análisis estadísticos se calcularon diversidades utilizando el índice de Shannon-Weiner ( $H'$ , logaritmo base 2) y su equitatividad, se realizaron *andevs* para la abundancia y diversidad (utilizando pseudo-valores) entre los estratos, se utilizó el índice de similitud de Sorensen y se empleó el análisis de conglomerados para definir las similitudes entre los estratos.

## Resultados

En total se colectaron 1919 organismos pertenecientes a 6 filos, 8 clases, 11 órdenes y 73 especies (cuadro 2). No se encontró ningún organismo en las raíces colectadas en el estrato de mangle marchito, por lo que éste no se tomó en cuenta.

El grupo más abundante fue el de los crustáceos con un total de 706 individuos, sin embargo, los cirripedios aportaron más de la mitad, los cuales se colectaron en su mayoría en el manglar del depósito, entre los decápodos los que presentaron la mayor distribución fueron los cangrejos de la familia Xanthidae y la especie *Goniopsis pulchra* encontrados en 5 y 4 estratos respectivamente, por el contrario *Upogebia sp.*, *Pachygrasus transversus* y *Clibanarius albidigitus* son especies con una abundancia intermedia, entre los crustáceos, que solo se encontraron en un sitio. Otra especie con una buena abundancia es *Sphaeroma peruvianum* el cual fue colectado casi en su totalidad en el manglar del depósito. En cuanto a las especies los cangrejos aportaron 11 de las 17 encontradas para los crustáceos (cuadro 2). El siguiente filo en abundancia fue el de los moluscos los cuales aportan 544 organismos distribuidos en 421 de la Clase Bivalvia y 123 en los gastrópodos. El mayor

número de especies se encuentra en los gastrópodos con 21, entre las cuales no se encuentra una distribución uniforme entre los estratos muestreados, de este modo especies como *Costoanachis sp.*, *C. rugosa* y *Thais kiosquiformis* presentan varios individuos concentrados en el depósito, isla-manglar sano y depósito respectivamente. Entre las 14 especies de bivalvos *Sphenia luticola* presenta la distribución más amplia encontrándose en 4 estratos (cuadro 2). Por último los anélidos poliquetos representaron 240 individuos distribuidos en 16 especies, de las cuales el poliqueto sp1 presentó la mayor distribución encontrándose en 4 estratos, mientras los poliquetos sp2 y sp6 se concentran en estratos específicos (cuadro 2).

La mayor cantidad de organismos fueron colectados en el manglar sano del depósito ( $F= 68.887$ ,  $gl= 6/63$ ,  $p<0.005$ ), sin embargo, la mayor diversidad se encontró en el estrato de manglar sano y manglar muerto de la isla, los sitios con la menor diversidad fueron los estratos de sedimento de restos de raíces y sedimento de mangle marchito ( $F= 8.751$ ,  $gl= 6/63$ ,  $p<0.005$ ) (cuadro 3).

Los estratos más semejantes fueron el sedimento de mangle muerto y sedimento de mangle marchito con un 44 % de similitud, seguidos de los estratos de restos de raíz y mangle muerto con un 40%, mientras que el mangle sano de la isla y del depósito presentaron un 34.62 %. Sin embargo, si se observan las especies compartidas entre todos los estratos, el mangle sano de la isla y el depósito comparten el mayor número de especies únicas (7), seguido de los estratos de restos de raíces que comparten 4 especies únicas, mientras que los estratos de sedimento solo comparten una especie (Fig. 1).

Los estratos correspondientes a las muestras de sedimento mostraron gran diferencia en cuanto a los estratos de raíz, ya que solo se relacionan con estos por la presencia de cangrejos de la familia Xanthidae (Fig. 1). De este modo, las muestras de sedimentos comprobaron que el efecto de la sedimentación afecta la distribución de los organismos en el manglar de Puntarenitas, dado que la mayoría de las especies encontradas no se encontraron en las muestras de raíz correspondientes, observando una menor diversidad en los sedimentos al compararla con la de las raíces (cuadro 3). En el caso del estrato de restos de raíz se encontraron 21 spp de las cuales 9 fueron especies únicas (sólo se encontraron en este estrato), mientras que en el sedimento se encontraron 5 spp de las cuales 4 son únicas. El estrato de mangle muerto presentó 23 spp con 9 spp únicas, mientras que en el sedimento 5 spp con 3 spp únicas. En el mangle marchito no se encontraron organismos asociados a las raíces, mientras en el sedimento se encontraron 4 spp con 1 sp única (cuadro 2). Al realizar la comparación faunística entre los estratos sanos de los manglares, se observa que, a pesar de compartir varias especies, los dos estratos en general son muy diferentes, predominando el grupo de los gastrópodos en la isla, mientras en el depósito los bivalvos son más abundantes. De esta forma en la isla se encontraron 28 spp de las cuales 12 son únicas, mientras que en el depósito se encontraron 26 spp con 10 únicas (cuadro 2).

## Discusión

Los procesos de sedimentación en Puntarenitas han afectado en primer lugar la composición florística y en segundo la distribución de los invertebrados que viven sobre las raíces. Es probable que el área de manglar que se ha perdido correspondiera a *R. mangle*, ya que esta es una especie pionera que se encuentra en la parte más expuesta del manglar soportando niveles mayores de salinidad y dejando un bosque interno dominado por *R. racemosa* que prefiere substratos más consolidados y protegidos en las zonas cóncavas de meandros (Jiménez 1994).

Se le atribuye a los taninos el ser un importante factor en la regulación de la distribución y abundancia del macro-zoobentos en el estrato de mangle marchito, ya que en este sitio se percibía su fuerte olor producto de la liberación de estos compuestos de la corteza dañada por la acción del oleaje, el cual produce que las raíces y ramas de árboles contiguos friccionen entre sí, además de los troncos de otros árboles que son llevados a la costa por las mareas grandes. El uso de metabolitos secundarios por plantas como defensa contra herbívoros es muy común. En ambientes marinos las plantas también utilizan metabolitos como defensa, pero éstos no afectan únicamente a los herbívoros, también tienen un efecto sobre los detritívoros, pues los metabolitos permanecen aún cuando la planta ha muerto (Alongi 1987). Las hojas de *Rhizophora* poseen nueve veces más ácidos fenólicos que las hojas de otras especies de mangle, los cuales tienen un efecto negativo sobre la meiofauna. El efecto sobre los consumidores de detritus puede ser el resultado de un aumento en la acidez, cambio en el sabor, también se ha documentado que los taninos inhiben enzimas digestivas de los consumidores (Alongi 1987).

El estrato de restos de raíz está en la zona con mayor influencia del agua de mar, constituye un substrato compacto rico en materia orgánica en el cual se colectó el mayor número de poliquetos correspondientes a la sp1, esta especie también fue la más abundante en los otros estratos de raíces de la isla por lo que parece tener preferencia hacia las raíces de *R. racemosa*. Además, este grupo constituye una de los más comunes en la mayoría de estudios del bentos en la zona entre mareas (Komar 1976). El grupo de los moluscos es el que presentó el mayor número de especies en este estrato, principalmente bivalvos, muchos de los cuales presentan

adaptaciones para contrarrestar el oleaje como el caso del viso (filamentos proteicos con los que se adhieran al sustrato) de *Mytella gualanensis*, otras especies son comunes de sustratos suaves como *Prothotaca sp.*, mientras que otras son especies horadoras como *Petricola exarata*, *P. gracilis* y *Sphenia luticola* que posiblemente siguen degradando los restos de raíces (Cervigón *et al.* 1993).

En el caso de los crustáceos se observó una predominancia de los cangrejos Xanthidae sp1, los cuales por sus hábitos detritívoros presentan gran distribución y abundancia en las zonas intermareales (Jiménez 1994). La especie *Upogebia sp* presentó gran selectividad por este estrato posiblemente a sus hábitos bentónicos, se sabe que este grupo habita galerías en sustratos fango-arenosos, bajo grava o material calcáreo y ocasionalmente puede construir galerías entre las raíces de mangle (Leija y Sánchez 1988). En el caso de *Goniopsis pulchra* el cual es un cangrejo principalmente arbóreo dentro de los manglares, donde se alimenta de las hojas de los árboles, también se ha observado que consume detritus por lo que su presencia en el estrato 1 se puede deber a comportamientos alimenticios.

La predominancia de especies incrustantes y horadoras como los cirripedios y *Psiloterredo sp* en el estrato de mangle muerto, se puede explicar debido a que es un estrato compuesto de troncos y raíces con la mayor parte de corteza desprendida dejando la médula expuesta, por lo que estos organismos aprovechan esta condición (Robertson y Daniel 1989, Ross y Underwood 1997), además Bacon (1971), indica que los cirripedios muestran gran adaptabilidad a los bosques de mangle. También se encuentran gastrópodos típicos de sustratos duros como *Costoanachis rugosa* (Cervigón *et al.* 1993). El gastrópodo *Neritina latissima*, cuya presencia sólo se registró en este estrato, normalmente se ha reportado como una especie estuarina que incluso coloniza ambientes de agua dulce (Valdéz y Villalobos 1982), sin embargo en el presente estudio se encontró en un ambiente con mayor influencia de agua de mar. Aunque la mayoría de organismos encontrados parecen ser específicos de este estrato se encuentra *Littorinaria zebra*, la cual es una especie típica de los árboles de *Rhizophora spp* que se encuentran en los sustratos arcillosos (Suárez y Castaing, 1984), su presencia en el estrato muerto se puede explicar por el comportamiento arbóreo que presenta esta especie, encontrándose normalmente por encima del límite del agua de la marea alta por lo que el cambio en la composición del sedimento no parece afectarla. En el caso de *Clibanarius albidigitus*, el cual es una especie de sustratos arenosos, y que de acuerdo con Perry (1988) es depredadora de cirripedios, explicando su presencia en este estrato, dado lo anterior también sería de esperar que se encontrara en el mangle del depósito donde los cirripedios son más abundantes, sin embargo, esto no ocurre, lo cual puede ser causa de que la especie tiene ciertas dificultades de desplazamiento sobre sustratos lodosos.

Se sabe que el desarrollo de la vida en los sedimentos de la zona intermareal es difícil, ya que los animales están expuestos a periodos largos de desecación y a la acción del oleaje (Komar 1976), por lo que son los estratos con menor diversidad y abundancia al compararlos con los estratos que involucran restos de raíces, esto resalta el papel que desempeñan las últimas como sustrato, refugio y alimento para muchas especies de invertebrados. Cabe mencionar que el sedimento de mangle marchito presentó 3 especies de cangrejos, los cuales por su gran capacidad de desplazamiento son encontrados a lo largo de la costa muchas veces como especies oportunistas (Hill y Hunter 1976).

Las especies encontradas en el estrato de mangle sano de la isla y del depósito, corresponden a las mencionadas por Castaing *et al.* (1980), Suárez y Castaing (1984) y Campos (1995), como comunes de los manglares de la costa pacífica, en la cual los moluscos tienden a ser muy abundantes, seguidos de los crustáceos especialmente cangrejos como *Goniopsis pulchra* y *Pachygrapsus transversus*, que se alimentan de algas, hojas y propágulos de estos árboles (Sheridan 1992, Farnsworth y Ellison 1997).

Sin embargo, se encuentran algunas diferencias entre las dos áreas probablemente causa de la mayor contaminación por desechos humanos a la que está expuesta el mangle del depósito, lo cual puede ser negativo para algunas especies y favorecer a otras como el caso de las ostras, ya que las raíces de este mangle tienen una gran cobertura de conchas, principalmente en el primer metro de altura (Nikolic *et al.* 1976), el mismo patrón fue seguido por las anémonas, aunque para éstas no se encontró una explicación concreta de su abundancia en el mangle del depósito.

De acuerdo con Perry (1988) el gastrópodo *Thais kiosquiformis* parece ser un potencial depredador de cirripedios, por lo que puede ser el que controla las poblaciones de estos crustáceos en el mangle del depósito, lo cual explica su mayor abundancia en esta área. Otra especie muy abundante en el mangle del depósito es *Sphaeroma peruvianum*, el cual es un isópodo que ataca los meristemos de las raíces jóvenes de *R. mangle*, estudios realizados por Rhem (1976), Ribí, (1981 y 1982) y Perry (1988) demuestran el efecto negativo que tiene este organismo sobre la estructura de los árboles de *R. mangle*, causando pérdidas en la tasa de crecimiento de la raíz de hasta un 50 %.

La mayor cantidad de bivalvos colectados en el manglar del depósito se puede explicar posiblemente por la gran cantidad de desechos orgánicos urbanos que llegan a este manglar por las quebradas Pita, Corozal y el río La Cañaza, estudios realizados en África demostraron que las áreas bajo una mayor influencia de materia orgánica favorecen a muchas especies de bivalvos (de la Cruz 1994), lo cual provoca que la superficie de las raíces estén cubiertas de ostras y mejillones, esto a su vez causa que la superficie lisa sobre las raíces, para que muchos gastrópodos puedan adherirse y trasladarse, sea escasa. Además, se sabe que muchas especies de gastrópodos como *Cerithidea pulchra*, *Littoraria zebra*, *L. varia*, *L. fasciata* y *Littorina oblonga* realizan migraciones con la marea sobre las raíces de *R. mangle* desde el suelo fangoso hasta la línea de mareas (Suárez y Castaing 1984), lo cual resalta la importancia de raíces con pocos incrustantes para facilitar el desplazamiento de estos organismos, de este modo es de esperar que los gastrópodos dominaran en la isla.

En conclusión la dinámica de sedimentación, como causa principal de la muerte del estrato externo del manglar de Puntarenitas, afecta la distribución, diversidad y abundancia de las especies asociadas a las raíces de *R. mangle*. El estrato de raíces en descomposición avanzada presenta gran diversidad, sin embargo sigue siendo menor a la presentada en el manglar sano del mismo lugar, además la composición faunística es muy diferente, lo cual es seguido por los otros estratos demostrando una zonación específica a lo largo del gradiente.

### Agradecimientos

Al Dr. José A. Vargas por todo el apoyo logístico, al Dr. Álvaro Morales por toda su ayuda y consejos, a la MSc. Daisy Arroyo por todo el apoyo bibliográfico y logístico brindado, a la MSc. Rita Vargas por la ayuda en la identificación de las especies, al Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (Cimar), por el apoyo y confianza en el préstamo de la embarcación sin la que no hubiera sido posible realizar esta investigación.

### Bibliografía

- Alcantara, H. P. y V. Solís. 1987. Estudio de la macrofauna béntica asociada al mangle rojo (*Rhizophra mangle*), en la Laguna de Términos Campeche, durante un ciclo anual. In Memorias del IX Congreso Nacional de Zoología, tomo I, Villa hermosa, Tabasco, México. 83-95.
- Alongi, D. M. 1987. The influence of mangrove-derived tannins on intertidal meiobenthos in tropical estuaries. *Oecologia* 71: 537-540.
- Bacon, P. R. 1971. The maintenance of a resident population of *Balanus eburneus* (Gould) in relation to salinity fluctuation in a Trinidad mangrove swamp. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 6: 187-198.
- Campos, J. A. y M. L. Fournier. 1992. Evaluación biofísica de peces, crustáceos y moluscos en la reserva forestal Sierpe-Terraba. Informe de progreso, CATIE. Proyecto DANINA/MANGLARES. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. 12p.
- Campos, M. 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.
- Campos, S. Y. 1995. Pianguar: "Un trabajo cotidiano en los manglares" El caso de un grupo de extractores en el barrio Fray Casiano. Chacarita. Puntarenas. Tesis. Escuela de Antropología. Universidad de Costa Rica. 138p
- Castaing, A., J. M. Jiménez y C. R. Villalobos. 1980. Observaciones sobre la ecología de manglares de la costa pacífica de Costa Rica y su relación con la distribución del molusco *Geloina inflata* (Philippi) (Pelecypoda: Curbiculidae). *Rev. Biol. Trop.* 28(2):323-339.
- Cervigón, F., R. Cipriani, W. Fischer, L. Garibaldi, M. Hendricx, A. J. Iemus, R. Márquez, J. M. Poutiers, G. Robaina y B. Rodríguez. 1993. Field guide to the commercial marine and brackish-water resources of the Northern coast of South America. FAO. Roma. 101p.
- Cook, D. O. y D. S. Gorsline. 1972. Field observations of sand transport by shoaling waves. In Fisher, J. S. y R. Dolan. ed. Beach processes and coastal hydrodynamics. Benchmark papers in Geology. Downen, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania. Vol. 42:285-309.
- Cruz, R. A. 1984a. Algunos aspectos de la reproducción en *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda: Arcidae) de Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32(1): 45-50.
- Cruz, R. A. 1984b. 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. 1987. The reproductive cycle of the mangrove cockle *Anadara grandis* (Bivalvia: arcidae) in Costa Rica. *Brenesia* 27: 1-8.

- 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.
- de la Cruz, E. M. 1994. Stable pollutants in the bivalve *Anadara tuberculosa*, from the Nicoya Gulf, Costa Rica. Tesis de doctorado en ciencia, Universidad de Bruselas. 216p.
- Dodd, R. S., F. Fromard, Z., A. Rafii y F. Blasco. 1995. Biodiversity among west African Rhizophora: foliar wax chemistry. Bioch. Syst. Ecol. 23 (7/8): 859-868.
- Farnsworth, E. J. y A. M. Ellison. 1997. Global patterns of pre-dispersal propagule predation in mangrove forests. Biotropica 29(3): 318-330.
- Guelorget, O., D. Gaujous, M. Louis y J. P. Perthuisot. 1990. Macrobenthofauna of Lagoons in Guadeloupean Mangroves (Lesser Antilles): Role and Expresions of the Confinement. J. Coast. Res. 6(3): 611-626.
- Hernández, A. P., V. Solís. 1995. Algunas comunidades macrobénticas asociadas al manglar (*Rhizophora mangle*) en Laguna de Términos, Golfo de México. Rev. Biol. Trop. 3(1-3):117-129.
- Hill, G. W. y R. E. Hunter. 1976. Interaction of biological and geological processes in the beach and nearshore environments, Northern Padre Islan, Texas. In : Davis R. A. y R. Ethington (ed). Beach and nearshore sedimentation. Soc. Econ. Paleo. Mineral. Esp. Publ. 24:169-187.
- Jiménez, R. J. A. 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. EFUNA. Heredia. Costa Rica. 352p.
- Jiménez, R. 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
- Komar, P. D. 1976. Beach processes and sedimentation. Prentice Hall, Inc. New Yersey. 429 p.
- Leija, T. A., D. P. Sánchez V. 1988. Biología y ecología del camarón del fango común *Upogebia dawsoni* (Crustacea: Thalassinoidea) del manglar Requesón, Baja Concepción y el Estero Río Mulege, Baja California Sur. México. Rev. Biol. Trop. 36(1): 107-114.
- Ludwick, J. C. 1975. Tidal currents, sediment transport, and sand banks in Chesapeak bay entrance, Virginia. In Fisher, J. S. y R. Dolan. ed. Beach processes and coastal hydrodynamics. Benchmark papers in Geology. Dowen, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania. Vol. 42:310-325.
- Molina, L. O. A. 1992. Estructura del macrobentos en el Manglar del Estero de Jaliepeque, El Salvador. Tesis. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. 84 p.
- Nikolic, M., A. Bosch y B. Vázquez. 1976. Las experiencias en el cultivo de ostiones del mangle (*Crassostrea rhizophorae*). In: Pilloy, T. V. R. y W. K. Dill. Ed. Advances in Aquaculture. FAO. Technical conference in Aquaculture, Kyoto. 339-344.
- Perry, D. M. 1988. Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove. Ecology 69(4): 1064-1075.
- Pizarro, B. F. y H. Angulo. 1994. Diagnóstico de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. In: Suman, D. O. (ed). El ecosistema de manglar en América Latina y la cuenca del caribe: su manejo y conservación. Rosensteil School of Marine and Atmospheric science. Universidad de Miami, Florida. The tinker Foundation. New York. pg. 34-63.
- Rehm, A. E. 1976. The effects of the wood-boring isopod *Sphaeroma terebrans* on the mangrove communities of Florida. Environ. Cons. 3(1):47-57.
- Ribi, G. 1981. Does the wood boring isopod *Sphaeroma terebrans* benefit red mangroves (*Rhizophora mangle*)?. Bull. Mar. Sci. 31(4): 925-928
- Ribi, G. 1982. Differential colonization of rotos of Rhizophora mangle by the wood boring isopod *Sphaeroma terebrans* as a mechanism to increase root density. Mar. Ecol. 3(1): 13-19.
- Robertson, A. I. y P. A. Daniel. 1989. Decomposition and the annual flux of detritus from fallen timber in tropical mangrove forests. Limnol. Oceanogr. 34(3) : 640-646.
- Ross, P. M. y A. J. Underwood. 1997. The distribution and abundance of barnacles in a mangrove forest. J. Ecol. 22: 37-47.
- Sheridan, P. F. 1992. Comparative habitat utilization by estuarine macrofauna within the mangrove ecosystem of Rookery Bay. Florida. Bull. Mar. Sci. 50(1): 21-39.
- Suárez, B. E. y A. Castaing R. 1984. Distribución arbórea de los gastrópodos *Cerithidea montagnei* (Mollusca: Potamidae) y *Littorina spp* (Mollusca: Littorinidae) en el manglar de Mata de Limón, Costa Rica. UNICENCIA. Vol. 1(1):47-54.
- Valdéz, M. F. y C. R. Villalobos. 1982. Variations in natural populations of *Neritina latissima* Broderip (Gastropoda: Neritidae) in Costa Rica. An. Inst. Cient. Mar. Limnol. UNAM. 9:111-119.
- Waller, G., M. Dando y M. Burchett. 1996. SEALIFE: a complete guide to the marine environment. Pica Press. East Sussex. 485 p.



- Wehrtmann, I. S. y A. I. Dittel. 1990. Utilization of floating mangrove leaves as a transport mechanism of stuarine organisms, with emphasis on decapod Crustacea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 60: 67-73.
- Wolanski, E., Y. Mazda y P. Ridd. 1993. Mangrove Hydrodynamics. In Robertson, A I. y D. M. Alongi. Tropical Mangrove Ecosystem. Coastal and stuarine studies. American Geophysical Union. Washington, DC. 43-62.

Cuadro 1. Descripción de los estratos paralelos a la línea de marea del gradiente de descomposición de árboles de *R. racemosa* encontrados en la isla Puntarenitas. Golfito, 2001.

Descripción del estrato	Longitud del estrato (m)
Límite de marea baja, restos de fibras lodo y arena.	-
Restos de fibras de raíz mezclado con lodo formando una capa compacta. (*)	20
Restos de raíces mezcladas con rocas y poco lodo.	34
Mangle muerto, restos de raíz y troncos con poco lodo. (*)	19
Mangle marchito en substrato arenoso. (*)	26
Mangle sano en arena, estrato de transición	10
Estrato mangle sano en substrato arcilloso. (*)	200

(\*) Estratos sobre los cuales se realizaron los muestreos de restos de raíces, raíces enteras y sedimentos.

Cuadro 2. Especies encontradas y su distribución según estrato de muestreo. Golfito 2001. (IRR=isla restos de raíz, IMM=isla mangle muerto, IMS= isla mangle sano, DEP= depósito mangle sano, ISR= isla sedimento restos de raíz, ISMU= isla sedimento mangle muerto, ISMA= isla sedimento mangle marchito).

Clasificación	Abundancia según estrato						
	IRR	IMM	IMS	DEP	ISR	ISMU	ISMA
Cnidaria							
Anthozoa							
Actinaria							
Anémona sp1				365			
Platyhelminthes							
Turbellaria							
Planaria sp1	1						
Planaria sp2			1				
Annelida							
Polychaeta							
Poliqueto sp1	147	10	12	5			
Poliqueto sp2			6	12			
Poliqueto sp3			2				
Poliqueto sp4				4			
Poliqueto sp5	4	5					
Poliqueto sp6	1						
Poliqueto sp7	1						
Poliqueto sp8		3					
Poliqueto sp9		1					
Poliqueto sp10		1					
Poliqueto sp11			1				
Poliqueto sp12			1				

Cuadro 2: Continuación

Clasificación	Abundancia según estrato						
	IRR	IMM	IMS	DEP	ISR	ISMU	ISMA
Poliqueto sp13			5				
Poliqueto sp14					4		
Poliqueto sp15				6			
Poliqueto sp16					9		
Mollusca							
Bivalvia							
Bivalvo sp1			2				
Bivalvo sp2				3			
Myoida							
<i>Psiloteredo sp</i>		22	2				
Mytiloidea							
<i>Brachiodontes</i>							
<i>puntarenensis</i>				113			
<i>Mytella guyanensis</i>	5		2				
Ostra sp1				18			
Ostra sp2				37			
<i>Cassostrea palmula</i>				3			
<i>Isognomun sp</i>			1	70			
<i>Lithophaga aristata</i>				5			
<i>Prothotaca sp</i>	11	2	1				
<i>Sphenia luticola</i>	10	5	47	2			
Veneroidea							
<i>Petricola exarata</i>	6		1	17			
<i>Petricola gracilis</i>	35			1			
Gastropoda							
Gastrópodo sp1	1						
Gastrópodo sp2	1						
Gastrópodo sp3					1		
Gastrópodo sp4					1		
Gastrópodo sp5					1		
Gastrópodo sp6							1
Archaeogastropoda							
<i>Neritina latissima</i>		6					
Mesogastropoda							
<i>Cerithidea pulchra</i>		1	27				
<i>Costoanachis sp</i>			3	10			
<i>Costoanachis rugosa</i>	2	42					1
<i>Cyclichna luticola</i>	1						
<i>Littorina oblonga</i>			1				
<i>Littoraria fasciata</i>			5				
<i>Littoraria varia</i>			5	1			
<i>Littoraria zebra</i>		3	3				
<i>Marinula concinna</i>			1				
<i>Nodilittorina modesta</i>			2				
<i>Nodilittorina forcata</i>		4					
<i>Oliva sp</i>						5	
<i>Thais kiosquiformis</i>		1		15			
Nudibranchia							
Nudibranquio sp1			2	1			
Nudibranquio sp2			1	2			
Arthropoda							
Crustacea							
Cirripedia							
Thoracica							
<i>Balanus sp</i>	2	50		351			

Cuadro 2: Continuación

Clasificación	Abundancia según estrato						
	IRR	IMM	IMS	DEP	ISR	ISMU	ISMA
Malacostraca							
Amphipoda							
Anfípodo sp1		1					
Decapoda							
<i>Alpheus sp</i>	1						
Cangrejo sp1			1				
Cangrejo sp2		2					
<i>Callinectes sp</i>						3	
<i>Clibanarius albidigitus</i>		13					
Goneplasiidae sp1		1					
<i>Goniopsis pulchra</i>	7	4	1	18			
Hermitaño sp1						7	8
<i>Pachygrapsus transversus</i>				10			
<i>Petrolisthes armatus</i>	3	2	1				
<i>Petrolisthes zaca</i>	1						
<i>Upogebia sp</i>	8						
Xanthidae sp1	10	3			1	20	8
Isopoda							
<i>Sphaeroma peruviaum</i>		1		174			
Ostracoda							
Ostrácodo sp1			1				
Sipuncula							
Sipuncúlido sp1				1			
Indeterminado							
IndetSp1				26			

Cuadro 3. Número de especies encontradas, total de individuos, diversidad (H'), desviación estandar (DST, utilizando pseudovalores) y la equitatividad (J') según sitio de muestreo. Golfito 2001.

Stio	Nº especies	Nº individuos	H	DST (H)	J'
Isla restos de raíz	22	259	2.496	0.838	0.560
mangle muerto	23	183	3.346	1.084	0.739
mangle sano	27	138	3.434	1.365	0.722
Sedimento restos de raíz	4	15	1.472	1.028	0.736
mangle muerto	5	36	1.768	0.746	0.762
mangle marchito	4	18	1.503	1.021	0.752
Depósito mangle sano	26	1270	2.960	0.313	0.637

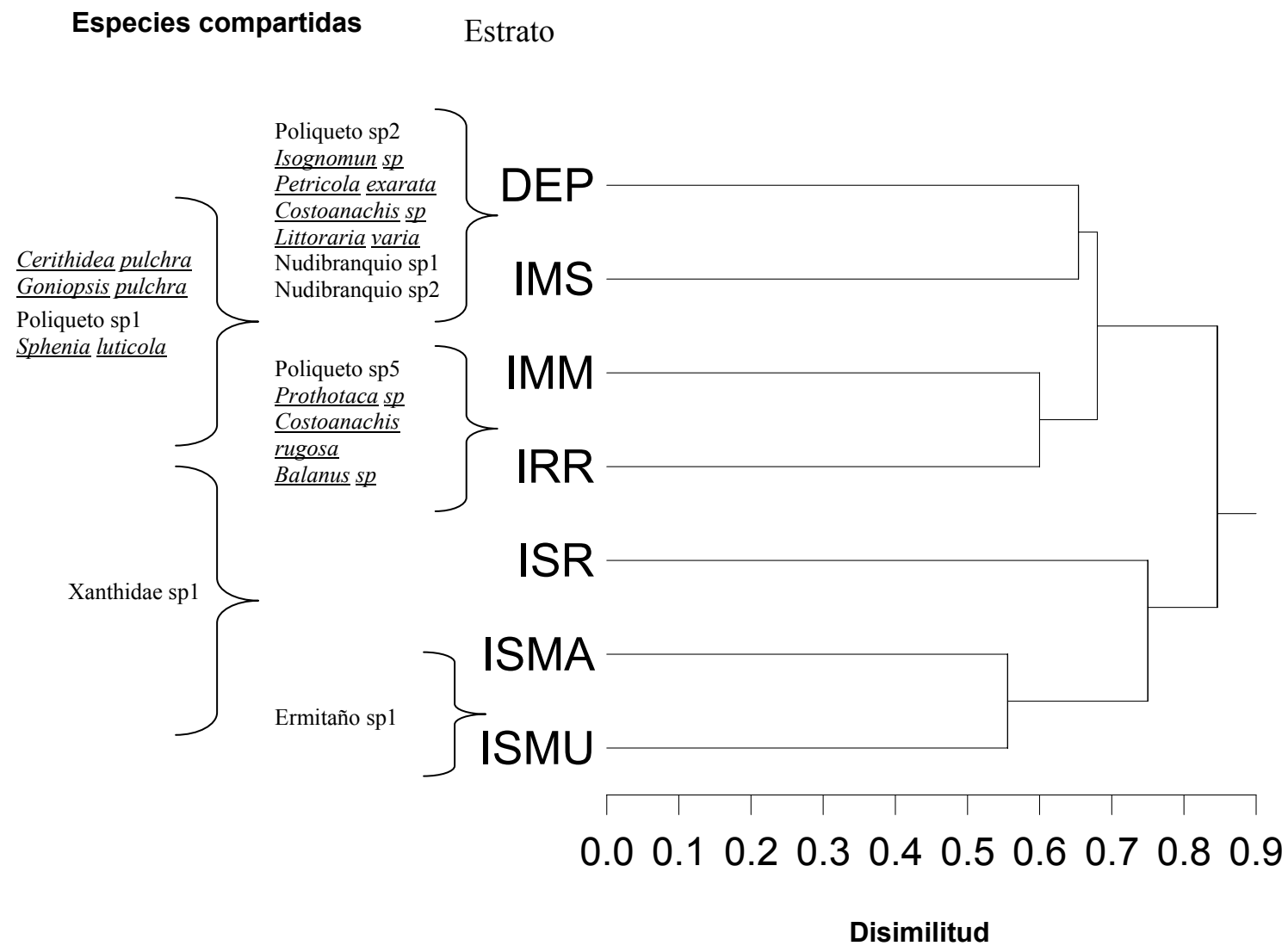


Fig. 1. Análisis de conglomerados utilizando el índice de similitud de Sorensen para cada estrato de muestreo. Golfo 2001. (Códigos: ver cuadro 2).

## Efecto de factores físicos, químicos y biológicos sobre la comunidad biótica de fitotélmatas de bromelias

**Arturo Rodríguez Jiménez**

Las fitotélmatas son ecosistemas formados por plantas terrestres que acumulan agua, ya sea en huecos de árboles, brácteas y hojas caídas. La cantidad de agua que estas puedan acumular va a depender de la especie y del tamaño de la planta; por ejemplo se han encontrado bromelias del género *Vriesea* en Costa Rica con 20 l de agua, y se han visto otras especies con volúmenes de hasta 47 l en Brasil (Frank 1999).

Las bromelias constituyen un grupo de plantas monocotiledóneas del orden de las bromeliales, con una única familia, las bromeliáceas. Los miembros de esta familia dominan la flora vascular de epífitas en los bosques del neotrópico. Los hábitos son generalmente epífitos, aunque se adaptan bien para la vida sobre tierra (Smith, 1957).

Generalmente sólo las bromelias de gran tamaño pueden ser consideradas con fitotélmatas funcionales, las cuales son muy comunes en los bosques tropicales, donde se han encontrado densidades de hasta 175000 plantas maduras por ha, densidades como estas representan unos 50000 l de agua por ha. Los nutrientes de las fitotélmatas son absorbidos por la planta a través de tricomas especializados en la base de las hojas con forma de tanque (Richardson 1999).

Las bromelias funcionan como islas biológicas para el desarrollo de especies que requieren de características especiales para completar su ciclo de vida, cada una de estas plantas guardan una serie de recursos y de condiciones que las hace particular para la vida. Esas condiciones podemos resumirlas en capacidad de acumulación de agua y materia orgánica, tamaño de las fitotélmatas, ubicación de la bromelia con respecto al sustrato donde esta se encuentra, luz incidente sobre la planta, etc. (Richardson, 1999). Un ejemplo de cómo controla la planta su microcosmos es mediante la regulación de su pH, para mantenerlo en valores aproximados a 5.5 (G. Umaña, com. pers.)

El trabajo tiene como objetivo determinar cuáles son los taxas más comunes en fitotélmatas de bromelias de acuerdo a diferentes factores físicos, químicos y biológicos que regulan las condiciones de supervivencia para organismos en estos sitios; así como determinar la preferencia de sitio para los diferentes taxas, en especial para la familia Pseudostigmatidae (O. Odonata), única reportada como exclusiva de estos ambientes

### Métodos

El muestreo se realizó durante el mes de enero del 2001 en el Naranjal, alrededores del Depósito Libre Comercial, alrededores de las instalaciones de la U.C.R. y la Lechería; en Golfito, Puntarenas. Los sitios de muestreo se agruparon en dos categorías: abierto, agrupando las muestras de la Lechería, el Depósito y U.C.R.; y cerrado, con las muestras del Naranjal.

Se eligieron bromelias de acuerdo a la distribución vegetal, buscando aquellas muestras que podían ser alcanzadas desde el suelo o donde se pudiese subir al árbol; y tamaño de la planta, para tener una buena representatividad de todas las dimensiones posibles. Se les midió la altura a partir del suelo, la altura de la planta desde la base de la raíz hasta la segunda hoja más joven, la apertura de la misma usando tres medidas del diámetro para obtener un promedio, y la cobertura vegetal. Se colectaron las bromelias, envolviendo la planta cuidadosamente en una bolsa plástica y volteándola rápidamente para no perder materia vegetal o agua.

Con las muestras de agua se obtuvieron los valores de volumen, pH con el método colorimétrico marca LaMotte y en algunos casos los valores de CO<sub>2</sub> disuelto con el método colorimétrico marca LaMotte. Las bromelias fueron desarmadas cuidadosamente extrayendo toda la materia orgánica contenida para eliminar el agua en una secadora de muestras vegetales (una caja rectangular de madera con una resistencia eléctrica en el interior y una malla metálica en la parte superior donde se colocan las muestras en bolsas de papel) y pesada.

Los macroinvertebrados acuáticos encontrados fueron fijados en alcohol al 70% y depositados en la colección de insectos acuáticos de la Escuela de Biología.

Para el análisis estadístico se obtuvieron valores de Shannon con logaritmo base 2 para cada una de las bromelias, coeficientes de correlación canónica entre factores bióticos y abióticos (excepto pH), y pruebas X<sup>2</sup> para comparar preferencias de sitio para taxas en los dos sitios.

## Resultados

Las bromelias presentaron variaciones amplias en cuanto al volumen de agua (Promedio=315.89; s=244.53), altura (2.965, 1.965) y peso de materia orgánica (29.4, 33.2). En cuanto al pH se observó mas constante (5.5, 0.5), al igual que la cobertura vegetal (89.19, 13.05). Se encontraron correlaciones significativas para la abundancia por sitio en cuanto al peso y el volumen de agua (Cuadro 1)(Fig.1-9)

Se encontraron un total de 22 taxas, para un total de 766 individuos colectados. *Culex 1*, *Culex 2*, *indet* (Chironomidae) y Blattodea son los grupos más abundantes. *Culex 2* es poco frecuente y *Limonia* y Stratiomidae son poco abundantes pero muy frecuentes (Cuadro 2).

Se observa una diferencia significativa de su abundancia para Pseudostigmatidae, *Culex 5* (Culicidae), Blattodea, *indet* (Culicidae), *indet* (Stratiomidae) y Anelida, en relación con el sitio; siendo más abundantes Pseudostigmatidae y Stratiomidae en el sitio cerrado y los otros taxas mencionados en el sitio abierto (Cuadro 2).

Se observa preferencia de sitio para taxas de acuerdo a la frecuencia de bromelias donde están presentes, para Pseudostigmatidae en sitio cerrado y Anelida en sitio abierto (Cuadro 2).

## Discusión

Cada uno de los sitios donde se colectaron plantas presenta una variación muy baja en cuanto a la cobertura vegetal, pero se encontró variaciones importantes en la cantidad de materia orgánica disponible. Para este caso se ha observado que las plantas con mas recursos de materia en descomposición y agua mostraron diferencias en abundancias, no así para número de taxas o diversidad. Se han encontrado que los ambientes más ricos en recursos son los mas utilizados en los periodos de desarrollo de muchos organismos (Merrit y Cummins, 1984). Una mayor acumulación de recurso permite una menor competencia intra e interespecifica. La variación puede darse por el efecto de la edad y tamaño de la planta, teniendo diferentes cantidades de tiempo y área de exposición para la captura de materia. Posiblemente se deba considerar el efecto en la elección del hábitat que pueda tener al existir estanques tan llenos de materia que no queda espacio para el agua dentro del volumen limitado capaz de ser contenido por cada hoja. Además hay que retomar el hecho que altas cantidades de materia descompuesta va a tener un efecto negativo directo sobre el oxígeno disuelto en el agua (Fish, 1998) por lo que organismos sensibles a bajas cantidades de oxígeno no podrán mantenerse en estas condiciones. Sería importante tener datos de O<sub>2</sub> y % de volumen de agua disponibles para los organismos dentro de cada estanque, para calcular mejor la cantidad de recurso real explotable. Para islas biológicas el tamaño del espacio desempeña un papel determinante como factor de variación en la abundancia y diversidad de los organismos (Begon et al. 1987).

El no encontrar un efecto de la altura con los factores bióticos de las fitotélmatas puede ser producto del reducido rango altitudinal de las plantas colectadas. Al existir una mayoría de organismos de carácter volador, es poco frecuente encontrar sitios muestreados fuera del alcance de los mismos.

Un detalle interesante es que los organismos más abundantes son culícidos, los cuales son capaces de sobrevivir con éxito en sitios bastante adversos, principalmente porque pueden soportar bajas cantidades de O<sub>2</sub> (Roldán 1988) y altos niveles de acidez (Merrit y Cummins, 1984). Los niveles de pH observados son producto de la autorregulación que realiza la planta sobre las masas de agua estancadas en sus axilas foliares (G. Umaña, com. pers.), además de una alta descomposición de material, por lo que organismos detritívoros y capaces de resistir condiciones drásticas, como los culícidos (M. Springer, com. pers) se desarrollaran con éxito en fitotélmatas, de esta manera se explica la ventaja de este grupo sobre otros que se hallan en menores densidades.

Se cree que hay una mayor cantidad de organismos en bromelias más viejas por tener una mayor cantidad de detritos, porque acumulan y retienen el agua en buenas cantidades y por periodos aceptables para los organismos. Aquellas que por su tamaño no logran acumular una cantidad considerable de agua para el desarrollo de una colonia de organismos, o que no acumula materia orgánica por encontrarse en un sitio abierto del bosque, funcionan como refugios temporales, dado que no guarda los recursos para la reproducción, que es una de las más importantes funciones para una bromelia de estanque (Richardson, 1999). Puede que los organismos encontrados sean visitantes temporales de los estanques o tengan periodos de desarrollo muy cortos, explicando porque la mayoría de los taxas fueron muy poco frecuentes.

De los taxas encontrados solo la familia Pseudostigmatidae (Odonata) esta reportada como exclusiva de estos ambientes (Springer, en prep.). Se observa, junto con Stratiomidae, que son mucho más frecuentes y abundantes en los sitios donde la cobertura boscosa aún es alta, como ocurre en el Naranjal. Son organismos más tímidos, que no son comunes en sitios muy alterados y por ello no se aventuran a buscar sitios para reproducirse en áreas abiertas o con alteración del hombre.

Para Culicidae, Blattodea y Anelida se observa que son mucho más abundantes en áreas abiertas, posiblemente por ser especies más cosmopolitas y estos ambientes representan uno de muchos sitios de utilización para su reproducción. Sería importante conocer los hábitos de estos organismos para definir las razones que conllevan a este comportamiento. Posiblemente las áreas abiertas brinden mayores recursos para las fases adultas de estos individuos y por ello su distribución tome estos valores.

### Agradecimientos

A los funcionarios de la UCR en Golfito por las facilidades de alojamiento brindadas para realizar este trabajo. A la Escuela de Biología por las facilidades de equipo. A Monika Springer por las recomendaciones metodológicas para este trabajo y a Federico Bolaños por colaborar con el análisis estadístico y sus recomendaciones tanto metodológicas como de formato del escrito.

### Bibliografía

- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1987. Ecology: Individuals, Populations, Communities. Sinauer Associates, Inc. U.S.A. 876 pp.
- Fish, d. 1998. Phytotelmata: flora and fauna. Fordham University. New York. 180 p.
- Frank, J.H. 1985. Bromeliad phytotelmata and their biota, especialmente mosquitos. University of Florida. 206 p.
- Merrit, R.W. y K.W. Cummins. 1984. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 2<sup>a</sup> ed. Kendall/Hunt Publishing Co. U.S.A. 722 pp.
- Richardson, B. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. Biotropica 31(2): 321-336.
- Roldán, R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Antioquía. Ed. Presencia. Bogotá. 217 p.
- Smith, L. 1957. The bromeliaceae of Colombia. Instituto Smithsonian. Washington. E.U.A. 311 pp.

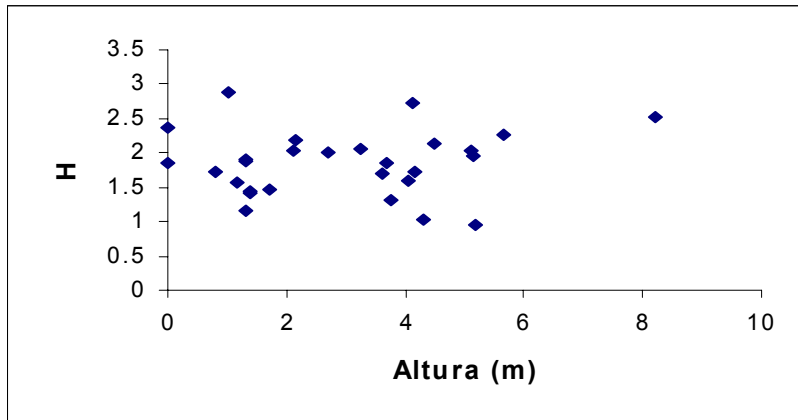


Figura 1. Relación entre Altura y Valores de Shannon para bromelias, Golfito.

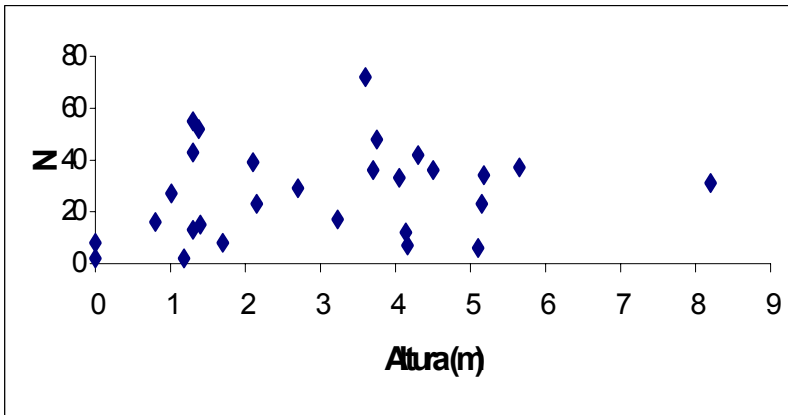


Figura 2. Relación entre Altura y Valores de Abundancia para bromelias, Golfito.

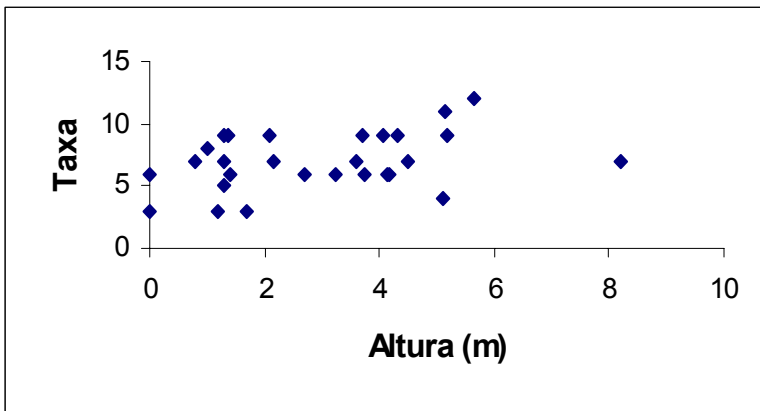


Figura 3. Relación entre Altura y taxas para bromelias, Golfito.

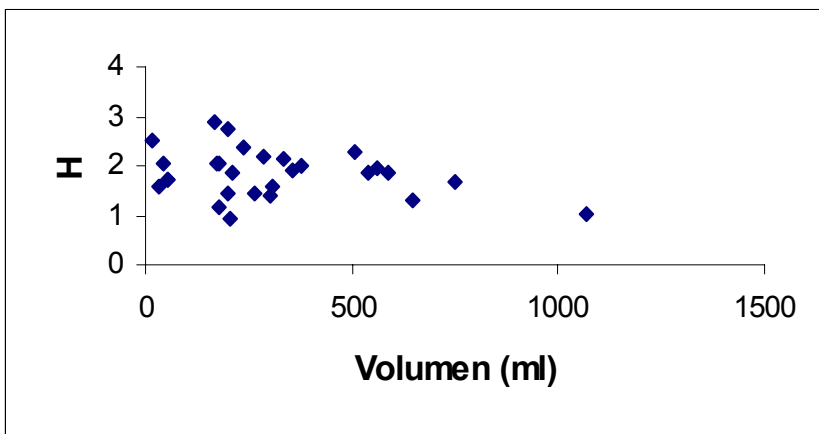


Figura 4. Relación entre Volumen y Valores de Shannon para bromelias, Golfito.



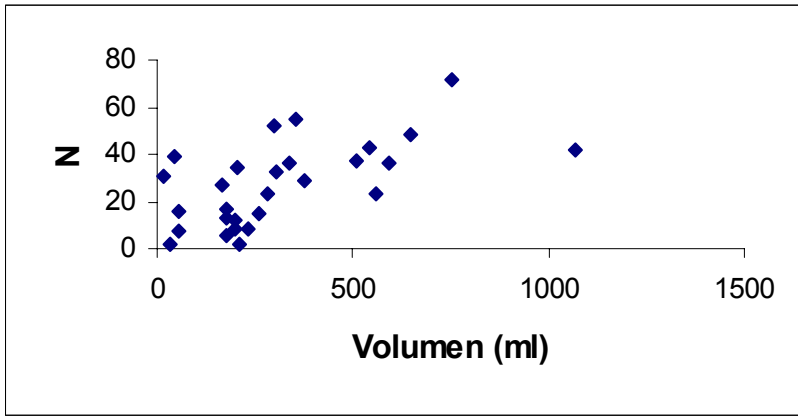


Figura 5. Relación entre Volumen y Valores de Abundancia para bromelias, Golfito

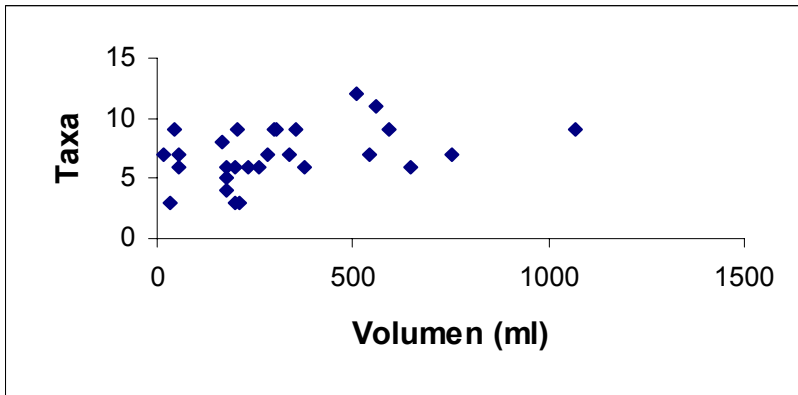


Figura 6. Relación entre Volumen y Taxa para bromelias, Golfito

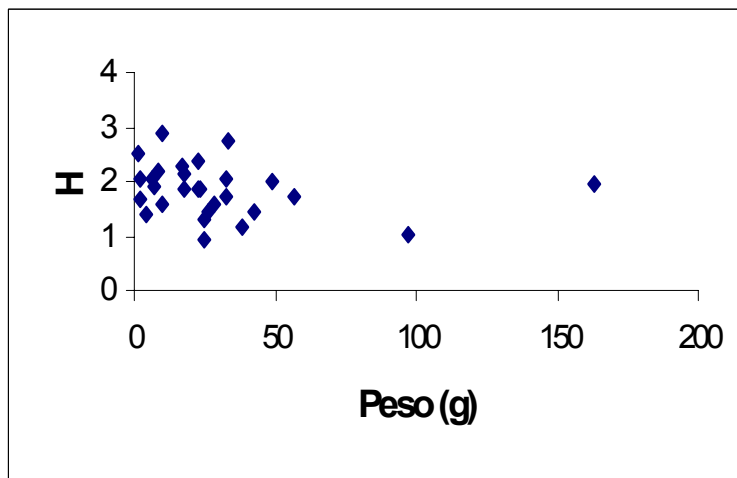


Figura 7. Relación entre Peso y Valores de Shannon para bromelias, Golfito

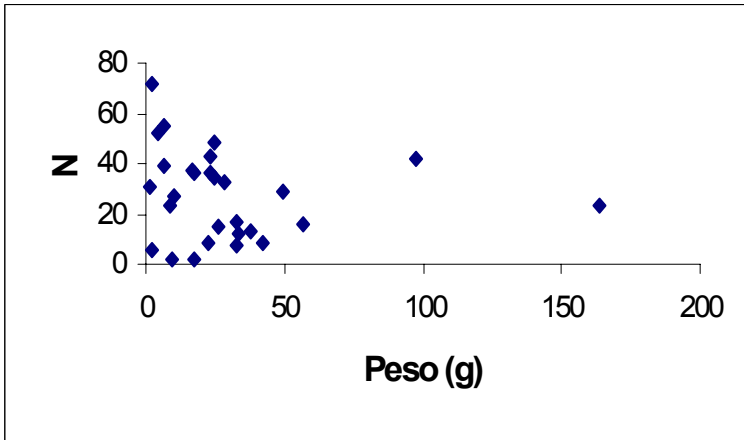


Figura 8. Relación entre Peso y Valores de Abundancia para bromelias, Golfito

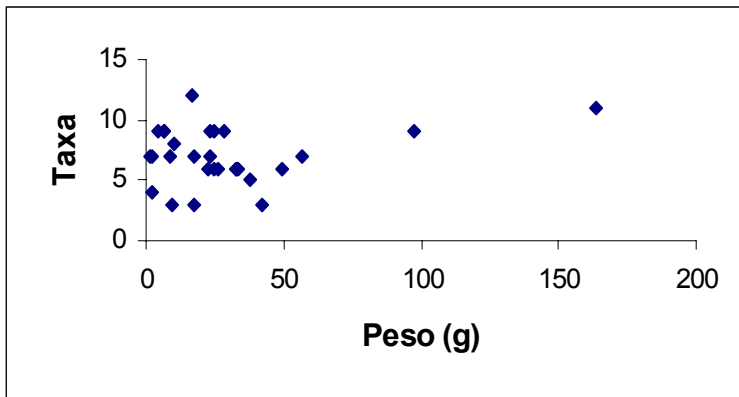


Figura 9. Relación entre Peso y Taxa para bromelias, Golfito

Cuadro 1. Valor de pendientes en relaciones entre las variables físicas y de poblaciones de individuos en Bromelias.

	Taxa	N	H
Altura	0.348 <sup>ns</sup>	1.257 <sup>ns</sup>	0.040 <sup>ns</sup>
Peso	0.007 <sup>ns</sup>	-0.233*	-0.002 <sup>ns</sup>
Volumen	0.003 <sup>ns</sup>	0.054*	-0.001 <sup>ns</sup>

\* = P<0.01 ns = P>0.05

Cuadro 2. Lista de taxas, total de individuos, frecuencia de individuos y sus valores de  $X^2$  para Bromelias.

Taxa	Numero de individuos			Numero de bromelias		
	Abierto	Cerrado	X2	Abierto	Cerrado	X2
Insecta						
Odonata						
Pseudostigmatidae						
indeterminado.	5	25	13.33	2	9	4.45
Diptera						
Culicidae						
Culex 1	2	0	2	1	0	1
Culex 2	19	14	0.76	6	5	0.09
Culex 3	43	35	0.82	6	6	0
Culex 4	0	1	1	0	1	1
Culex 5	187	144	5.59*	13	14	0.04
indeterminado.	17	2	11.84**	5	2	1.29
Chironomidae						
indeterminado 1	28	41	2.45	6	10	1
indeterminado 2	2	2	0	2	2	0
Tabanidae						
indeterminado	3	4	0.14	3	4	0.14
Syrphidae						
indeterminado	3	4	0.14	2	2	0
Stratiomidae						
indeterminado	7	18	4.84*	5	11	2.25
Polycentropodidae						
indeterminado	0	1	1	0	1	1
Tipulidae						
Limonia	12	16	0.57	6	8	0.29
Ceratopogonidae						
indeterminado	0	1	1	0	1	1
Dolichopodidae						
indeterminado	1	0	1	1	0	1
indeterminado	0	1	1	0	1	1
Blattodea						
indeterminado	86	20	41.09**	12	6	2
Coleoptera						
Elmidae						
indeterminado	3	3	0	3	3	0
Oligochaeta						
indeterminado	9	0	9**	4	0	4*

\*\* =  $P < 0.01$  \* =  $P < 0.05$



## Presencia de granos de polen de Balsa (*Ochroma pyramidale*) y otros tipos en murciélagos

Licidia M. Rojas Rojas

La polinización es el primer paso para la fecundación de las plantas. Algunas plantas se autopolinizan, esto es, que la polinización ocurre dentro de la misma flor o en flores de la misma planta, pero otras, requieren de la transferencia de los granos de polen a otras plantas. En este sentido, la remoción de polen, es una etapa muy importante en el proceso de la polinización (Flores 1999).

El polen puede ser transportado de una flor a otra de varias formas, puede ser removido por factores abióticos: el viento, la gravedad y el agua; o bióticos: los animales según el tipo de planta. La polinización biótica es llevada a cabo por vectores muy diferentes como insectos, aves y murciélagos, y el fundamento de este proceso es el beneficio mutuo; el vector obtiene una recompensa (néctar, fragancia, aceites, o polen) y la planta dispersa el polen (Flores 1999). En este sentido un individuo que arrastre mayor cantidad de polen, es un mejor removedor que otro con menos, y potencialmente podrían ser mejores polinizadores, si el polen es llevado al lugar indicado (Proctor *et al.* 1996).

Muchas especies de murciélagos utilizan las flores de angiospermas como recurso alimenticio. Los murciélagos poseen una gran superficie con gran capacidad para cargar polen, y vuelan grandes distancias (Proctor *et al.* 1996). Por otro lado la estructura de su pelaje facilita la adhesión de polen de diferentes plantas (Lemke 1985). La familia Fillostomidae presenta varios ejemplos de géneros conocidos en el Nuevo Mundo cuyos miembros visitan flores: *Tonatia*, *Lonchophylla*, *Glossophaga*, *Carollia*, *Artibeus*, *Sturnira*, y otros (Mora 2000).

En la familia Bombacaceae existen especies con el síndrome de quiróptero-filia, así, se ha hecho varios reportes del forrajeo de murciélagos (Eguiarte y Martínez 1987; Proctor *et al.* 1996 y Flores 1999), de los cuales algunos se refieren a *Ochroma pyramidale* (Brooke comunicación personal). Este árbol conocido como Balsa, se encuentra en elevaciones bajas a bajo-medianas (rara vez sobre los 1000 m), con climas de húmedo a muy húmedo. Llega a medir hasta 30 m y sus flores son grandes, de 10 a 20 cm de largo, pétalos blancuzcos o crema y posee una gruesa columna de estambres (Holdridge *et al.* 1997 y Witmore 1996).

Dada la importancia de la relación de beneficio mutuo entre el murciélago y la planta, este proyecto tiene como objetivos, determinar si hay diferencias en la remoción de polen del árbol de Balsa, por parte de algunas especies visitantes, tomando como variables la cantidad de individuos de cada género que presentan polen y la cantidad de polen transportado en promedio por cada individuo. Además para el género *Carollia* se pretende determinar si esta remoción es diferente según el sexo de los individuos y finalmente se trata de identificar otros tipos de polen removidos por los murciélagos.

### Métodos

El estudio se realizó durante el mes de Enero del 2001 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, ubicado en la provincia de Puntarenas. Según la clasificación de Holdridge esta zona se incluye dentro del Bosque muy húmedo tropical, con una precipitación de 4500 mm al año y una temperatura superior a los 25°C (Hartshorne 1991).

Para la captura de los murciélagos se colocaron dos o tres redes de niebla de 20 m y 12 m en diferentes lugares que fueron escogidos tomando en cuenta la presencia de árboles de Balsa (*Ochroma pyramidale*) en las cercanías. Se realizaron 5 muestreos en el Naranjal, los días 14 al 17 y 21; dos en la Lechería los días 10 y 28, uno en la Cañaza el día 29; uno en un Manglar cerca del Depósito Libre el día 22 y uno en el río la Purruja el día 24 de enero. Las redes fueron puestas de las 17:00 a las 22:00 horas los días 14,15, 16, 17 y 28, y los demás días de las 18:00 a las 00:00 horas, para un total de 55 horas de esfuerzo.

A cada individuo se le identificó según especie, (sin embargo, por la poca muestra obtenida en algunos casos se decidió agruparlos según género). Se le tomó la longitud de antebrazo, el sexo y la edad. Luego se le frotó en la espalda, en las membranas alares, en el vientre y en la cara con un cubo de 0.5 cm<sup>3</sup> de gelatina-fucsina o algunas veces se utilizó cinta adhesiva del tamaño aproximado de un cubreobjetos.

Las muestras de cada murciélago capturado fueron montadas en portaobjetos y vistas al microscopio, para determinar la presencia y cantidad de granos de polen de Balsa. En la identificación se usó láminas con polen de *O. pyramidale*, previamente montado. Solo algunas de las muestras fueron revisadas para determinar la presencia de otros granos de polen, según su forma tamaño y ornamentación. A cada morfotipo de polen

identificado se le tomó una foto a un aumento de 40X x 10X, usando un equipo de microscopía Nikon, para luego realizar la diferenciación y caracterización. En las pruebas realizadas se usó solo el polen de Balsa, los demás morfotipos fueron escasos por lo que se usaron como información adicional.

Con el fin de observar las visitas de los murciélagos a los árboles de Balsa, se observó directamente las flores de dos árboles, utilizando un visor nocturno con luz infrarroja, binoculares y focos. El día 23, se observó un árbol ubicado en el Mirador, de las 19:00 a las 00:00 horas y el 30 y 31 se observó desde 21:30 a las 05:00 horas del siguiente.

Se hizo una prueba de  $\chi^2$ , para determinar si había diferencias en la proporción de individuos con presencia de polen vs. individuos en los que no se encontró polen de Balsa según género. Una prueba de Kruskal-Wallis, para comprobar si había diferencias en el promedio de polen portado por individuo según género. Por último, se realizó otra prueba de  $\chi^2$ , para observar en el grupo de *Carollia* (único con suficientes individuos), si había diferencias en cuanto a la proporción de presencia/ausencia de polen de Balsa en los individuos muestreados según el sexo.

## Resultados

En total se capturó 114 murciélagos, de cinco géneros. Se identificó presencia de polen de Balsa en tres géneros y también se observó otros 3 tipos de polen y se les identificó como morfotipo 1, 2 y 3 (Anexo1), en algunos murciélagos de éstos géneros. El género con mayor número de individuos portadores de polen de Balsa, fue *Glossophaga*, con un 50% de sus individuos con presencia de polen, *Artibeus* y *Carollia* presentaron un porcentaje muy semejante 25% y 29.3% respectivamente (Cuadro 1), sin embargo estas diferencias no son significativas ( $\chi^2=2.18$ ;  $gl=2$ ;  $p=0.336$ ).

El género *Artibeus* porta en promedio más polen, que *Carollia* y un poco más que *Glossophaga*, y a su vez *Glossophaga*, porta más polen que *Carollia* (Fig. 1). Pero las diferencias no son significativas (KW= 3.413;  $gl=2$ ,  $p=0.182$ ),

Aunque aparentemente mayor número de machos que hembras portaban polen de Balsa (Fig. 2), se obtuvo para el grupo de *Carollia*, que el porcentaje de individuos con polen, con respecto a los que no presentaron polen, no fue diferente entre machos y hembras ( $\chi^2=2.504$ ;  $gl=1$ ;  $p=0.143$ ).

En las observaciones directas realizadas para obtener algunas ideas sobre el tipo de forrajeo de las especies de murciélagos visitantes de Balsa, no se logró la observación de ningún murciélago.

## Discusión

De los murciélagos capturados solamente *Carollia* fue abundante, podría pensarse que los individuos poco abundantes, son poco comunes en este lugar, en comparación a *Carollia*, pues en muestreos anteriores su abundancia tampoco ha sido grande (López 2000). Además, la posición de las redes quizá dificultó la captura de individuos que vuelan alto. Por su parte, animales como *Glossophaga* tienen una gran capacidad de detección de las redes, lo que dificulta su muestreo (Lemke 1985 y Howel 1996). Por otro lado se sabe que la abundancia de *Sturnira* y *Lonchophylla*, no es tanta (Mora 2000) aunque se sabe que los miembros de estos dos géneros visitan flores (Heithaus *et al.* 1975), la escasez de la muestra, podría ser el motivo de no observar polen de Balsa en ellos.

Por su parte el único individuo de *Lonchophylla*, capturado portaba en su pelaje gran cantidad de polen del morfotipo 1, y no se observó que portara granos de polen de balsa. Pero con un solo individuo no se podría decir que no se utiliza o que se utiliza menos este recurso. Lo que sí muestran los datos es evidencia para saber que individuos de este género podrían preferir utilizar otros recursos florales disponibles, aunque también haya en los alrededores árboles de Balsa en floración, tal vez esta otra planta le brinde mejores recompensas energéticas, según la necesidad de sus organismos para este período del año, es decir para ciertos periodos y según la especie los murciélagos requieren más proteína que carbohidratos y/o lípidos, o viceversa y según su necesidad prefieren más un recurso que otro (Eguiarte y Martínez 1987). El argumento anterior también puede aplicarse para las *Glossophaga*, y demás grupos que presentaron otros tipos de polen, cada individuo, busca el alimento que más le satisfaga sus necesidades metabólicas, y esto varía con respecto al período del año (Dinerstein 1986; Heithaus *et al.* 1975).

Heithaus *et al.* (1975), sugieren en su estudio que individuos de *Carollia* y *Artibeus* son principalmente frugívoros pero utilizan néctar cuando es muy abundante o en la estación lluviosa, lo mismo sucede con *Sturnira*, pero *Glossophaga* utiliza más las flores, aún en periodos de poca abundancia. En este caso, es necesario una muestra mayor para obtener una conclusión más segura y analizar los componentes del polen y néctar utilizados, para ver si realmente es diferente la recompensa buscada por el murciélago.

En cuanto a la remoción del polen de *Ochroma pyramidale* según los datos (Cuadro 1), del total de individuos de cada género *Glossophaga*, es en el que se encontró, más murciélagos con polen. Pensando que en comparación con *Artibeus* y *Carollia*, los primeros han sido identificados como individuos que utilizan más las flores que otros recursos como frutos, insectos, etc. (Lemke 1985 ; Howel 1996 y Heithaus *et al.* 1975), se podría esperar una mayor cantidad de éstos visitando las flores de la Balsa. Sin embargo la no significancia de los datos puede deberse a la baja muestra para algunos individuos, lo que también sugiere un muestreo mayor para asegurar la veracidad de los datos.

Por otro lado se tiene el promedio de granos de polen de Balsa portados por individuo según el género. Los datos muestran algunas diferencias, así pareciera que *Artibeus* en promedio porta más polen que los demás. Esto sería razonable pensando en el mayor tamaño de estos individuos, con respecto a los otros dos géneros (Mora 2000), otro punto a favor es el tipo de forrajeo, pues estos individuos se posan en las flores, pero también son individuos que consumen mucho polen (Handley *et al.* 1991), mientras que los *Glossophaga*, aletean o con la lengua sacan néctar y polen de la flor (Brooke comunicación personal), sin embargo estos últimos tienen un tipo de pelo más especializado para la adhesión de polen y el polen que consumen muchas veces es por accidente, más que por necesidad (Eguiarte y Martínez 1987), en este sentido quizá *Artibeus* pueda impregnarse con más polen pero mucho de éste será consumido por él mismo, y la seguridad de que lleve ese polen a otra flor (ojalá de otro árbol) se reduce tomando en cuenta que son individuos que consumen más frutos que polen o néctar (Heithaus *et al.* 1975). Por otro lado, una vez más se presenta la duda pues se requiere de más individuos para comprobar una tendencia.

Para *Carollia* se capturó más machos que hembras, lo que podría hacer parecer que un mayor número de machos llevan polen, sin embargo, los datos indican que proporcionalmente es muy similar la cantidad de hembras y machos con polen. En algunas hembras de murciélagos, la actividad aumenta o disminuye según el periodo, si se está en periodo de crianza finales de marzo o abril (Howel 1996), ella necesita consumir más, pero en esta época (que no es la de crianza) normalmente el forrajeo es similar que fue lo que se encontró. En cuanto al tamaño machos y hembras son muy similares, por lo que en este sentido tampoco habría porqué esperar diferencias importantes.

Aunque un murciélago cargue gran cantidad de polen, el beneficio para la planta depende de la eficiencia de ese animal en transportar el polen a otra flor. En este sentido se sabe que algunos miembros del género *Artibeus* forrajean en las mismas áreas varios días y se desplazan unos 0.5 Km mientras que *Carollia* también mantiene fidelidad a un área, pero su desplazamiento es de 1 a 2.7 Km, pero *Glossophaga*, además de visitar más rápidamente las flores (lo que podría indicar una mayor eficiencia en el número de flores visitadas por tiempo) también se desplaza grandes distancias, aun más que *Carollia* (Fleming *et al.* 1977).

Aunque se tienen reportes de alta actividad de murciélagos en Bombacaceas (Eguiarte y Martínez 1987) para este estudio, los resultados de ninguna observación obtenidos pueden indicar, que los organismos no estuvieron forrajeando esa noche en ese árbol, que conforme baja la producción de flores buscan otros recursos; que la observación debe hacerse más cerca y con instrumentos que detecten movimientos nocturnos que el ojo humano no puede detectar tan fácilmente. Para estudios posteriores podría intentarse de nuevo, pero tomando en cuenta el estado de floración del árbol, y haciendo más observaciones.

### Agradecimientos

A Julín Weng y Oscar Rocha por la ayuda en la identificación del polen. A Bernal Rodríguez, José Manuel Mora, Jorge Lobo y Anne Brooke por la información brindada en cuanto a comportamiento de murciélagos y polinización. Al Laboratorio de Productos Forestales, Luis Cruz y Michel Angulo, por la ayuda en la preparación de las fotos del polen. A Joel Chaves por la ayuda en la preparación de los resultados estadísticos.

### Bibliografía

- Dinerstein, E. 1986. Reproductive Ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican Cloud Forest. *Biotropica* 16(4): 307-318.
- Eguiarte, L. y Martínez, C. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum*. *Biotropica* 19(1): 74-82.
- Fleming, T.; E. Hethaus y Sawyer 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivores bats. *Ecology*: 58: 119-127.
- Flores, E. 1999. La planta estructura y función. Libro Universitario Regional. Costa Rica. 730p.

- Handley, Ch.; D. Wilson, y A. Gardner 1991. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. 165p.
- Hartshorne, G. 1991. Plantas. En: Janzen, D. (Ed.) Historia Natural de Costa Rica. M. Chavaría (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. 140p.
- Heithaus, E., Fleming, T. y P. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854p.
- Holdridge, L.; L. Poveda, y Q. Jiménez. 1997. Árboles de Costa Rica (Vol.1). Segunda Edición. Centro Científico Tropical. Costa Rica. 554p.
- Howel, J. 1996. Mamíferos. En D.H. Janzen (ed). Historia natural de Costa Rica. M. Chavaría (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. 439p.
- Lemke, T. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in suburban environment. *Biotropica* 17(2): 107-11.
- López, L. 2000. Selección de frutos y dispersión de semillas por murciélagos frugívoros. En F. Bolaños y Lobo, J. (ed) Curso de Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. 256p.
- Mora, J.M. 2000. Mamíferos Silvestres de Costa Rica. EUNED. 222p.
- Proctor, M.; Yeo, P. y A. Lacck. 1996. The Natural history of pollination. Timbers Press. USA. 249p.
- Witmore, J. L. 1996. Plantas. En D.H. Janzen (ed). Historia natural de Costa Rica. M. Chavaría (Trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. 119p.

Cuadro 1. Total de individuos muestreados, tipos de polen observado y número de individuos que presentaron polen para cada género.

GENERO	No. de Ind.	No. Total de Ind. con polen de Balsa (%)	Tipos de polen encontrados y No. de Ind. en los que se observó
<u>Carollia</u>	93	28 (29)	<u>Ochroma pyramidale</u> , morfotipo 1 (1), morfotipo 2 (2).
<u>Glossophaga</u>	12	6 (50)	<u>Ochroma pyramidale</u> , morfotipo 1(2), y morfotipo 3 (1)
<u>Artibeus</u>	4	1 (25)	<u>Ochroma pyramidale</u>
<u>Sturnira</u>	3	0	Ninguno
<u>Tonatia</u>	1	0	Ninguno
<u>Lonchophylla</u>	1	0	Morfotipo 1



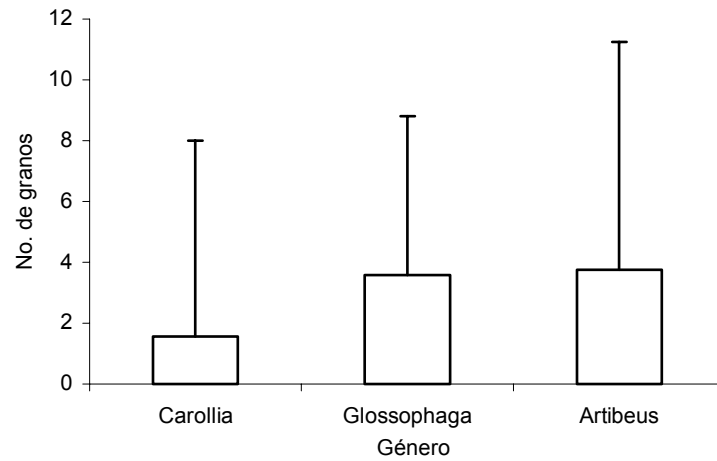


Fig. 1: Promedio y desviación estándar del número de granos de polen de Balsa, llevados por individuo según género.

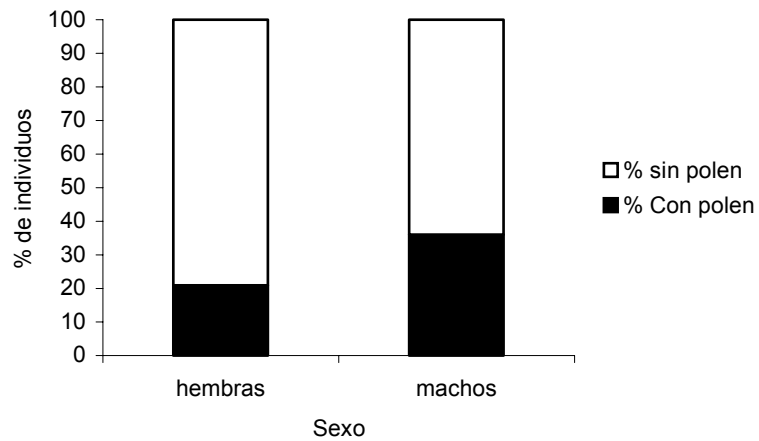
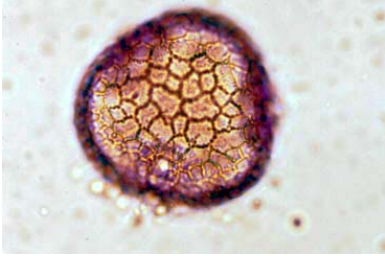
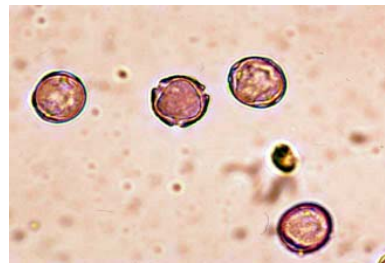


Fig. 2. Porcentaje de individuos con y sin polen según sexo, para el género *Carollia*.

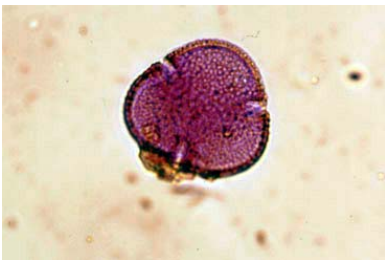
Anexo 1. Morfotipos de polen encontrados en los murciélagos estudiados. (Fotos a un aumento de 10x40X)



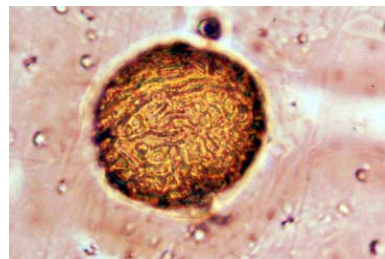
*Ochroma pyramidale*



Morfotipo 1



Morfotipo 2



Morfotipo 3

## Los ectoparásitos (Streblidae, Nycteribiidae; Acari) en diferentes especies de murciélagos

Katja Soer

Los murciélagos son un grupo de mamíferos caracterizados por contener una parasitofauna muy diversa, tanto endo como ectoparásitos, estos últimos están representados por numerosos grupos, generalmente de artrópodos, cuya adaptación al parasitismo es claramente de origen polifilético (Guerrero 1996a y b). Así se encuentran parásitos pertenecientes a varios órdenes de insectos y numerosos ácaros.

Los Streblidos por ejemplo, son un grupo de dípteros parásitos exclusivos de los murciélagos con distribución pantropical, aunque pueden encontrarse en las zonas más cálidas de las regiones templadas y en zonas montañosas más frías de los trópicos (Fenton 1992; Guerrero 1996a). De estas moscas se sabe muy poco de su historia natural. Los Streblidae y Nycteribiidae son vivíparos, las larvas se alimentan mucho tiempo dentro de la madre (Kunz 1988) y se ve el desarrollo de la nueva generación dentro del abdomen de las hembras (obs. pers.). En algunas especies las larvas son depositadas en los dormitorios del hospedero. Después que las pupas se desarrollan, salen de la funda cuando sienten las vibraciones y un aumento de CO<sub>2</sub> en el momento cuando los murciélagos vuelven a la percha (Fenton 1992). Estas moscas se alimentan de sangre y han desarrollado mandíbulas fuertes para morder. Otras modificaciones para la vida dentro y sobre el pelaje son patas grandes con garras y en algunas especies las alas desaparecieron o se encuentra reducidas en diferentes estados. Como los Streblidae y Nycteribiidae, los ácaros que se encuentran como ectoparásitos en chiroptera, tienen cuerpos muy planos para moverse rápido en el pelaje.

Mientras Streblidae se encuentra principalmente en los filostómidos (el grupo de murciélagos más diverso en el neotrópico), los Nycteribiidos están más restringidos a la familia Vespertilionidae (Wenzel y Peterson 1997), el grupo más distribuido en el mundo después del humano (Wilson 1989).

Por el contacto físico entre hospederos los ectoparásitos pueden distribuirse fácilmente en una población de murciélagos. Se sabe que la transmisión y por eso la incidencia de los parásitos es mayor en especies de murciélagos que viven en poblaciones densas y en alojamientos cerrados como en cuevas, troncos huecos, etc., como por ejemplo *Desmodus rotundus*, *Pteronotus parnelli*, *Myotis spp.* o las especies de Carollinas (Reid 1997; Guerrero 1996a). Especies de murciélagos que viven en grupos pequeños, que perchan en lugares relativamente expuestos, tales como *Saccopteryx spp.* y otros Emballonuridos (Reid 1997) o cambian sus perchas frecuentemente como *Artibeus watsoni*, *Uroderma bilobatum* o *Ectophylla alba* (Timm 1987; Timm y Mortimer 1976), tienen poca transmisión de parásitos.

En grupos grandes de murciélagos la alta densidad de parásitos puede aumentarse rápidamente (Wenzel et al. 1966). Existe alta probabilidad que los juveniles con poco pelo sean más infestados de ectoparásitos porque son más vulnerables, y por el contacto físico con las crías, también las hembras pueden estar muy infestadas (Lewis 1995).

Este trabajo tiene como objetivos, determinar cuales ectoparásitos se encuentran en diferentes especies de murciélagos y en cual parte del cuerpo del hospedero se encuentran. Determinar si hay diferencias en la abundancia de ectoparásitos entre las diferentes especies de murciélagos. Determinar si hay diferencias en la abundancia de ectoparásitos entre los sexos y entre hembras y machos de cada especie de murciélago y en diferentes edades.

### Métodos

El trabajo se realizó el 10, 14 - 17, 19, 21 - 24, 28 - 31 de enero del 2001 en el Refugio de Vida Silvestre Golfito en zonas de crecimiento secundario del Naranjal, en las Quebradas de La Lechería, La Purruja y las quebradas en un bosque primario de La Gamba, en El Mirador y en una quebrada en la zona del manglar y en el manglar.

Se colocaron 2 o 3 redes de niebla de 6, 12 y 20 m y se abrieron a las 18:00 manteniéndolas las abiertas entre 3 y 7 horas.

A cada individuo capturado se le abrieron las alas varias veces revisándoles cuidadosamente. Se peina el pelaje de todo el cuerpo y se sopla con la boca a fondo. Se recolectaron todos los ectoparásitos encontrados y se preservaron en etanol al 70%. Cada murciélago capturado se le cortó pelos del hombro derecho para marcarlos y también para buscar ectoparásitos más pequeños y poco llamativos dentro del pelaje. Los ectoparásitos se identificaron a nivel de género de acuerdo con la clave de Guerrero (1993).

Para determinar las coincidencias de los diferentes parásitos en diferentes hospederos y para la anchura del nicho (considerando la abundancia del hospedero) se calculó los índices de Hulbert (ver Krebs 1983) con los que se hizo un análisis de grupos con el método de unión simple.

Para determinar si hay diferencias en la abundancia de ectoparásitos entre las diferentes especies se realizó un análisis de varianza anidado y si hay diferencias en cada especie de murciélago entre machos / hembras y adultos / subadultos se realizó un t-estudent.

## Resultados

Se capturaron 304 murciélagos de 19 especies, de ellos el 39% resultó parasitado con un total de 257 Streblidae, 3 Nycteribidae y 35 Acaros (Cuadro 1).

Las especies *Glossophaga commissarisi* (n= 1), *Glossophaga soricina* (13), *Micronycteris schmidtorum* (1), *Molossops greenhallii* (1), *Rhynchonycteris naso* (1) y *Uroderma bilobatum* (1) no tenían ectoparásitos y por eso no aparecen en cuadros 1 y 3.

Cuadro 1: Incidencia en numeros de parásitos en los especies de murciélagos capturados.

Especie	Total de Parásitos	Streblidae							Nyct	Acari	
		<i>Trichobius spp.</i>	<i>Paratrichobius spp.</i>	<i>Strebla sp.</i>	<i>Megistopoda sp.</i>	<i>Neotrichobius sp.</i>	<i>Noctiliostrebla sp.</i>	<i>Paradyschiria sp.</i>	<i>Basilis sp.</i>	Spinturnicidae	Listrophonidae
<i>Artibeus jamaicensis</i>	3	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
<i>Artibeus lituratus</i>	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Artibeus watsoni</i>	3	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Carollia brevicauda</i>	33	26	6	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carollia castanea</i>	95	66	25	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carollia perspicillata</i>	70	63	5	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myotis sp.</i>	24	-	-	-	-	-	-	-	3	21	-
<i>Noctilio leporinus</i>	23	-	-	-	-	-	6	17	-	-	-
<i>Pteronotus parnelli</i>	10	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saccopteryx bilineata</i>	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
<i>Tonatia brasiliensis</i>	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachops cirrhosus</i>	17	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Índice de Hulbert	-	0,425	0,643	0,75	0,021	0,117	0,007	0,007	0,01	0,01	0,003

El parásito más común es el género *Trichobius* (65,4%), el cual se encontró en la mayoría de las especies infectadas. Seguido de *Paratrichobius* (12,2%) que se encontró en *Carollia* y *Artibeus lituratus*, *Strebla sp.* (2,4%) en *Carollia*, *Paradyschiria sp.* (5,7%) y *Noctiliostrebla* (2%) los cuales solamente se encontraron en *Noctilio leporinus*. Los ácaros *Spinturnicidae* (6,8%) y el Nycteribiidae *Basilis sp.* (1%), aparecen solamente en *Myotis sp.* Los ácaros *Listrophonidae* (3,7%) solamente en *Saccopteryx bilineata*. El género de *Megistopoda* (1%) aparece solamente en *Artibeus jamaicensis* y *Neotrichobius sp.* (0,3%) en *Artibeus watsoni*.

El traslape de nicho (Fig. 1) entre *Paratrichobius ssp.* y *Strebla sp.* es más alto, por ser ectoparásitos que utilizan sus hospederos como recursos un poco más o más intensivo que otros y las preferencias coinciden al mismo tiempo. *Trichobius ssp.*, *Paratrichobius ssp.* y *Strebla sp.* forman un grupo de ectoparásitos que utilizan los hospederos en proporción de su abundancia. Entre este grupo y *Megistopoda sp.* no hay traslape de nicho, porque *Megistopoda sp.* es el único parásito que se encontró en *Artibeus jamaicensis*. *Neotrichobius sp.* tiene un grado de traslape de nicho muy bajo solo se encuentra junto con *Trichobius sp.* en *Artibeus watsoni*. Entre todos las otras combinaciones de comparación no hay coincidencias de recursos y hospederos. Mientras los ácaros son muy específicos de un hospedero, los Streblidae *Strebla sp.*, *Paratrichobius ssp.* y *Trichobius ssp.* son más generalistas (cuadro 1 y figura 1).

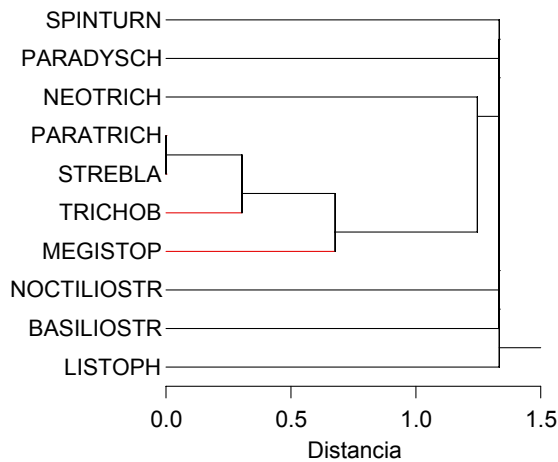


Figura 1: Análisis de grupos, como usan los parásitos los murciélagos.

Cuadro 3: Porcentaje de individuos parasitados, promedios de los parásitos y lugares a donde se encontraron en los diferentes especies de murciélagos.

Especie	Total Murciélagos	Murciélagos con Parasitos	N. total de Parasitos	% de Murciélagos Infestados	Promedio relativa de Infestación	Desv. Estándar	Promedio total de Infestación	Desv. Estándar	lugar
<i>Artibeus jamaicensis</i>	7	2	3	28,6	1,5	0,71	0,43	0,79	cuello
<i>Artibeus lituratus</i>	7	2	2	28,6	1	0	0,29	0,52	cuello
<i>Artibeus watsoni</i>	35	2	3	5,71	1,5	0,71	0,09	0,37	oreja/espalda
<i>Carollia brevicauda</i>	31	13	33	41,9	2,54	1,27	1,07	1,50	Ala/pecho/espalda/uropatagio
<i>Carollia castanea</i>	110	51	95	46,4	1,86	1,16	0,86	1,23	Ala/pecho/espalda/uropatagio
<i>Carollia perspicillata</i>	86	28	70	32,6	2,5	1,87	0,81	1,59	Ala/pecho/espalda/uropatagio
<i>Myotis sp.</i>	4	3	24	75	8	7,21	6	7,12	Ala/axilla
<i>Noctilio leporinus</i>	3	3	23	100	7,67	9,87	7,67	9,87	Ala/axilla/espalda
<i>Pteronotus parnelli</i>	1	1	10	100	10	-	10	-	cuello/espalda
<i>Saccopteryx bilineata</i>	2	1	11	50	11	-	5,5	7,78	oreja/ala
<i>Tonatia brasiliensis</i>	1	1	3	100	3	-	3	-	uropatagio
<i>Trachops cirrhosus</i>	4	3	17	75	5,67	0,58	4,25	2,87	Ala/espalda/pecho

Se encontró una diferencia significativa entre las especies de murciélagos capturados y la abundancia de los ectoparásitos (  $F= 5,319$ ;  $gl= 9/ 289$ ;  $p= 0,02$ ) (cuadro 3). Pero no hay diferencias significativas en la abundancia de los ectoparásitos entre las especies de cada especie en los géneros *Artibeus* y *Carollia* (  $F= 0,336$ ;  $gl= 2/ 224$ ;  $p= 0,853$ ).

En las tres especies de *Carollia*, los ectoparásitos se encontraron en todas las partes del cuerpo, mientras en los *Artibeus* grandes, las moscas están en el cuello y en *Myotis sp.* y *Noctilio leporinus* los ectoparásitos están limitados a las alas (principalmente los ácaros) y en la axilla, lo cual es excepcionalmente profundo (cuadro 3).

Cuadro 4: Abundancia de Ectoparásitos encontrados en las especies de murciélagos para hembras y machos; para individuos adultos y subadultos ( M= machos; H= hembras; A= adultos; SA= subadultos).

Especies	Machos (total)	Prom. M. infestados	Hembras (total)	Prom. H. infestados	T	Adultos	Prom. A. infestados	Subadultos	Prom. SA. infestados	T	n
<i>A. jamaicensis</i>	7	0.28	0	0	-	6	0.17	1	1	0.946	5
<i>A. lituratus</i>	3	0.33	3	0.33	-	6	0.17	1	1	1.702	4
<i>A. watsoni</i>	25	0.04	10	0.1	0.433	27	0	8	0.25	1.652	33
<i>C. brevicauda</i>	17	0.29	14	0.43	0.246	25	0.36	6	0.33	0.039	29
<i>C. castanea</i>	52	0.5	58	0.43	0.288	96	0.44	14	0.64	0.580	108
<i>C. perspicillata</i>	51	0.37	35	0.26	0.326	82	0.33	4	0.25	0.097	84
<i>Myotis sp.</i>	1	0	3	1	0.092	4	0.75	0	0	-	2
<i>N. leporinus</i>	2	1	1	1	0	1	1	2	1	0.5	1
<i>T. cirrhosus</i>	3	0.67	1	1	0.089	4	1	0	0	-	2

No se encontró una diferencia significativa en la abundancia de ectoparásitos entre machos y hembras de cada especie de murciélago y tampoco en la abundancia de ectoparásitos entre individuos adultos y subadultos ( t-Student:  $p>0,05$ ) (cuadro 4).

## Discusión

De las especies *Glossophaga commissarisi*, *Micronycteris schmidtorum*, *Molossops greenhallii*, *Rhynchonycteris naso* y *Uroderma bilobatum* que resultaron sin ectoparásitos se capturó pocos o solamente un individuo entonces no se puede decir mucho sobre la infestación con ectoparásitos. Además se sabe que las especies *Glossophaga soricina*, *G. commissarisi* y *Uroderma bilobatum* tienen pocos parásitos (Guerrero 1996a y b; Webb et al. 1977).

El hecho que *Trichobius spp.* es el parásito más común es causa de las capturas de una gran cantidad de los individuos de *Carollia* y además el ectoparásito más distribuido en este estudio puede ser causa de la identificación a nivel de género y que se esconden muchas especies dentro esta generalización.

Se ve que ciertos géneros de parásitos se encuentran juntos en los diferentes hospederos (Cuadro 1), en las tres especies de *Carollia* se encuentran los parásitos *Trichobius spp.*, *Paratrichobius spp.* y *Strebla sp.*, lo que se refleja en la similitud también (Figura 1) y en *Noctilio leporinus* (*Noctiliostrebla sp.*, *Paradyschira sp.*). También ciertos parásitos solamente aparecen en una especie de murciélago por ejemplo los Nycteribiidae son restringidos a *Myotis sp.*, o *Megistopoda sp.* solo en *A. jamaicensis* y no se encontraron *Trichobius spp.*, *Strebla sp.* o *Paratrichobius spp.* en *N. leporinus*, *Myotis spp.* o *Saccopterix billineata*. La causa de la distribución de los ectoparásitos se encuentra principalmente en la ecología de los hospederos (Webb y Loomis 1977). Las especies de *Carollia* muchas veces perchan juntas en troncos huecos, cuevas o túneles y pueden formar colonias grandes (Reid 1997), entonces la transmisión entre ellos mismos es alta, además las *Carollia* tienen una ecología relativamente parecida, con respecto al hábitat y a dormitorios preferidos, alimentación, tiempo de reproducción,

morfología, fisiología, etc. (Reid 1997) entonces los parásitos por lo menos al nivel de género no tienen grandes restricciones a cambiar su hospedero dentro de esta familia de murciélagos.

El género *Trichobius* que se encontró en este trabajo puede ser *T. joblingi* que es un parásito común principalmente en las especies de *Carollia* (Guerrero 1996a) y está reportado para la Estación Biológica La Selva (Tim et al. 1989).

Muchos ectoparásitos son específicos (Kunz 1988). La especificidad consiste en una tendencia de los parásitos a presentarse en pocos hospederos en lugar de tener un rango mayor de hospederos. Por supuesto hay muchas ventajas para un parásito muy especializado. Una es que pueden explotar la morfología y ecología del hospedero, que disminuye la competencia con otros parásitos. Por otro lado, no ser tan especializado tiene la ventaja para expandir su población fuera de los límites taxonómicos y geográficos de uno o pocos hospederos (Kunz 1988). Otra ventaja es que es más fácil encontrar un hospedero. Pero un parásito más generalista, como *Trichobius ssp.*, *Paratrachobius ssp.* o *Strebla sp.* (Cuadro 2) no puede establecer una relación muy íntima con un hospedero específico.

Con la especificidad los parásitos pierden muchas características propias del grupo, por ejemplo por mucho tiempo no se supo que los Nycteribiidae eran dípteros (Kunz 1988). En algunos Streblidae las alas están totalmente atrofiadas (como en *Paradyschiria sp.* encontrado solamente en *N. leporinus*) o muy reducidas (como en *Noctiliostrebla sp.* de *N. leporinus*, *Neotrachobius sp.* y *Megistopoda sp.*). La especie *Megistopoda aranea* se reporta como un parásito muy específico de *A. jamaicensis* con reportes desde México hasta Perú y Brasil (Webb y Loomis 1977; Guerrero 1996b).

Comparando la extensión del parasitismo de las especies de *Artibeus* y *Carollia*, se ve que en el segundo género tienen una tendencia de estar más infestados (Cuadro 3) y lo mismo se observó en la diferencia en la abundancia de los parásitos entre *A. watsoni* y *C. brevicauda*. Eso puede ser causa del comportamiento en los dormitorios y del tamaño de individuos de las colonias. Los *Artibeus* 'grandes' forman colonias pequeñas y también ocupan perchas temporales en tiendas (Tim et al. 1989; Tim 1987) y *Artibeus watsoni* es una especie que se sabe cambia sus perchas debajo de hojas grandes por ej. de *Heliconia sp.*, de palmas bifurcadas *Asterogyne sp.*, *Caloduvicia spp.* y de banano *Musa sp.* muy frecuentemente (Tim 1987) por eso no se pueden establecer poblaciones grandes de parásitos, porque los sitios de deposición de larvas o huevos son abandonados, y se interrumpe el ciclo de reproducción de los ectoparásitos (Timm 1987). Aunque no hay diferencias significativas en la abundancia de parásitos entre las tres especies de *Carollia*, hay una tendencia a un menor parasitismo en *C. perspicillata*.

El alto parasitismo en *Pteronotus parnelli*, *Trachops chirrous*, *Tonatia brasiliensis*, *Noctilio leporinus* y *Myotis sp.* se podría explicar con su ecología también, pero para hacer una afirmación, los datos de este trabajo son pocos y con mucha variación; según Kunz (1988) es recomendable muestrear por lo menos unos 100 individuos de una especie de hospederos para obtener datos suficientemente confiables.

Los lugares a donde se encontraron los parásitos (cuadro 3) pueden reflejar un aspecto de la especialización. Principalmente los parásitos de *N. leporinus* y *Myotis sp.* se localizan en las alas y en las axilas (en *N. leporinus* excepcionalmente profundo), a donde el 'microhábitat' aparentemente es ideal.

Pero estas observaciones tienen reservas, durante el tiempo de muestreo los parásitos son molestados y como consecuencia se van (aunque los parásitos de murciélagos no sobreviven mucho tiempo fuera del hospedero, muchas especies de los Streblidae se van inmediatamente cuando hay un disturbio, entonces se encuentran raras veces o nunca; (Guerrero com. pers.) o los parásitos se esconden en partes del cuerpo como las axilas o más dentro en el pelaje. Este punto debe tomarse en trabajos futuros.

El hecho que no se encuentran diferencias significativas entre la abundancia de ectoparásitos entre hembras y machos, ni entre adultos y subadultos en cada especie de murciélago no confirma la hipótesis que individuos subadultos y hembras son más infestados (cuadro 4).

## Agradecimientos

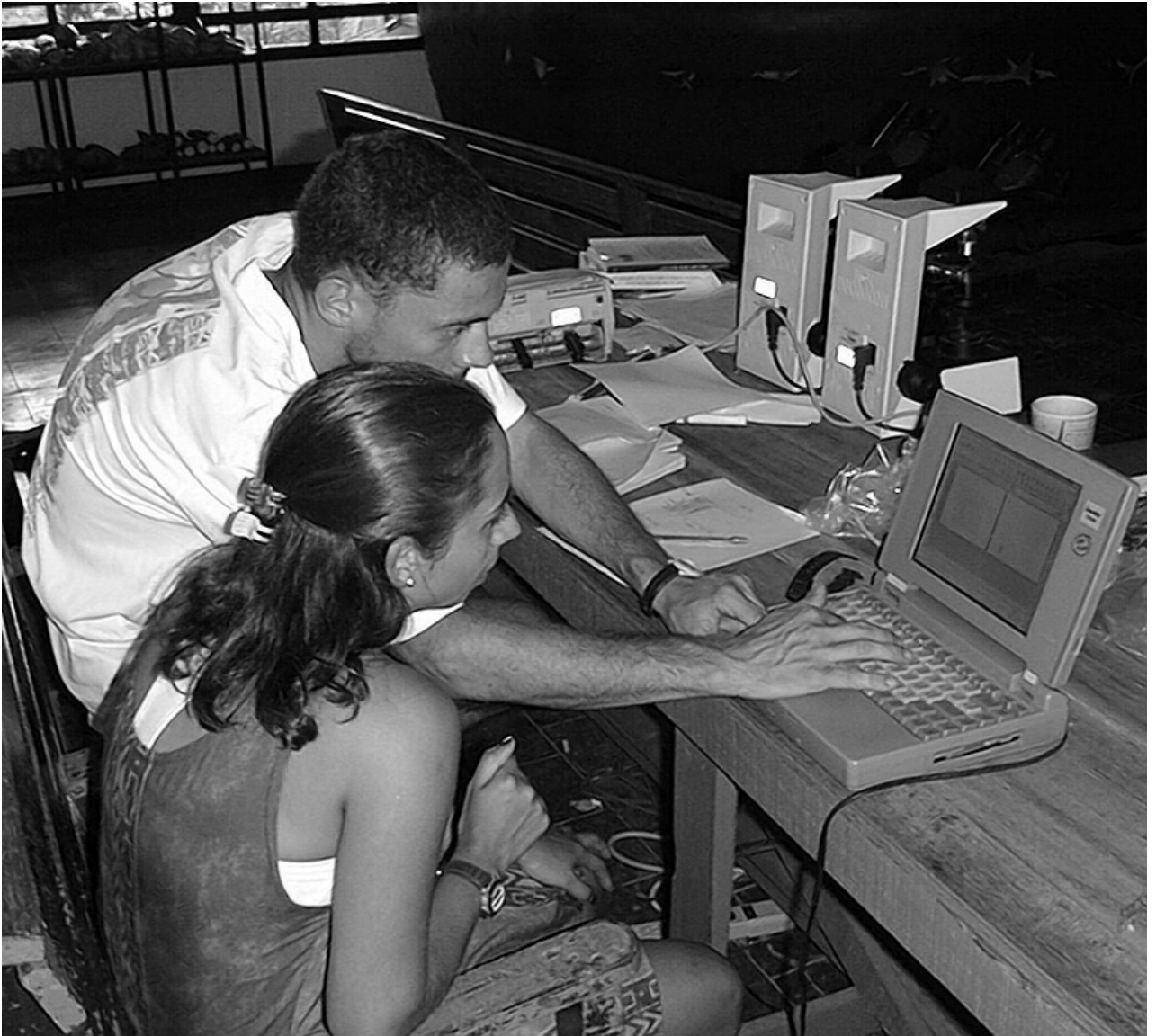
Quiero agradecer a Licia por su compañía y ayuda casi todas las noches, en el trabajo del campo. Prof. José-Manuel Mora y los compañeros del curso por su colaboración y paciencia cuando yo colecté los ectoparásitos durante el proyecto de grupo. Prof. Axel Retana por su ayuda y la verificación en la identificación de los parásitos. Y por supuesto los asistentes del curso Eduardo, Olman y Marco por su ayuda en el trabajo de campo, por el transporte y consejos constructivos. Además Prof. Federico Bolaños por su paciencia con preguntas estadísticas y hacer posible que nosotros, como 'las gringas' podemos participar en este curso.

### Bibliografía

- Fenton, B. 1992. Bats. Facts on File. New York. p. 560
- Guerrero, R. 1993. Catalogo de los Streblidae (Díptera: Puparia) Parasitos de Murciélagos(Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. 1. Clave para los generos y Nycterophiliinae. Acta-Biologica Venezuela. 14 (4): p. 61-75.
- Guerrero, R. 1996a. Streblidea (Díptera: Puipara) Parásitos de los Murciélagos de Pakitza, Parque Nacional Manu (Perú). En: Wilson, D. E. y Sandoval A.(eds.). MANU: La Biodiversidad del Sureste del Perú. Smithsonian Institution Press. Washington D. C. p. 627-641.
- Guerrero, R. 1996b. Estudio preliminar de los ectoparásitos de los murciélagos de Pakitza, Parque Nacional Manu (Perú). En: Wilson, D. E. y Sandoval A.(eds.). MANU: La Biodiversidad del Sureste del Perú. Smithsonian Institution Press. Washington D. C. pp. 643-657.
- Krebs, Ch. J. 1999. Ecological Methodology, Second Edition. Niche Measures and Recource Preferences. Addison- Wesley Longman Education Publishers, Inc. pp. 455-496
- Kunz, T. H. 1988. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithonian Institution Press. Washington, D. C. p: 533.
- Lewis, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: A review. Journal of Mammology. 76 (2): pp.481-496.
- Timm, R. M. 1987. Tent construction by bats of genera Artibeus and Uroderma. Fieldiana Zoology. No. 39. p: 187-212.
- Timm, R. M.; Mortimer, J. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats. Ecology. 57. p. 385-389.
- Timm, R. M.; Wilson, D. E.; Clauson, B. L.; La Val, R. K.; Vaughan, C. S. 1989. Mammals of the La Selva-Braulio Carrillo Complex, Costa Rica. North American Fauna. No. 75.
- Reid, F. A. 1997. A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. New York. p: 333.
- Webb, J. P.; Loomis, R. B. 1977. Ectoparasites. Special Publications Texas Tech. University. pp. 57-119.
- Wenzel, R. L.; Peterson, B. V. 1997. Streblidae. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 2 Res. Bran., Agricult. Canada Monographs. Ottawa. Num.28 p: 1293-1301.
- Wenzel, R. L.; Tipton, V. J.; Kiewlicz, A. 1966. The streblid batflies of Panama (Diptera Calypterae: Streblidae). Pubs. Field Museum of Natural History 1010. p: 405-676.
- Wilson, D. E. 1989. Bats. Tropical Rain Forest Ecosystems. ELSEVIER, Amsterdam. p.380.



## Datos de Proyectos De Grupo





### Allen, Pablo

Apéndice 1. Promedio de individuos grandes y pequeños (Gerridae y Veliidae), velocidad de corriente (cm/s) y oferta de 'alimento' por cuadrícula y sitio en de quebrada la Cañaza, Golfito 2001.

Sitio	Cuadrícula	Grandes	Pequeños	Velocidad de corriente	Oferta de alimento
1	A1	0.000	0.167	11.053	0
1	A2	0.167	0.000	21.698	3
1	A3	0.333	0.000	23.298	12
1	A4	0.833	1.000	22.138	27
1	A5	0.500	2.833	23.618	44
1	A6	0.000	0.667	16.751	23
1	A7	0.000	1.167	3.417	1
1	B1	0.000	0.833	15.224	0
1	B2	0.167	0.500	19.453	5
1	B3	1.833	0.167	26.089	11
1	B4	0.833	0.500	23.835	24
1	B5	0.333	3.333	25.922	36
1	B6	0.000	0.333	16.315	24
1	B7	0.000	0.000	3.280	4
1	C1	0.000	0.167	16.181	0
1	C2	1.000	0.000	26.183	8
1	C3	2.167	0.000	29.305	12
1	C4	1.500	1.167	25.336	30
1	C5	2.333	3.000	20.132	33
1	C6	0.333	1.167	17.856	20
1	C7	0.000	0.000	3.783	3
1	D1	0.000	0.167	21.151	0
1	D2	0.667	0.000	35.805	8
1	D3	0.333	0.000	29.896	17
1	D4	0.167	0.000	25.356	30
1	D5	3.000	1.833	23.919	31
1	D6	0.833	3.667	15.806	21
1	D7	0.000	0.000	1.051	3
1	E1	0.000	0.000	24.429	2
1	E2	0.167	0.000	34.215	8
1	E3	0.000	0.000	30.256	21
1	E4	0.000	0.167	21.737	26
1	E5	0.667	1.000	20.473	24
1	E6	0.167	6.667	17.626	18
1	E7	0.000	1.500	2.604	5
1	F1	0.000	0.000	30.941	2
1	F2	0.167	0.000	38.997	11
1	F3	0.000	0.000	29.230	33
1	F4	0.167	2.167	23.018	22

Sitio	Cuadrícula	Grandes	Pequeños	Velocidad de corriente	Oferta de alimento
1	F5	0.000	0.667	22.664	22
1	F6	0.000	11.333	17.099	19
1	F7	0.167	2.000	16.818	7
1	G1	0.000	0.167	41.252	3
1	G2	0.000	0.000	47.960	14
1	G3	0.000	0.000	26.747	29
1	G4	0.167	5.000	12.271	10
1	G5	0.500	3.000	26.241	16
1	G6	0.000	3.500	22.755	18
1	G7	0.000	0.500	9.712	9
2 con presas	a1	0.000	0.000	37.315	31
2 con presas	a2	0.000	0.000	3.607	9
2 con presas	a3	0.000	1.800	13.405	46
2 con presas	a4	0.000	4.400	13.186	8
2 con presas	b1	0.000	0.000	30.169	26
2 con presas	b2	0.000	0.000	29.903	12
2 con presas	b3	0.000	1.600	13.331	21
2 con presas	b4	0.000	3.400	4.734	1
2 con presas	c1	0.000	0.000	25.468	22
2 con presas	c2	0.600	0.400	7.754	6
2 con presas	c3	1.000	1.400	9.005	1
2 con presas	c4	0.200	3.800	10.639	1
2 con presas	d1	0.000	0.000	15.264	18
2 con presas	d2	1.200	0.600	7.917	11
2 con presas	d3	2.000	2.400	8.593	6
2 con presas	d4	0.400	5.400	3.493	0
2 con presas	e1	0.000	0.000	31.774	14
2 con presas	e2	1.000	0.000	6.265	1
2 con presas	e3	2.200	1.800	11.640	8
2 con presas	e4	0.600	9.200	8.715	0
2 con presas	f1	1.000	0.000	21.580	15
2 con presas	f2	1.600	0.000	5.358	16
2 con presas	f3	1.400	3.200	10.695	14
2 con presas	f4	0.800	5.000	10.425	1
2 con presas	g1	2.200	0.000	10.210	18
2 con presas	g2	1.400	0.400	7.837	14
2 con presas	g3	2.200	1.200	6.628	18
2 con presas	g4	0.000	4.600	8.464	3
2 con presas	h1	1.000	1.000	16.165	17
2 con presas	h2	1.200	0.400	12.263	15
2 con presas	h3	1.400	1.200	5.530	19
2 con presas	h4	0.800	1.600	9.953	3
2 sin presas	a1	0.000	0.000	25.772	9
2 sin presas	a2	0.000	0.200	13.202	27
2 sin presas	a3	0.000	1.800	25.135	16
2 sin presas	b1	0.000	0.000	14.395	22

Sitio	Cuadrícula	Grandes	Pequeños	Velocidad de corriente	Oferta de alimento
2 sin presas	b2	0.000	0.000	26.390	23
2 sin presas	b3	0.000	3.200	16.634	8
2 sin presas	c1	0.000	0.000	19.777	25
2 sin presas	c2	0.000	0.200	3.911	6
2 sin presas	c3	0.000	3.400	15.823	0
2 sin presas	d1	0.000	0.000	13.585	27
2 sin presas	d2	0.800	1.600	3.668	1
2 sin presas	d3	0.200	3.000	4.213	1
2 sin presas	e1	0.000	0.000	19.421	25
2 sin presas	e2	1.200	1.000	6.306	0
2 sin presas	e3	2.600	3.600	4.864	0
2 sin presas	f1	1.400	0.000	9.498	25
2 sin presas	f2	2.400	1.200	16.591	4
2 sin presas	f3	2.200	1.800	2.422	0
2 sin presas	f4	0.600	2.600	6.547	0
2 sin presas	g1	1.600	0.800	9.572	20
2 sin presas	g2	3.600	0.000	14.527	7
2 sin presas	g3	0.800	3.600	7.119	0
2 sin presas	h1	2.600	0.600	14.565	19
2 sin presas	h2	1.600	1.600	8.475	14
2 sin presas	h3	1.600	1.400	11.403	6
2 sin presas	h4	0.400	1.800	7.279	0

### Álvarez, Silvia

Apéndice 2: Frecuencia con que las hormigas botaron o llevaron los pedazos de hoja, de acuerdo a la presencia o ausencia de epífilos, forma del fragmento de hoja y especie de planta.

planta	forma	sitio	condición	epífilos	frecuencia
palma	circular	cerca	lleva	con	0
palma	circular	cerca	lleva	sin	1
palma	circular	cerca	bota	con	64
palma	circular	cerca	bota	sin	58
palma	circular	medio	lleva	con	0
palma	circular	medio	lleva	sin	3
palma	circular	medio	bota	con	122
palma	circular	medio	bota	sin	85
palma	circular	lejos	lleva	con	0
palma	circular	lejos	lleva	sin	1
palma	circular	lejos	bota	con	59
palma	circular	lejos	bota	sin	30
melina	circular	cerca	lleva	con	4
melina	circular	cerca	lleva	sin	34
melina	circular	cerca	bota	con	44
melina	circular	cerca	bota	sin	22
melina	circular	medio	lleva	con	0
melina	circular	medio	lleva	sin	10
melina	circular	medio	bota	con	185
melina	circular	medio	bota	sin	88
melina	circular	lejos	lleva	con	1
melina	circular	lejos	lleva	sin	15
melina	circular	lejos	bota	con	96
melina	circular	lejos	bota	sin	39
triangular	triangular	cerca	lleva	con	2
triangular	triangular	cerca	lleva	sin	37
triangular	triangular	cerca	bota	con	153
triangular	triangular	cerca	bota	sin	78
triangular	triangular	medio	lleva	con	0
triangular	triangular	medio	lleva	sin	25
triangular	triangular	medio	bota	con	256
triangular	triangular	medio	bota	sin	75
triangular	triangular	lejos	lleva	con	1
triangular	triangular	lejos	lleva	sin	56
triangular	triangular	lejos	bota	con	222
triangular	triangular	lejos	bota	sin	56

### Barrantes, Katya

Apéndice 3: Número de individuos de abejas que llegaban a *Pseudobombax septenatum*, de acuerdo a día, hora, estrato y posición.

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
1	6.25	1	medio	antera	6
1	6.25	1	medio	dentro	4
1	6.27	2	alto	antera	9
1	6.27	2	alto	dentro	2
1	6.27	2	alto	estigma	1
1	6.28	3	alto	antera	9
1	6.28	3	alto	antera	2
1	6.28	3	alto	dentro	4
1	6.3	4	alto	antera	6
1	6.3	4	alto	dentro	1
1	6.33	5	medio	antera	10
1	6.33	5	medio	dentro	12
1	6.53	5	medio	antera	4
1	6.72	5	medio	antera	3
1	6.83	5	medio	antera	3
1	6.83	5	medio	estigma	1
1	6.92	5	medio	antera	1
1	7.02	5	medio	antera	2
1	7.12	5	medio	antera	1
1	7.22	5	medio	antera	0
1	7.33	5	medio	antera	0
1	6.35	6	medio	antera	10
1	6.63	6	medio	antera	3
1	6.63	6	medio	dentro	1
1	6.73	6	medio	antera	3
1	6.85	6	medio	antera	6
1	6.93	6	medio	antera	1
1	6.93	6	medio	estigma	1
1	7.03	6	medio	antera	0
1	7.13	6	medio	antera	0
1	7.23	6	medio	antera	1
1	7.35	6	medio	antera	0
1	6.38	7	medio	antera	17
1	6.65	7	medio	antera	6
1	6.75	7	medio	antera	4
1	6.75	7	medio	estigma	1
1	6.87	7	medio	antera	1
1	6.97	7	medio	antera	2
1	7.05	7	medio	antera	3
1	7.15	7	medio	antera	1

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
1	7.25	7	medio	antera	0
1	7.37	7	medio	antera	0
1	6.42	8	medio	antera	7
1	6.42	8	medio	estigma	1
1	6.42	8	medio	dentro	2
1	6.67	8	medio	antera	7
1	6.78	8	medio	antera	2
1	6.88	8	medio	antera	2
1	6.98	8	medio	antera	1
1	7.07	8	medio	antera	0
1	7.17	8	medio	antera	0
1	7.27	8	medio	antera	0
1	7.38	8	medio	antera	1
1	6.5	9	medio	antera	7
1	6.68	9	medio	antera	8
1	6.8	9	medio	antera	7
1	6.9	9	medio	antera	2
1	0	9	medio	antera	1
1	7.08	9	medio	antera	1
1	7.18	9	medio	antera	0
1	7.28	9	medio	antera	0
1	7.4	9	medio	antera	5
1	7.4	9	medio	estigma	1
1	6.25	10	medio	antera	6
1	6.25	10	medio	afuera	1
1	6.75	10	medio	antera	2
1	6.75	10	medio	estigma	1
1	6.92	10	medio	antera	1
1	6.33	11	medio	antera	10
1	6.33	11	medio	dentro	2
1	6.55	11	medio	antera	5
1	6.78	11	medio	antera	1
1	7.02	11	medio	antera	2
1	7.05	11	medio	antera	2
1	6.38	12	alto	antera	2
1	6.38	12	alto	dentro	4
1	6.38	12	alto	estigma	2
1	6.62	12	alto	estigma	2
1	6.62	12	alto	antera	1
1	6.62	12	alto	dentro	5

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
1	6.8	12	alto	antera	4
1	6.93	12	alto	antera	4
1	7.15	12	alto	antera	1
1	7.25	12	alto	antera	2
1	7.35	12	alto	antera	1
1	6.47	13	alto	antera	7
1	6.47	13	alto	dentro	8
1	6.58	13	alto	antera	10
1	6.7	13	alto	antera	7
1	6.87	13	alto	antera	2
1	7.07	13	alto	antera	3
1	7.13	13	alto	antera	1
1	7.13	13	alto	dentro	2
1	7.3	13	alto	antera	3
1	7.32	13	alto	antera	3
1	7.38	13	alto	antera	5
1	7.42	13	alto	antera	6
1	6.5	14	medio	antera	4
1	6.5	14	medio	dentro	3
1	6.5	14	medio	afuera	1
1	6.67	14	medio	dentro	3
1	6.67	14	medio	antera	1
1	6.83	14	medio	estigma	1
1	7.12	14	medio	antera	0
1	6.25	15	bajo	antera	9
1	6.25	15	bajo	antera	1
1	6.25	15	bajo	antera	1
1	6.58	15	bajo	antera	11
1	6.62	15	bajo	antera	7
1	6.62	15	bajo	estigma	1
1	6.78	15	bajo	antera	10
1	6.9	15	bajo	antera	6
1	6.38	16	medio	antera	10
1	6.38	16	medio	dentro	3
1	6.72	16	bajo	antera	6
1	6.83	16	bajo	antera	2
1	6.93	16	bajo	antera	1
1	7.03	16	bajo	antera	3
1	7.13	16	bajo	antera	2
1	7.52	16	bajo	antera	3
1	7.77	16	bajo	antera	1
1	7.77	16	bajo	antera	1
1	7.88	16	bajo	antera	3
1	6.4	17	bajo	antera	16
1	6.65	17	medio	antera	10
1	6.82	17	medio	antera	7

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
1	6.92	17	medio	antera	4
1	7.02	17	medio	antera	1
1	7.12	17	medio	antera	3
1	7.28	17	medio	antera	1
1	7.5	17	medio	antera	5
1	7.75	17	medio	antera	7
1	7.87	17	medio	antera	9
1	6.33	18	medio	antera	4
1	6.33	18	medio	dentro	2
1	6.45	18	medio	antera	6
1	6.45	18	medio	dentro	1
1	6.45	18	medio	estigma	1
1	6.55	18	medio	antera	6
1	6.62	18	medio	antera	5
1	6.62	18	medio	estigma	2
1	6.7	18	medio	antera	3
1	6.7	18	medio	dentro	2
1	6.8	18	medio	dentro	1
1	6.85	18	medio	antera	2
1	6.9	18	medio	dentro	1
1	0	18	medio	antera	1
1	7.12	18	medio	antera	1
1	7.23	18	medio	antera	1
1	7.38	18	medio	antera	1
1	7.42	18	medio	antera	1
1	7.45	18	medio	dentro	1
1	7.48	18	medio	dentro	1
1	7.53	18	medio	antera	1
1	7.58	18	medio	antera	1
1	7.62	18	medio	antera	2
1	7.65	18	medio	antera	1
1	7.73	18	medio	antera	1
1	7.78	18	medio	dentro	1
1	7.87	18	medio	antera	2
1	8.18	18	medio	antera	3
1	8.3	18	medio	antera	1
1	6.37	19	medio	antera	6
1	6.37	19	medio	antera	2
1	6.48	19	medio	antera	8
1	6.57	19	medio	antera	4
1	6.65	19	medio	antera	5
1	6.73	19	medio	antera	3
1	6.82	19	medio	antera	2
1	6.87	19	medio	antera	1
1	6.87	19	medio	afuera	1
1	6.92	19	medio	antera	1



Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
1	6.92	19	medio	dentro	2
1	7.82	19	medio	antera	4
1	7.82	19	medio	antera	1
1	7.88	19	medio	antera	3
1	7.97	19	medio	antera	1
1	7.97	19	medio	dentro	2
1	8.23	19	medio	antera	1
1	8.23	19	medio	dentro	2
1	8.32	19	medio	antera	3
1	8.32	19	medio	antera	2
1	6.38	20	medio	antera	2
1	6.52	20	medio	antera	4
1	6.58	20	medio	antera	4
1	6.58	20	medio	estigma	1
1	6.67	20	medio	antera	4
1	6.67	20	medio	dentro	1
1	6.77	20	medio	antera	2
1	6.83	20	medio	antera	4
1	6.88	20	medio	antera	1
1	6.93	20	medio	antera	2
1	6.93	20	medio	dentro	1
1	6.93	20	medio	estigma	2
1	7.03	20	medio	antera	1
1	7.38	20	medio	antera	2
1	7.42	20	medio	antera	1
1	7.45	20	medio	antera	2
1	7.48	20	medio	antera	2
1	7.48	20	medio	dentro	1
1	7.53	20	medio	antera	2
1	7.53	20	medio	dentro	1
1	7.58	20	medio	antera	2
1	7.62	20	medio	antera	2
1	7.65	20	medio	antera	2
1	7.73	20	medio	antera	5
1	7.83	20	medio	antera	6
1	7.9	20	medio	antera	6
1	7.9	20	medio	antera	1
1	7.98	20	medio	antera	6
1	7.98	20	medio	estigma	1
1	8.25	20	medio	antera	8
1	8.25	20	medio	antera	2
1	8.25	20	medio	dentro	1
1	8.33	20	medio	antera	8
1	6.27	21	medio	antera	6
1	6.27	21	medio	estigma	2
1	7.83	21	medio	antera	4

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
1	6.3	22	medio	antera	10
1	6.3	22	medio	antera	2
1	6.38	23	medio	estigma	1
1	6.38	23	medio	antera	8
1	7.87	23	medio	antera	6
1	7.97	23	alto	antera	3
1	6.45	24	medio	antera	7
1	7.98	24	alto	antera	4
1	6.48	25	medio	antera	12
1	6.48	25	medio	antera	2
1	7.9	25	medio	antera	1
1	0.01	25	alto	antera	3
1	6.52	26	medio	antera	8
1	7.92	26	medio	antera	2
1	8.02	26	alto	antera	4
1	6.55	27	medio	antera	9
1	6.58	28	medio	antera	10
1	7.95	28	medio	antera	2
1	6.67	29	medio	antera	10
1	6.67	29	medio	afuera	1
1	6.7	30	medio	antera	4
1	6.72	31	medio	antera	5
1	6.75	32	medio	antera	8
1	6.75	32	medio	afuera	2
1	6.78	33	alto	antera	6
1	6.82	34	alto	antera	4
1	6.83	35	alto	antera	5
1	6.88	36	alto	antera	4
2	5.67	37	medio	base	3
2	5.67	37	medio	antera	18
2	5.67	37	medio	dentro	5
2	5.77	37	medio	antera	18
2	5.77	37	medio	dentro	6
2	5.77	37	medio	base	3
2	5.83	37	medio	antera	10
2	5.83	37	medio	base	3
2	5.9	37	medio	antera	8
2	5.9	37	medio	dentro	18
2	5.9	37	medio	base	18
2	5.95	37	medio	antera	9
2	6.05	37	medio	antera	5
2	6.05	37	medio	base	18
2	6.12	37	medio	antera	6
2	6.12	37	medio	dentro	1
2	6.2	37	medio	antera	3
2	6.2	37	medio	dentro	1

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
2	6.2	37	medio	base	1
2	6.32	37	medio	dentro	2
2	6.32	37	medio	antera	2
2	6.4	37	medio	antera	1
2	7.07	37	medio	antera	9
2	7.15	37	medio	antera	6
2	7.15	37	medio	dentro	4
2	7.38	37	medio	antera	5
2	7.38	37	medio	antera	1
2	7.38	37	medio	dentro	4
2	7.55	37	medio	antera	3
2	7.68	37	medio	antera	18
2	7.72	37	medio	antera	25
2	7.75	37	medio	antera	23
2	7.83	37	medio	dentro	7
2	7.83	37	medio	antera	23
2	7.83	37	medio	base	1
2	5.62	38	medio	antera	12
2	5.62	38	medio	dentro	17
2	5.62	38	medio	base	5
2	5.75	38	medio	antera	12
2	5.75	38	medio	dentro	3
2	5.82	38	medio	antera	11
2	5.82	38	medio	base	2
2	5.87	38	medio	antera	8
2	5.87	38	medio	dentro	3
2	5.93	38	medio	antera	7
2	5.93	38	medio	dentro	2
2	6.03	38	medio	antera	6
2	6.03	38	medio	dentro	3
2	6.08	38	medio	antera	18
2	6.08	38	medio	antera	5
2	6.08	38	medio	base	18
2	6.18	38	medio	antera	4
2	6.18	38	medio	dentro	1
2	6.27	38	medio	antera	3
2	6.37	38	medio	antera	4
2	6.37	38	medio	dentro	1
2	6.37	38	medio	antera	3
2	7.1	38	medio	antera	2
2	7.1	38	medio	antera	4
2	7.1	38	medio	base	1
2	7.17	38	medio	antera	5
2	7.17	38	medio	dentro	4
2	7.4	38	medio	antera	6
2	7.4	38	medio	dentro	3

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
2	5.72	39	alto	antera	16
2	5.72	39	alto	dentro	6
2	5.78	39	alto	antera	6
2	5.78	39	alto	dentro	4
2	5.85	39	alto	antera	15
2	5.85	39	alto	dentro	2
2	5.92	39	alto	antera	10
2	5.92	39	alto	base	3
2	0	39	alto	antera	10
2	0	39	alto	dentro	2
2	6.07	39	alto	antera	7
2	6.07	39	alto	dentro	18
2	6.15	39	alto	antera	9
2	6.23	39	medio	antera	7
2	6.33	39	alto	antera	6
2	6.33	39	alto	dentro	3
2	6.42	39	alto	dentro	1
2	7.13	39	alto	dentro	6
2	7.13	39	alto	antera	2
2	7.18	39	alto	antera	3
2	7.18	39	alto	dentro	8
2	7.18	39	alto	base	2
2	7.67	39	alto	antera	11
2	7.67	39	alto	base	1
2	7.7	39	alto	antera	15
2	7.73	39	alto	antera	10
2	7.73	39	alto	dentro	2
2	7.73	39	alto	dentro	5
2	7.77	39	alto	antera	17
2	7.77	39	alto	dentro	9
2	7.82	39	alto	antera	18
2	7.82	39	alto	base	2
2	7.82	39	alto	dentro	6
2	7.82	39	alto	antera	2
2	7.88	39	alto	antera	13
2	7.88	39	alto	base	2
2	7.88	39	alto	dentro	4
2	6.03	40	medio	antera	8
2	6.03	40	medio	base	2
2	6.13	40	medio	antera	16
2	6.23	40	medio	antera	14
2	6.3	40	medio	antera	12
2	6.47	40	medio	antera	11
2	6.63	40	medio	dentro	3
2	6.63	40	medio	antera	5
2	6.73	40	medio	antera	5

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
2	6.78	40	medio	dentro	5
2	6.88	40	medio	antera	8
2	7.13	40	medio	antera	5
2	7.13	40	medio	antera	1
2	7.5	40	medio	antera	2
2	7.5	40	medio	antera	8
2	6.08	41	alto	antera	8
2	6.18	41	alto	antera	5
2	6.18	41	alto	dentro	6
2	6.27	41	alto	base	2
2	6.27	41	alto	antera	8
2	6.38	41	alto	antera	7
2	6.58	41	alto	antera	6
2	6.72	41	alto	dentro	2
2	6.77	41	alto	antera	3
2	6.83	41	alto	base	1
2	6.83	41	alto	antera	4
2	7.03	41	alto	antera	5
2	7.03	41	alto	antera	1
2	7.35	41	alto	antera	5
2	5.58	42	bajo	antera	15
2	5.67	42	bajo	antera	13
2	5.7	42	bajo	antera	18
2	5.73	42	bajo	antera	5
2	6.07	42	bajo	dentro	3
2	6.07	42	bajo	antera	6
2	6.07	42	bajo	antera	1
2	6.17	42	bajo	antera	7
2	6.58	42	bajo	antera	3
2	6.58	42	bajo	dentro	2
2	0	42	bajo	antera	1
2	0	42	bajo	antera	2
2	7.17	42	bajo	antera	3
2	7.17	42	bajo	antera	4
2	7.18	42	bajo	antera	1
2	7.25	42	bajo	antera	1
2	7.25	42	bajo	antera	2
2	7.25	42	bajo	antera	2
2	7.45	42	bajo	dentro	4
2	7.45	42	bajo	antera	2
2	7.72	42	bajo	antera	21
2	7.87	42	bajo	antera	2
2	5.6	43	bajo	antera	10
2	5.6	43	bajo	base	2
2	5.68	43	bajo	dentro	5
2	5.68	43	bajo	antera	15

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
2	5.75	43	bajo	antera	15
2	0	43	bajo	antera	2
2	6.08	43	bajo	antera	2
2	6.33	43	bajo	dentro	4
2	6.42	43	bajo	dentro	3
2	6.43	43	bajo	dentro	4
2	6.43	43	bajo	antera	1
2	6.58	43	bajo	dentro	2
2	6.58	43	bajo	antera	2
2	6.58	43	bajo	antera	1
2	6.75	43	bajo	antera	1
2	0	43	bajo	antera	1
2	0	43	bajo	dentro	3
2	0	43	bajo	dentro	1
2	7.02	43	bajo	antera	1
2	7.02	43	bajo	antera	1
2	7.17	43	bajo	dentro	5
2	7.17	43	bajo	antera	2
2	7.27	43	bajo	antera	1
2	7.27	43	bajo	antera	2
2	7.27	43	bajo	base	1
2	7.27	43	bajo	antera	2
2	7.47	43	bajo	antera	7
2	7.47	43	bajo	dentro	4
2	7.47	43	bajo	antera	2
2	7.47	43	bajo	antera	1
2	5.55	44	medio	antera	5
2	5.55	44	medio	dentro	4
2	5.55	44	medio	base	3
2	5.75	44	medio	dentro	3
2	5.75	44	medio	antera	5
2	5.75	44	medio	estigma	1
2	5.92	44	medio	antera	6
2	5.92	44	medio	dentro	2
2	6.15	44	medio	base	1
2	6.15	44	medio	antera	1
2	6.15	44	medio	dentro	2
2	6.4	44	medio	dentro	21
2	6.4	44	medio	antera	3
2	6.6	44	medio	dentro	5
2	6.6	44	medio	antera	5
2	6.92	44	medio	antera	1
2	6.92	44	medio	antera	4
2	7.15	44	medio	antera	3
2	7.15	44	medio	dentro	2
2	5.6	45	medio	base	2

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
2	5.6	45	medio	antera	6
2	5.6	45	medio	dentro	3
2	5.78	45	medio	estigma	1
2	5.78	45	medio	base	2
2	5.78	45	medio	antera	8
2	5.78	45	medio	dentro	4
2	5.93	45	medio	dentro	3
2	5.93	45	medio	antera	5
2	5.93	45	medio	base	1
2	6.18	45	medio	dentro	2
2	6.18	45	medio	antera	5
2	6.43	45	medio	dentro	3
2	6.43	45	medio	antera	6
2	6.62	45	medio	dentro	3
2	6.62	45	medio	antera	2
2	6.95	45	medio	dentro	3
2	6.95	45	medio	antera	7
2	7.17	45	medio	antera	3
2	7.17	45	medio	dentro	1
2	7.17	45	medio	dentro	1
2	5.63	46	medio	dentro	3
2	5.63	46	medio	antera	7
2	5.63	46	medio	base	1
2	5.8	46	medio	estigma	1
2	5.8	46	medio	antera	3
2	5.8	46	medio	dentro	4
2	5.97	46	medio	antera	3
2	5.97	46	medio	dentro	3
2	6.22	46	medio	dentro	2
2	6.22	46	medio	antera	5
2	6.48	46	medio	antera	2
2	6.63	46	medio	dentro	1
2	6.63	46	medio	antera	2
2	6.98	46	medio	dentro	3
2	6.98	46	medio	antera	2
2	7.18	46	medio	dentro	2
2	7.18	46	medio	antera	5
2	5.67	47	medio	base	1
2	5.67	47	medio	antera	6
2	5.67	47	medio	dentro	5
2	5.83	47	medio	dentro	2
2	5.83	47	medio	antera	6
2	5.83	47	medio	estigma	2
2	0	47	medio	antera	7
2	0	47	medio	dentro	4
2	6.23	47	medio	antera	6

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
2	6.23	47	medio	estigma	2
2	6.5	47	medio	dentro	3
2	6.5	47	medio	antera	5
2	6.65	47	medio	dentro	2
2	6.65	47	medio	antera	5
2	0	47	medio	dentro	2
2	0	47	medio	antera	4
2	7.2	47	medio	dentro	2
2	7.2	47	medio	antera	3
2	6.05	48	alto	antera	4
2	6.05	48	alto	dentro	2
2	6.25	48	alto	dentro	1
2	6.25	48	alto	antera	5
2	6.53	48	alto	dentro	2
2	6.53	48	alto	antera	2
2	6.53	48	alto	estigma	1
2	6.68	48	alto	antera	3
2	6.68	48	alto	estigma	1
2	7.02	48	alto	dentro	1
2	7.02	48	alto	antera	4
2	7.22	48	alto	antera	8
2	7.22	48	alto	estigma	1
2	6.08	49	alto	antera	5
2	6.08	49	alto	dentro	2
2	6.28	49	alto	dentro	2
2	6.28	49	alto	antera	7
2	6.55	49	alto	antera	4
2	6.7	49	alto	dentro	1
2	6.7	49	alto	antera	2
2	7.03	49	alto	antera	5
2	6.12	50	alto	antera	2
2	6.12	50	alto	dentro	2
2	6.32	50	alto	dentro	3
2	6.32	50	alto	antera	4
2	6.57	50	alto	dentro	2
2	6.57	50	alto	antera	5
2	6.57	50	alto	estigma	1
2	6.72	50	alto	dentro	2
2	6.72	50	alto	antera	4
2	7.05	50	alto	dentro	2
2	7.05	50	alto	antera	5
3	5.58	51	no observ	antera	10
3	5.58	51	no observ	estigma	1
3	5.58	52	no observ	antera	10
3	5.62	53	no observ	antera	7
3	5.67	51	no observ	antera	7

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
3	5.67	52	no observ	antera	6
3	5.67	53	no observ	antera	7
3	5.72	51	no observ	antera	3
3	5.72	52	no observ	antera	4
3	5.72	53	no observ	antera	0
3	5.8	51	no observ	antera	2
3	5.8	52	no observ	antera	1
3	5.8	53	no observ	antera	0
3	5.93	51	no observ	antera	1
3	5.93	52	no observ	antera	1
3	5.93	53	no observ	antera	0
3	5.97	51	no observ	antera	2
3	5.97	52	no observ	antera	1
3	5.97	53	no observ	antera	0
3	0	51	no observ	antera	4
3	0	52	no observ	antera	0
3	0	53	no observ	antera	2
3	6.05	51	no observ	antera	4
3	6.05	52	no observ	antera	2
3	6.05	53	no observ	antera	1
3	6.1	51	no observ	antera	9
3	6.1	52	no observ	antera	4
3	6.1	53	no observ	antera	3
3	6.17	51	no observ	antera	6
3	6.17	52	no observ	antera	3
3	6.17	53	no observ	antera	2
3	6.22	51	no observ	antera	8
3	6.22	52	no observ	antera	5
3	6.22	53	no observ	antera	4
3	6.25	51	no observ	antera	3
3	6.25	52	no observ	antera	10
3	6.25	53	no observ	antera	4
3	6.25	51	no observ	dentro	1
3	6.25	53	no observ	dentro	1
3	6.3	51	no observ	antera	8
3	6.3	52	no observ	antera	9
3	6.3	53	no observ	antera	9
3	6.35	51	no observ	antera	8
3	6.35	52	no observ	antera	9
3	6.35	53	no observ	antera	6
3	6.4	51	no observ	antera	8
3	6.4	52	no observ	antera	12
3	6.4	53	no observ	antera	5
3	6.45	51	no observ	antera	7
3	6.45	52	no observ	antera	20
3	6.45	53	no observ	antera	6

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
3	6.53	51	no observ	antera	11
3	6.53	52	no observ	antera	17
3	6.53	53	no observ	antera	9
3	6.62	51	no observ	antera	7
3	6.62	52	no observ	antera	25
3	6.62	53	no observ	antera	14
3	6.7	51	no observ	antera	7
3	6.7	52	no observ	antera	16
3	6.7	53	no observ	antera	15
3	6.7	51	no observ	base	1
3	6.7	53	no observ	base	1
3	6.8	51	no observ	antera	5
3	6.8	52	no observ	antera	0
3	6.8	53	no observ	antera	17
3	6.8	53	no observ	base	1
3	6.95	51	no observ	antera	10
3	6.95	52	no observ	antera	18
3	6.95	53	no observ	antera	15
3	6.95	51	no observ	base	1
3	7.07	51	no observ	antera	14
3	7.07	52	no observ	antera	17
3	7.17	51	no observ	antera	14
3	7.17	52	no observ	antera	13
3	7.27	52	no observ	antera	12
3	7.27	53	no observ	antera	9
3	7.35	52	no observ	antera	16
3	7.35	53	no observ	antera	8
3	7.42	52	no observ	antera	15
3	7.42	53	no observ	antera	7
3	7.47	52	no observ	antera	15
3	7.47	53	no observ	antera	12
3	7.62	52	no observ	antera	12
3	7.62	53	no observ	antera	17
3	7.68	52	no observ	antera	16
3	7.68	53	no observ	antera	17
3	7.75	52	no observ	antera	21
3	7.75	53	no observ	antera	16
3	7.85	52	no observ	antera	9
3	7.85	53	no observ	antera	19
3	5.85	54	no observ	antera	1
3	5.87	55	no observ	antera	1
3	5.92	56	no observ	antera	1
3	5.93	54	no observ	antera	1
3	5.95	55	no observ	antera	1
3	5.95	54	no observ	antera	1
3	5.97	54	no observ	dentro	1

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
3	5.98	55	no observ	antera	1
3	5.98	54	no observ	antera	1
3	6.17	54	no observ	antera	1
3	6.3	57	no observ	antera	1
3	6.32	57	no observ	antera	1
3	6.32	55	no observ	antera	1
3	6.37	54	no observ	antera	1
3	6.52	57	no observ	antera	1
3	6.52	56	no observ	antera	1
3	6.53	54	no observ	antera	1
3	6.53	55	no observ	antera	1
3	6.67	56	no observ	antera	1
3	6.67	55	no observ	antera	1
3	6.7	56	no observ	antera	1
3	6.7	56	no observ	antera	1
3	6.72	55	no observ	antera	1
3	6.72	56	no observ	antera	1
3	6.73	56	no observ	antera	4
3	6.73	56	no observ	antera	1
3	6.75	56	no observ	antera	3
3	6.83	57	no observ	antera	8
3	6.83	54	no observ	antera	4
3	6.85	56	no observ	antera	2
3	6.87	57	no observ	antera	2
3	6.87	54	no observ	antera	3
3	6.87	55	no observ	antera	5
3	6.9	57	no observ	antera	7
3	6.9	56	no observ	antera	5
3	6.9	55	no observ	antera	3
3	6.9	54	no observ	antera	4
3	6.92	57	no observ	antera	12
3	6.97	57	no observ	antera	5
3	6.97	54	no observ	antera	9
3	6.97	56	no observ	antera	4
3	6.97	55	no observ	antera	2
3	7.87	56	no observ	antera	13
3	7.87	55	no observ	antera	12
3	7.87	54	no observ	antera	2
3	7.88	56	no observ	antera	13
3	7.88	56	no observ	antera	3
3	7.88	56	no observ	antera	6
3	7.88	55	no observ	estigma	1
3	5.58	60	no observ	antera	5
3	5.62	58	no observ	antera	2
3	5.62	58	no observ	dentro	1
3	5.67	61	no observ	antera	3

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
3	5.73	62	no observ	antera	1
3	5.75	58	no observ	antera	1
3	5.75	58	no observ	dentro	1
3	5.8	59	no observ	antera	2
3	5.8	59	no observ	dentro	1
3	5.83	60	no observ	antera	2
3	5.88	61	no observ	antera	1
3	5.88	61	no observ	dentro	1
3	5.93	59	no observ	antera	2
3	5.97	61	no observ	antera	3
3	6.08	60	no observ	antera	3
3	6.08	60	no observ	dentro	1
3	6.17	59	no observ	antera	2
3	6.17	59	no observ	dentro	1
3	6.2	59	no observ	antera	3
3	6.23	60	no observ	antera	2
3	6.27	59	no observ	antera	5
3	6.3	62	no observ	antera	4
3	6.35	59	no observ	antera	6
3	6.4	59	no observ	antera	10
3	6.42	60	no observ	antera	10
3	6.45	60	no observ	antera	15
3	6.47	58	no observ	antera	8
3	6.47	58	no observ	antera	1
3	6.55	61	no observ	antera	12
3	6.73	60	no observ	antera	32
3	6.8	62	no observ	antera	30
3	6.8	62	no observ	base	8
3	6.92	60	no observ	antera	27
3	6.92	60	no observ	base	7
3	7.07	61	no observ	antera	14
3	7.07	61	no observ	base	3
3	7.12	62	no observ	antera	7
3	7.25	60	no observ	antera	7
3	7.25	60	no observ	base	3
3	7.35	61	no observ	antera	8
3	7.47	60	no observ	antera	14
3	7.47	60	no observ	base	3
3	7.67	61	no observ	base	4
3	7.67	61	no observ	antera	9
3	7.83	60	no observ	antera	14
3	7.83	60	no observ	base	1
3	7.88	62	no observ	antera	9
3	7.88	62	no observ	dentro	3
3	5.7	64	no observ	antera	3
3	5.73	65	no observ	dentro	1

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
3	5.77	66	no observ	antera	1
3	5.77	66	no observ	dentro	2
3	5.8	67	no observ	dentro	1
3	5.83	68	no observ	base	1
3	5.87	69	no observ	antera	2
3	5.9	64	no observ	base	1
3	5.9	64	no observ	antera	1
3	5.9	64	no observ	dentro	1
3	5.93	67	no observ	antera	3
3	5.97	66	no observ	antera	2
3	0	63	no observ	antera	2
3	0	63	no observ	dentro	2
3	6.03	65	no observ	base	1
3	6.03	65	no observ	antera	3
3	6.03	65	no observ	dentro	4
3	6.1	68	no observ	base	1
3	6.1	68	no observ	antera	1
3	6.1	68	no observ	dentro	1
3	6.12	67	no observ	antera	2
3	6.12	67	no observ	dentro	2
3	6.17	69	no observ	antera	4
3	6.17	69	no observ	dentro	2
3	6.22	64	no observ	antera	1
3	6.25	66	no observ	base	1
3	6.25	66	no observ	antera	2
3	6.25	66	no observ	dentro	1
3	6.3	63	no observ	antera	6
3	6.3	63	no observ	dentro	5
3	6.37	68	no observ	base	1

Día	hora	flor	estrato	posición	No. individuos
3	6.37	68	no observ	antera	6
3	6.42	67	no observ	base	1
3	6.42	67	no observ	antera	6
3	6.47	63	no observ	antera	9
3	6.5	66	no observ	antera	9
3	6.52	68	no observ	antera	8
3	6.53	64	no observ	antera	3
3	6.55	65	no observ	antera	13
3	6.55	65	no observ	dentro	4
3	6.65	66	no observ	antera	8
3	7.08	64	no observ	base	3
3	7.12	64	no observ	base	9
3	7.12	64	no observ	antera	12
3	7.13	68	no observ	base	5
3	7.13	68	no observ	antera	10
3	7.25	64	no observ	base	4
3	7.25	64	no observ	antera	13
3	7.28	65	no observ	base	3
3	7.28	65	no observ	antera	13
3	7.35	68	no observ	base	4
3	7.35	68	no observ	antera	12
3	7.47	64	no observ	base	4
3	7.47	64	no observ	antera	21
3	7.5	68	no observ	base	3
3	7.5	68	no observ	antera	12
3	7.5	68	no observ	estigma	1
3	7.9	68	no observ	base	1
3	7.9	68	no observ	antera	3

### Bermúdez, Esteban

Apéndice 4: Variables determinadas para los individuos de *Hetaerina sp* encontrados en la Quebrada Cañaza. Sustrato: H= Hoja, P= Palo; Vegetación: E= Encima, J= Junto, L= Lejos; Sol: 0= Sombra, 1= Sol; Sexo: H= Hembra, M= Macho; Edad: V= Viejo, J= Joven.

MARCA	MARGEN	HORA	SITIO	PERCHA	UBICACIÓN	SOL	SEXO	TAMAÑO	EDAD
B01	I	08:17	7	H	E	1	M	2.7	M
B02	I	08:19	8	P	E	1	M	2.5	M
B03	I	08:20	3	P	E	1	H	2.9	Mo
B04	I	08:30	15	P	E	1	H	2.6	Se
B05	D	08:38	37	H	E	0	M	2.5	J

MARCA	MARGEN	HORA	SITIO	PERCHA	UBICACIÓN	SOL	SEXO	TAMAÑO	EDAD
B06	I	08:45	45	P	E	0	M	2.7	M
B07	D	08:45	37	H	E	1	M	2.5	V
B08	D	08:45	37	H	E	1	M	2.5	J
B09	D	08:50	37	H	E	1	M	2.4	V
B10	D	08:55	34	H	E	0	H	2.5	Mo
B11	D	08:57	33	H	E	1	M	2.7	V
B12	D	09:07	72	P	E	1	H	2.6	Mo
B13	D	09:12	84	H	E	1	M	2.6	M
B14	D	09:13	81	H	E	1	M	2.6	M
B15	D	09:14	80	H	E	1	M	2.5	M
B16	D	09:14	81	P	E	1	M	2.8	V
B17	D	09:25	78	H	J	1	M	2.5	V
B18	D	09:28	82	H	E	1	M	2.6	V
B19	D	09:31	98	H	E	0	H	2.5	Se
B20	D	09:34	77	H	J	1	M	2.5	V
B21	I	09:38	90	P	E	0	M	2.6	M
B22	D	09:42	85	H	L	1	M	2.5	V
B23	D	09:48	33	H	E	0	M	2.7	M
B24	I	09:52	9	H	E	1	M	2.7	M
B25	I	09:58	10	H	E	1	M	2.5	M
B26	I	09:59	11	H	E	1	M	2.5	M
B27	I	10:03	28	H	L	1	M	2.6	V
B28	D	10:08	46	H	L	1	H	2.6	Mo
B29	I	10:10	81	P	L	1	M	2.6	M
B30	D	10:17	85	H	J	1	M	2.8	M
B31	D	10:22	75	H	J	1	M	2.6	M
B32	D	11:17	30	H	J	0	M	2.5	M
B33	D	11:22	45	P	E	1	M	2.6	M
B34	I	11:26	50	P	E	1	H	2.6	Se
B35	D	11:36	78	H	E	1	M	2.6	M
B36	D	11:46	103	H	E	1	M	2.6	V
B37	D	12:01	72	P	E	1	H	2.5	Mo
RECAPTURA									
A01	D	11:53	103	H	E	0			
A04	D	11:32	68	P	E	1			
A04	D	11:35	86	H	E	1			
A24	I	12:13	15	P	E	0			
A28	I	11:05	11	H	E	1			
A29	I	11:08	15	P	E	1			
B02	I	12:14	9	P	E	1			
B10	D	11:16	32	H	E	0			
B12	D	11:41	90	P	L	1			
B12	D	11:53	90	P	E	0			
B13	D	11:33	81	P	E	1			
B13	D	11:46	79	H	E	1			
B14	I	11:40	93	P	E	0			



MARCA	MARGEN	HORA	SITIO	PERCHA	UBICACIÓN	SOL	SEXO	TAMAÑO	EDAD
B15	D	11:34	84	P	E	0			
B16	D	11:28	73	P	E	1			
B16	D	11:58	73	P	E	0			
B17	D	11:31	78	P	E	1			
B17	D	11:42	97	P	E	0			
B22	D	11:39	83	H	L	0			
B24	D	11:11	36	H	E	0			
B24	I	12:09	30	H	L	1			
B27	D	11:09	29	P	E	0			
B29	I	12:07	50	P	E	1			
B30	I	11:49	85	P	L	1			
B30	D	12:00	85	H	E	1			
B30	D	12:03	80	H	E	1			
B31	D	11:30	76	H	J	1			
B31	D	11:48	75	H	E	1			
B32	D	12:11	30	P	E	0			
GRUPO A									
A01	I	08:10	0	H	E	1	M	2.5	M
A02	I	08:15	5	H	E	1	M	2.6	V
A03	I	08:18	5	H	E	1	M	2.7	M
A04	I	08:20	5	P	E	1	M	2.6	M
A05	I	08:25	5	P	E	1	M	2.6	V
A06	I	08:27	5	P	E	1	M	2.8	V
A07	I	08:35	27	P	J	1	M	2.2	V
A08	I	08:45	87	H	E	0	M	2.3	V
A09	I	08:50	105	P	E	1	M	2.7	V
A10	D	09:00	66	H	E	0	M	2.8	V
A11	I	09:00	45	P	E	1	M	2.8	V
A12	I	09:10	40	H	J	1	M	2.5	M
A13	I	09:15	30	P	J	1	M	2.5	V
A14	I	09:17	30	H	E	0	M	2.6	V
A15	D	09:21	30	H	E	1	M	2.6	V
A16	D	09:24	30	H	E	1	M	2.5	V
A17	I	09:35	30	P	J	1	M	2.8	V
A18	I	09:42	40	H	E	1	M	2.5	V
A19	D	09:42	48	H	J	0	M	2.5	V
A20	D	09:47	30	P	E	1	M	2.6	V
A21	I	09:47	45	H	E	1	M	2.6	V
A22	D	10:00	46	H	J	0	M	3	V
A23	I	10:00	7	H	E	0	M	2.1	V
A24	I	10:05	26	P	E	1	M	2.5	V
A25	I	10:05	65	H	E	0	M	2.7	V
A26	I	10:07	43	H	J	1	M	2.6	V
A27	I	10:15	5	H	J	1	M	2.6	V
A28	I	10:16	5	P	E	1	M	2.5	M
A29	I	10:18	43	H	J	1	M	2.5	J

MARCA	MARGEN	HORA	SITIO	PERCHA	UBICACIÓN	SOL	SEXO	TAMAÑO	EDAD
A30	I	10:20	0	P	E	1	M	2.6	M
A31	I	11:05	0	P	E	0	M	2.4	V
A32	D	11:06	20	H	E	0	M	2.8	V
A33	D	11:06	32	H	E	0	M	2.7	V
A34	D	11:33	75	H	L	0	M	2.5	V
A35	D	11:43	57	H	E	0	M	2.7	V
A36	D	11:45	48	H	E	1	M	2.7	V
A37	D	11:55	32	H	E	1	M	2.7	V
A38	I	12:05	43	H	E	0	M	2.7	V
A39	D	12:10	26	H	E	1	M	2.4	M
A40	I	12:15	110	P	E	1	M	2.5	V
A41	D	08:55	110	H	E	1	H	2.6	Mo
A42	I	09:40	30	P	J	1	H	2.9	Mo
RECAPTURA									
A02	D	11:10	20	P	E	1			
A02	D	11:55	20	P	E	1			
A03	I	11:00	5	H	E	1			
A06	D	11:05	25	H	E	1			
A07	D	11:05	25	H	E	1			
A08	I	11:40	90	P	J	1			
A13	D	11:50	35	H	E	0			
A14	D	12:10	60	H	E	0			
A15	D	11:10	25	P	E	0			
A15	D	11:52	25	P	E	1			
A16	D	11:10	30	H	E	0			
A17	D	11:08	30	P	E	0			
A18	D	11:30	60	H	E	0			
A20	I	11:06	5	H	E	1			
A20	D	11:08	25	P	E	1			
A21	D	11:25	42	H	E	0			
A22	D	12:10	49	H	J	0			
A25	I	11:33	78	P	J	1			
A30	I	11:00	5	H	E	1			
A31	D	11:50	35	H	E	0			
A33	D	11:10	36	H	E	0			
B03	I	11:05	24	H	E	1			
B20	D	11:30	50	H	L	0			

### Chavarría, Tania

Apéndice 5. Cantidad de estabilimentos y presas por tela y algunas mediciones realizadas a cada tela.

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Estabilimentos	Presas
1	74	864	3	vertical	1	0
2	97	92	1	vertical	0	1
3	32	132	2	Oblicua	2	2
4	120	285	1	Horizontal	0	0
5	100	540	1	Vertical	4	1
6	50	196	2	Oblicua	3	0
7	160	168	2	Vertical	2	0
8	70	84	1	Vertical	10	1
9	85	63	1	Horizontal	0	1
10	83	210	1	Vertical	1	1
11	220	2700	2	Vertical	4	3
12	70	78	1	Horizontal	1	0
13	76	957	2	Vertical	5	0
14	45	496	2	Vertical	14	0
15	105	225	2	Horizontal	1	0
16	25	180	1	Horizontal	4	1
17	15	504	2	Horizontal	4	1
18	50	368	2	Oblicua	0	1
19	155	378	2	Vertical	53	0
20	100	1596	1	Vertical	14	4
21	31	768	2	Oblicua	31	0
22	100	80	1	Horizontal	0	0
23	64	342	2	Vertical	25	0
24	65	272	2	Vertical	2	0
25	17	272	1	Horizontal	2	0
26	15	575	2	Horizontal	16	0
27	66	72	2	Vertical	6	0
28	38	667	2	Oblicua	13	0
29	55	682	2	Horizontal	44	0
30	60	528	2	Vertical	9	0
31	25	280	2	Oblicua	7	0
32	25	110	2	Oblicua	0	0
33	29	224	2	Oblicua	0	0
34	120	221	2	Vertical	0	0
35	50	667	2	Oblicua	5	7
36	26	210	2	Oblicua	0	2
37	78	238	2	Horizontal	0	0
38	40	120	2	Horizontal	0	0
39	19	99	2	Horizontal	2	0
40	138	238	2	Vertical	3	3

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Establimentos	Presas
41	48	425	2	Oblicua	10	0
42	67	121	2	Vertical	0	0
43	27	72	2	Horizontal	0	1
44	25	36	2	Oblicua	0	1
45	62	90	2	Oblicua	0	0
46	75	216	2	Horizontal	3	0
47	34	380	2	Oblicua	0	10
48	34	176	2	Horizontal	0	0
49	40	208	2	Oblicua	0	0
50	70	224	3	Vertical	0	0
51	35	285	2	Oblicua	1	0
52	37	272	1	Horizontal	1	1
53	95	247	1	Horizontal	0	1
54	30	240	2	Vertical	0	1
55	28	182	1	Vertical	0	2
56	25	100	1	Oblicua	0	0
57	30	132	1	Horizontal	0	2
58	38	70	1	Horizontal	4	0
59	21	110	1	Oblicua	0	0
60	13	380	1	Horizontal	2	0
61	131	180	3	Vertical	0	0
62	135	247	3	Vertical	0	0
63	100	208	3	Oblicua	0	1
64	19	45	1	Horizontal	1	1
65	75	150	1	Oblicua	0	0
66	29	130	2	Oblicua	1	0
67	47	240	2	Horizontal	0	0
68	94	899	1	Oblicua	0	0
69	25	204	1	Horizontal	0	0
70	42	42	1	Horizontal	0	0
71	104	99	1	Vertical	1	0
72	88	110	3	Horizontal	3	0
73	82	130	2	Horizontal	0	0
74	146	36	1	Horizontal	2	0
75	153	72	2	Horizontal	2	1
76	96	42	1	Vertical	1	0
77	28	156	1	Vertical	2	0
78	15	90	1	Oblicua	2	1
79	28	135	1	Vertical	0	0
80	14	460	1	Vertical	0	0
81	28	99	1	Horizontal	3	0
82	55	80	1	Vertical	2	0
83	176	66	1	Horizontal	0	0
84	3	56	0	Horizontal	0	0
85	49	180	1	Oblicua	4	0
86	75	589	3	Horizontal	10	3

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Estabilimentos	Presas
87	105	630	2	Oblicua	10	1
88	130	80	2	Horizontal	2	4
89	142	30	2	Oblicua	0	0
90	96	132	2	Horizontal	1	0
91	30	195	1	Oblicua	0	0
92	56	110	2	Vertical	2	0
93	50	180	2	Oblicua	1	0
94	10	42	1	Vertical	0	1
95	48	528	2	Vertical	5	3
96	74	130	3	Vertical	0	1
97	50	609	2	Vertical	0	3
98	13	96	1	Vertical	4	1
99	39	648	3	Vertical	2	3
100	70	77	1	Oblicua	0	0
101	80	48	3	Vertical	0	0
102	47	80	2	Vertical	0	0
103	63	36	3	Vertical	0	0
104	58	115.5	1	Vertical	0	1
105	95	95	3	Vertical	0	1
106	48	180	2	Oblicua	0	2
107	118	52	2	Vertical	0	0
108	95	60	2	Vertical	0	0
109	163	360	2	Vertical	1	2
110	39	260	2	Vertical	3	0
111	48	238	2	Vertical	0	2
112	34	420	2	Vertical	0	3
113	40	63	1	Horizontal	2	7
114	21	100	1	Horizontal	0	0
115	13	260	1	Oblicua	0	1
116	25	676	3	Oblicua	1	2
117	8	110	1	Horizontal	0	1
118	6	198	1	Oblicua	1	0
119	35	72	1	Oblicua	0	4
120	64	105	2	Oblicua	0	0
121	16	380	3	Oblicua	1	0
122	21	696	1	Horizontal	0	3
123	23	63	1	Horizontal	0	2
124	31	168	3	Horizontal	0	0
125	44	81	3	Oblicua	0	1
126	38	126	1	Horizontal	3	0
127	33	540	3	Vertical	1	0
128	53	400	3	Oblicua	4	0
129	15	288	3	Horizontal	0	0
130	97	144	3	Horizontal	0	0
131	15	80	2	Vertical	4	2
132	20	30	1	Vertical	0	0

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Establimentos	Presas
133	15	77	1	Horizontal	0	0
134	30	180	2	Oblicua	0	0
135	40	275	3	Vertical	0	0
136	25	80	1	Horizontal	3	2
137	15	80	1	Horizontal	0	0
138	32	168	1	Horizontal	0	0
139	60	255	3	Vertical	1	1
140	160	156	2	Vertical	1	0
141	170	143	3	Vertical	1	0
142	120	143	2	Horizontal	1	0
143	60	33	1	Horizontal	0	3
144	10	35	1	Horizontal	3	0
145	95	20	1	Horizontal	2	2
146	80	110	1	Horizontal	3	1
147	15	157.5	2	Vertical	0	0
148	70	42	1	Horizontal	7	3
149	20	42	2	Vertical	1	0
150	15	27.5	1	Oblicua	0	0
151	50	550	3	Oblicua	0	0
152	20	120	1	Horizontal	11	0
153	31	42	1	Oblicua	0	0
154	30	36	1	Horizontal	2	1
155	40	210	1	Horizontal	2	0
156	70	77	3	Vertical	16	1
157	40	156	1	Oblicua	0	0
158	25	380	1	Horizontal	3	2
159	20	240	2	Vertical	4	7
160	65	480	2	Vertical	2	5
161	53	80	1	Vertical	1	5
162	43	196	1	Vertical	0	0
163	50	132	1	Vertical	1	4
164	52	196	1	Oblicua	1	1
165	40	100	2	Horizontal	0	0
166	71	117	1	Vertical	1	1
167	68	238	1	Oblicua	6	0
168	100	442	3	Vertical	0	0
169	100	400	1	Horizontal	11	1
170	130	360	1	Horizontal	0	2
171	47	224	1	Horizontal	2	0
172	165	64	0	Horizontal	0	1
173	23	432	2	Oblicua	5	0
174	53	99	0	Horizontal	2	6
175	65	480	3	Vertical	6	0
176	130	187	2	Oblicua	1	0
177	170	196	2	Vertical	1	0
178	94	100	3	Vertical	1	0

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Estabilimentos	Presas
179	25	35	1	Horizontal	5	2
180	25	42	1	Horizontal	0	0
181	30	49	1	Horizontal	0	0
182	50	70	3	Vertical	0	0
183	20	210	2	Oblicua	0	0
184	55	240	2	Vertical	1	0
185	70	150	3	Vertical	1	0
186	20	100	1	Horizontal	2	0
187	75	270	2	Vertical	0	0
188	90	506.25	2	Vertical	4	4
189	36	30	0	Horizontal	0	3
190	28	35	0	Horizontal	0	0
191	81	182	2	Vertical	0	0
192	72	99	2	Vertical	0	0
193	94	126	3	Vertical	0	0
194	87	54	3	Oblicua	0	0
195	77	99.75	2	Oblicua	0	0
196	101	48	3	Vertical	0	0
197	85	35	2	Vertical	0	0
198	85	45.5	2	Horizontal	0	0
199	87	20	2	Vertical	0	0
200	67	59.5	2	Oblicua	0	0
201	48	210	2	Horizontal	1	0
202	107	108	1	Horizontal	1	0
203	40	88	2	Horizontal	2	1
204	25	224	1	Vertical	0	1
205	86	154	1	Horizontal	2	4
206	32	108	0	Horizontal	0	2
207	33	112	1	Oblicua	1	1
208	150	575	2	Oblicua	0	0
209	22	30	1	Oblicua	2	5
210	22	35	1	Horizontal	0	0
211	222	45	1	Vertical	0	0
212	129	132	2	Horizontal	0	1
213	108	187	1	Vertical	0	3
214	68	99	0	Vertical	0	0
215	88	323	1	Horizontal	1	0
216	33	506	3	Vertical	1	0
217	160	70	3	Vertical	6	7
218	145	225	1	Horizontal	1	1
219	54	80	2	Horizontal	1	2
220	46	77	2	Horizontal	2	0
221	35	72	2	Oblicua	0	1
222	63	289	1	Horizontal	0	1
223	57	399	2	Horizontal	0	1
224	40	408	2	Oblicua	3	1

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Estabilimentos	Presas
225	40	120	2	Vertical	2	4
226	50	171	2	Vertical	1	0
227	60	64	2	Vertical	1	1
228	40	418	1	Vertical	0	0
229	20	88	1	Oblicua	0	1
230	25	49	1	Horizontal	2	0
231	35	208	2	Vertical	0	0
232	40	45.5	2	Oblicua	0	1
233	60	360	2	Oblicua	0	0
234	30	80	1	Horizontal	1	3
235	65	391	2	Vertical	1	1
236	70	378	2	Vertical	1	0
237	60	260	2	Vertical	0	0
238	20	48	2	Vertical	0	0
239	30	90	3	Vertical	0	0
240	53	180	2	Horizontal	1	0
241	77	66	2	Vertical	1	0
242	50	930	2	Vertical	0	0
243	40	169	2	Oblicua	3	1
244	30	64	1	Horizontal	1	0
245	40	99	1	Horizontal	1	0
246	123	1457	2	Vertical	2	0
247	30	384	2	Vertical	1	0
248	40	782	3	Vertical	0	0
249	46	156	2	Vertical	1	0
250	65	48	3	Oblicua	0	0
251	95	96	3	Vertical	1	0
252	15	18	2	Horizontal	0	0
253	46	540	3	Vertical	0	0
254	190	340	0	Horizontal	2	0
255	15	56	1	Horizontal	0	0
256	20	72	0	Horizontal	0	0
257	20	143	2	Horizontal	0	0
258	20	99	2	Horizontal	5	0
259	22	48	2	Horizontal	0	0
260	30	35	2	Horizontal	0	0
261	20	48	0	Horizontal	1	0
262	30	42	2	Horizontal	0	0
263	25	30	2	Horizontal	4	0
264	130	72	2	Vertical	0	0
265	16.5	125	0	Vertical	1	0
266	55.5	212.5	2	Oblicua	4	0
267	175	270	2	Horizontal	0	0
268	81.5	682	2	Vertical	1	0
269	33.5	300	2	Vertical	0	0
270	75	210	2	Vertical	0	0



Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Estabilimentos	Presas
271	48.5	48.75	2	Vertical	0	1
272	31	169	1	Oblicua	0	1
273	17.5	64	2	Horizontal	0	0
274	91	308	2	Horizontal	0	2
275	170	71.5	3	Vertical	0	0
276	152	42	2	Vertical	2	0
277	55	192	2	Oblicua	4	0
278	8	72	1	Oblicua	0	0
279	49	380	2	Horizontal	0	1
280	20	76	0	Horizontal	0	2
281	38.5	120	2	Oblicua	2	1
282	50	110	2	Oblicua	0	0
283	41	144	2	Horizontal	0	0
284	24	125	0	Horizontal	0	0
285	66	212.5	2	Vertical	0	0
286	106	270	2	Vertical	1	1
287	102	682	3	Vertical	0	1
288	32	300	1	Vertical	4	0
289	102	210	3	Vertical	0	1
290	93	48.75	3	Horizontal	0	0
291	80	169	1	Vertical	0	1
292	11	64	0	Horizontal	0	0
293	15	308	0	Vertical	0	1
294	17	71.5	0	Horizontal	1	0
295	28.5	42	3	Vertical	0	0
296	29	192	1	Vertical	0	0
297	28	72	1	Vertical	0	0
298	32	380	0	Vertical	0	0
299	19	76	1	Vertical	0	0
300	8	120	3	Horizontal	0	0
301	17.5	110	3	Horizontal	0	0
302	7	144	1	Horizontal	0	0
303	23	120	1	Vertical	0	2
304	25	110	1	Vertical	0	1
305	26	144	0	Horizontal	0	0
306	48	86.25	3	Vertical	0	0
307	193	854	2	Vertical	4	0
308	47	336	2	Oblicua	1	1
309	38	180	2	Oblicua	2	0
310	45	323	2	Oblicua	0	0
311	72	36	2	Horizontal	0	0
312	7	210	2	Oblicua	0	0
313	55	252	1	Horizontal	0	0
314	18	725	3	Oblicua	0	1
315	20	224	1	Horizontal	0	2
316	16	378	2	Oblicua	1	0

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Estabilimentos	Presas
317	27	100	2	Horizontal	0	0
318	68	176	2	Oblicua	0	0
319	45	35	2	Oblicua	0	1
320	52	35	2	Oblicua	0	0
321	29	306	1	Oblicua	0	0
322	106	112	3	Horizontal	0	1
323	96	156	1	Oblicua	1	1
324	14.5	125	1	Vertical	0	0
325	20	212.5	1	Vertical	4	0
326	31	270	3	Vertical	0	1
327	69	682	2	Vertical	0	1
328	55	300	2	Vertical	0	0
329	42	210	2	Oblicua	0	0
330	23	48.75	1	Horizontal	0	0
331	31	169	1	Oblicua	0	0
332	12	64	0	Oblicua	0	0
333	55	308	3	Horizontal	0	0
334	67	71.5	3	Horizontal	0	3
335	4.5	42	0	Horizontal	0	0
336	10	192	0	Oblicua	0	0
337	19	72	0	Horizontal	0	1
338	32	380	2	Oblicua	0	0
339	32	76	2	Vertical	1	1
340	77	120	2	Horizontal	0	0
341	21	110	1	Horizontal	0	0
342	124	144	3	Horizontal	0	0
343	39	288	3	Vertical	0	0
344	60	126.5	3	Vertical	0	0
345	61	270	3	Vertical	0	0
346	8	30	0	Horizontal	1	0
347	25	52	2	Oblicua	0	0
348	4	42	0	Horizontal	0	0
349	48	300	2	Vertical	0	0
350	68	464	2	Vertical	0	0
351	47	88	3	Vertical	0	2
352	44	68	1	Horizontal	0	1
353	35	77	0	Vertical	0	1
354	48	42	0	Horizontal	0	0
355	30	25	0	Horizontal	0	0
356	60	94.5	2	Vertical	0	1
357	36	115	1	Horizontal	1	0
358	95	142.5	0	Vertical	0	1
359	111	418	0	Horizontal	0	0
360	89	259	0	Horizontal	0	0
361	70	110	0	Horizontal	0	0
362	80	126	0	Horizontal	0	0

Tela	Altura (mm <sup>2</sup> )	Área (mm <sup>2</sup> )	Exposición	Posición	Estabilimentos	Presas
363	42	144	0	Horizontal	0	2
364	52	315	1	Oblicua	1	1
365	39	90	2	Horizontal	0	0
366	84	374	0	Horizontal	0	0
367	132	266	3	Vertical	0	1
368	90	20	0	Horizontal	1	1

### Chaves, Ramsa

Apéndice 6. Datos crudos para tres comportamientos presentados en las diferentes condiciones climáticas, por los individuos de *Hetaerina sp.* Nublado 1 = 7:30- 9:30, sol =9:30-10:45, nublado 2 =10:45-11:10, lluvia =11:10-12:30.

Depredación			Desplazamiento	
condición	sexo	depredación	Día	Desplazamiento
nublado 1	hembra	0	1	103
nublado 1	hembra	1	1	91
nublado 1	hembra	5	1	41
nublado 1	hembra	0	1	16
nublado 1	hembra	1	1	58
nublado 1	hembra	0	1	28
nublado 1	hembra	5	1	5
nublado 1	hembra	3	1	12
nublado 1	hembra	3	1	4
nublado 1	hembra	1	1	8
nublado 1	macho	0	1	19
nublado 1	macho	0	1	1
nublado 1	macho	0	1	2
nublado 1	macho	0	1	27
nublado 1	macho	0	1	1
nublado 1	macho	0	1	31
nublado 1	macho	0	1	5
nublado 1	macho	0	1	1
nublado 1	macho	0	1	0
nublado 1	macho	0	1	0
nublado 1	macho	0	1	0
nublado 1	macho	0	1	0
nublado 1	macho	0	1	0
nublado 1	macho	0	1	2
nublado 1	macho	0	1	3
nublado 1	macho	0	1	3
nublado 1	macho	0	1	3
nublado 1	macho	0	1	4
nublado 1	macho	0	1	5
nublado 1	macho	1	1	5
nublado 1	macho	1	1	5
nublado 1	macho	0	1	13
sol	macho	0	1	15
sol	macho	0	1	20

condición	sexo	depredación	Día	Desplazamiento
sol	macho	0	1	20
sol	macho	0	1	25
sol	macho	0	1	5
sol	macho	0	2	10
sol	macho	0	2	48
sol	macho	0	2	23
sol	macho	4	2	0
sol	macho	0	2	64
sol	macho	0	2	54
sol	macho	0	2	19
sol	macho	0	2	55
sol	macho	0	2	82
sol	macho	0	2	27
sol	macho	0	2	72.5
sol	macho	0	2	11
sol	macho	0	2	25
lluvia	macho	0	2	49
lluvia	macho	0	2	69
lluvia	macho	0	2	20.5
lluvia	macho	0	2	19
lluvia	macho	1	2	0.5
lluvia	macho	3	2	2.5
lluvia	macho	1	2	23
lluvia	macho	0	2	83
lluvia	macho	1	2	69
lluvia	macho	0	2	86
lluvia	macho	0	2	73
lluvia	macho	1	2	44
nublado 2	macho	1	2	55
nublado 2	macho	0	2	29
nublado 2	macho	0	2	39
nublado 2	macho	0	2	66
			2	24
			2	0
			2	13
			2	29
			2	53
			2	17
			2	20
			2	32
			2	27
			2	17
			2	5
			2	6.5
			2	5
			2	4
			2	3
			2	12
			2	10
			2	5

condición	sexo	depredación	Día	Desplazamiento
			2	10
			2	7
			2	5

## Salidas por minuto

Condición	Salidas por minuto	Condición	Salidas por minuto
nublado 1	0	sol	0.1
nublado 1	0.2	sol	1
nublado 1	0	sol	0.6
nublado 1	0.3	sol	0.9
nublado 1	0.3	sol	0.9
nublado 1	0	lluvia	0.4
nublado 1	0.11	lluvia	0.2
nublado 1	0.1	lluvia	0
nublado 1	0	lluvia	0.2
nublado 1	0	lluvia	0.1
nublado 1	0	lluvia	0
nublado 1	0.5	lluvia	0
nublado 1	0	lluvia	0.3
nublado 1	0.2	lluvia	0
nublado 1	0.11	lluvia	0
nublado 1	0	lluvia	0
nublado 1	1	lluvia	0.9
nublado 1	0.11	lluvia	0.5
nublado 1	0.1	lluvia	0.3
nublado 1	0.2	lluvia	0.5
nublado 1	0	lluvia	0
nublado 1	0	lluvia	1
nublado 1	0	lluvia	0.5
nublado 1	0	lluvia	0
nublado 1	0.1	lluvia	0.1
nublado 1	0.2	lluvia	0.4
nublado 1	0.3	lluvia	0.5
nublado 1	0	lluvia	0
nublado 1	0.2	lluvia	0.3
nublado 1	0.1	lluvia	0.1
nublado 1	0.69	lluvia	0
nublado 1	0	lluvia	0
nublado 1	0	lluvia	0
nublado 1	0	nublado 2	0.6
nublado 1	0	nublado 2	0.7
nublado 1	0	nublado 2	0.1
nublado 1	0	nublado 2	0.5
nublado 1	0	nublado 2	0
nublado 1	0	nublado 2	0
nublado 1	0.429	nublado 2	0.2
nublado 1	0	nublado 2	0
nublado 1	0	nublado 2	0.1
nublado 1	0	nublado 2	0.1
nublado 1	0	nublado 2	0.7
nublado 1	0.385	nublado 2	0.7

Condición	Salidas por minuto	Condición	Salidas por minuto
nublado 1	0.1	nublado 2	0
nublado 1	0.1		
sol	1.1		
sol	0.1		
sol	0.2		
sol	0.7		
sol	0.4		
sol	0.1		
sol	0.1		
sol	0.4		
sol	1.2		
sol	1.1		
sol	1		
sol	0.25		
sol	0.33		
sol	0.257		
sol	0.566		
sol	0		
sol	0.2		
sol	0.552		
sol	0.183		
sol	0.1		
sol	1		
sol	0.1		
sol	0		
sol	0.1		
sol	0.4		
sol	0.3		
sol	0.1		
sol	0.7		
sol	0.33		
sol	1		
sol	1		
sol	1		
sol	1		
sol	0.5		
sol	1		
sol	0.25		
sol	0.1		
sol	0.3		
sol	0.1		











### Fallas, Eunice

Apéndice 8-1. Especies de anfibios y reptiles encontradas en el cacaotal y el bosque. h= hembra; m= macho; a= adulto; j= juvenil. Golfito, enero del 2001.

Cuadrícula	Sitio	Especie	Tamaño (mm)	Sexo	Edad
1	cacaotal	<i>Norops polylepis</i>	46	h	a
2	cacaotal	<i>Colostethus flotator</i>			
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	15		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	20		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	19		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	17		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	15		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	19		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	18		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	17		a
2	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	14		j
2	cacaotal	<i>Norops polylepis</i>	43	h	a
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	18		a
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	19		a
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	16		a
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	21		a
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	13		j
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	19		a
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	20		a
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	13		j
3	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	20		a
3	cacaotal	<i>Norops polylepis</i>	20		j
4	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	20		a
4	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	15		a
4	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	13		j
4	cacaotal	<i>Colostethus flotator</i>	18		a
5	cacaotal	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	20		a
1	bosque	<i>Norops polylepis</i>	45	m	a
1	bosque	<i>Ameiva festiva</i>			
2	bosque	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>			j
2	bosque	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>			a
2	bosque	<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	12		j
2	bosque	<i>Norops polylepis</i>	40	h	a
3	bosque	<i>Coriophanes fissiden</i>	152		j
3	bosque	<i>Bufo melanochloris</i>	19		j
4	bosque	<i>Eleutherodactylus fitzingeri</i>			j
5	bosque	<i>Norops polylepis</i>	45	m	a

Apéndice 8-2. Algunas características físicas de las cuadrículas en las cuales se realizó el muestreo, tanto en bosque como en cacaotal. Golfito, enero del 2001.

Cuadrícula	Sitio	Profundidad del mantillo (mm)	Cobertura Boscosa	Número de árboles de cacao	Número de Otros árboles	Observaciones
1	cacaotal	40	25%	8	1	
2	cacaotal	27	28%	8	1	
3	cacaotal	19	21%	9	0	
4	cacaotal	28	19%	8	1	Sotobosque abund.
5	cacaotal	27	30%	7	18	Tronco caído
1	bosque	39.2	21%		20	Sotobosque abund.
2	bosque	21.6	14%		5	Sotobosque abund.
3	bosque	32.6	23%		10	Sotobosque abund.
4	bosque	34.6	27%		24	Sotobosque abund.
5	bosque	16.8	25%		25	Sotobosque abund.

### Goldberg, Loretta

Apéndice 9. Medidas morfológicas tomadas para cada especie de ave capturada.

Especie	largo pico (mm)	ancho pico (mm)	alto pico (mm)	Comisura (mm)	Largo Ala (cm)	ancho ala (cm)	largo/ancho ala (cm)	cola (cm)	tarso (mm)
<i>Amazilia decora</i>	19.3	3	2.8	4.75	70	28	5.95	12.8	4
<i>Amazilia decora</i>	20.05	2.85	2.05	5.1	59	27	4.05	12.5	4
<i>Amazilia decora</i>	20.8	2.9	2.1	5.1	55	32	3.5	11.6	4
<i>Amazilia decora</i>	29.1	2.1	1.7	6.1	60	32	5.5	12.2	5
<i>Amazilia decora</i>	20	3.1	2.4	5	59.5	28	5	11.85	4.5
<i>Amazilia decora</i>	16.6	2.7	2.1	4.5	59	32	4.1	8.85	4
<i>Amazilia decora</i>	33.2	4.7	3.6	7	71	32	4.9	9	7
<i>Amazilia tzacatl</i>	20.9	4.5	2.1	5.8	64	36	5.8	11.4	6
<i>Amazilia tzacatl</i>	19.6	3.9	2.8	5.8	56	36	4.3	11.3	4.5
<i>Amazilia tzacatl</i>	19	3	2.2	5.2	65	34	5	12.6	4.5
<i>Amazilia tzacatl</i>	19.2	3.3	2.9	6.7	59	34	5.4	13.2	9
<i>Amazilia tzacatl</i>	18.25	3	2.45	5	63	33	5.55	11.05	7
<i>Amazilia tzacatl</i>	12.1	3	2.1	5.5	50.4	35	5.22	10.4	5
<i>Amazilia tzacatl</i>	20.4	3.4	2.6	5.6	67	32	3.5	10.7	6
<i>Catharus ustulatus</i>	10.3	4.6	4.1	12.5	133	65	30.4	36.3	34
<i>Catharus ustulatus</i>	10.1	5.05	4.35	10.25	111	64	28.1	32	27.2
<i>Coereba flaveola</i>	9.3	3.8	4.25	6	71	38	13.9	25.4	9
<i>Coereba flaveola</i>	11.3	4.5	4.5	7	70	33	11.7	22.5	10
<i>Dendrocincla anabatina</i>	16.45	6.65	6.2	14.45	128	78	22.4	33.35	34.7
<i>Dendrocincla anabatina</i>	16.55	6.45	6.7	14.75	140	80	23.95	32.65	38
<i>Dendrocincla anabatina</i>	12.3	6.5	7.13	11.5	130	78	22.9	29.9	41.5
<i>Eucometis penicillata</i>	11.6	6.95	7.1	10	124	66	19.6	31.9	33

Espece	largo pico (mm)	ancho pico (mm)	alto pico (mm)	Comisura (mm)	Largo Ala (cm)	ancho ala (cm)	largo/ancho ala (cm)	cola (cm)	tarso (mm)
<i>Eucometis penicillata</i>	10.4	6.2	6.3	13.4	120	61	20.4	29.7	31
<i>Florisuga mellivora</i>	15.55	3	2.4	5.5	73	35	3.7	11.9	7.5
<i>Formicarius analis</i>	23	8.3	7.4	11.5	139	46.5	37.5	43.8	74.5
<i>Formicarius analis</i>	14.2	6.7	6.2	13.25	137	51.5	35.6	43.7	61
<i>Geotrygon montana</i>	8.25	2.95	5.1	10	170	42	28.8	45.1	116
<i>Hylocharis eliciae</i>	14.85	3.95	1.95	5.15	51	25	6.7	10.5	2.5
<i>Hylocharis eliciae</i>	17.95	2.7	1.85	6.5	50	24.5	3.95	10.45	3.5
<i>Hylocichla mustelina</i>	11.05	5.15	5.45	14.05	132	59	30.05	37.95	48
<i>Manacus aurantiacus</i>	7.2	4.6	3.5	12.5	80	28	19.6	26.2	14
<i>Mionectes oleagineus</i>	8.6	4.3	3.4	12	91	47	16.4	15.4	11
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.05	4.95	3.5	10.15	71	45	14.2	23	11
<i>Mionectes oleagineus</i>	10	5.6	2.4	11	86		11.3	2.1	13
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.6	4.9	3.4	11	63		14.7	24.4	12
<i>Mionectes oleagineus</i>	8.85	3.85	3.9	10.95	88		1.55	22.55	11
<i>Mionectes oleagineus</i>	8.8	4.5	3.5	5	87		11.6	23.3	12
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.2	3.4	3	5.4	90.7		10.48	21.5	10
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.2	4.4	3.6	10.5	88		15.2	23	12
<i>Mionectes oleagineus</i>	7.5	4.45	3.35	11.2	91		15.6	23.65	12.1
<i>Mionectes oleagineus</i>	9	4.2	3.5	10.4	89		15.6	23.95	13
<i>Mionectes oleagineus</i>	10.25	3	3.4	9.6	62	46	17.1	22.8	10
<i>Mionectes oleagineus</i>	8.3	4.6	3.4	10.5	84	43	16.4	25.25	13.8
<i>Mionectes oleagineus</i>	10.5	4.9	3.2	12.6	72	45	11.1	22.4	14
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.1	4.4	3.6	9.2	81	44	15.6	24.2	13
<i>Mionectes oleagineus</i>	8.9	4.2	3.9	10.4	88	48	10.54	24.5	15
<i>Mionectes oleagineus</i>	12	5.2	3.3	10.5	83	45	13.2	21.7	15
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.3	4	3.3	9.7	89	48	15.2	24	15
<i>Mionectes oleagineus</i>	8.95	4.3	3.6	10.9	89	45	15.55	24.2	14.9
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.5	3	3	10	90	44	15.1	24.5	16
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.3	4.6	3.8	9	75	48	13	22.1	11.5
<i>Mionectes oleagineus</i>	13	5.2	4	9	77	47	13.2	20.3	11
<i>Mionectes oleagineus</i>	13.8	6	4.5	10.5	70	45	12.5	19.6	11
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.35	4.6	3.8	10.9	89	50	16.5	24.6	13
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.5	5	3.8	9.7	78	49	12.2	23.3	11.5
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.3	4.65	3.65	10	87	45	15	26	12
<i>Mionectes oleagineus</i>	10.9	5.4	3.6	10.2	90	45	13.5	20	12.5
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.6	4.6	4.2	10.3	88	49	12.9	23	12
<i>Mionectes oleagineus</i>	11.9	6.5	4	10.9	80	51	14.5	22.9	11
<i>Mionectes oleagineus</i>	12.5	5.3	4.4	11.7	89	59	12.7	24.2	12
<i>Mionectes oleagineus</i>	9.1	4.55	5.4	11.05	89	53	13.4	25	13
<i>Mionectes oleagineus</i>	10.8	5.3	4.2	9.4	89	50	13.2	23.4	11
<i>Mionectes oleagineus</i>	10.6	5.5	3.6	10.8	83	52	12.9	24.7	13
<i>Mionectes oleagineus</i>	10.9	4.1	4.3	10.7	85	44	15.7	29	12
<i>Myobius sulphuripygius</i>	7.5	4.9	3.7	13	80	52	18.1	23.4	9.5
<i>Myrmeciza exsul</i>	12.15	5.1	4.95	12.75	80	41	29	36.95	27
<i>Myrmeciza exsul</i>	22.3	4.6	5	10.6	82	41	26.45	37.05	31

Espece	largo pico (mm)	ancho pico (mm)	alto pico (mm)	Comisura (mm)	Largo Ala (cm)	ancho ala (cm)	largo/ancho ala (cm)	cola (cm)	tarso (mm)
<i>Myrmeciza exsul</i>	12.6	5	5	11	95	42	38	40	29
<i>Oporornis formosus</i>	8.8	4.15	3.95	9.2	96	46	22.4	31.6	16
<i>Oporornis philadelphia</i>	5.4	3	3.4	7.3	93	45	21.5	24.9	11
<i>Phaethornis longuemareus</i>	33.9	3.6	2.5	5.4	50	38	3.3	10.3	5
<i>Phaethornis longuemareus</i>	34.6	3.6	3.1	5.7	69	38	5.9	12.8	6
<i>Phaethornis longuemareus</i>	34.1	3.6	2.9	7.1	60	37	5.7	12.3	7
<i>Phaethornis longuemareus</i>	20.35	2.5	1.95	4.65	36	39	4.65	9.5	3
<i>Phaethornis longuemareus</i>	20.6	2.6	1.9	3	44	38	3	10.5	2.5
<i>Phaethornis superciliosus</i>	37	4.4	3.5	7	81	68	5.3	11.2	6
<i>Phaethornis superciliosus</i>	33	3.6	2.9	6.8	65	64	5.4	13	6
<i>Pipra coronata</i>	8.3	4.7	3.8	8.7	93	26	11.4	23.7	10
<i>Pipra mentalis</i>	7.5	5.6	4	10.4	78	27	17	25.1	17
<i>Pipra mentalis</i>	7.6	6.05	4.7	10.8	85	27	14.1	25.1	18
<i>Ramphocelus passerinii</i>	9	8.5	8	11.1	100	69	20.6	29.8	35
<i>Ramphocelus passerinii</i>	9.1	8.6	7.1	12.6	71	68	18.6	36.1	32
<i>Saltator maximus</i>	10.57	10.02	10.09	13.5	115	36	28.85	40.33	44
<i>Seiurus noveborasensis</i>	12.5	5	4.5	7.1	110	50	18.2	29.6	18
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	13.45	6.95	7.2	13.6	100	62	24.75	21.4	26.5
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	20.1	9.2	2.6	13	94	69	20.8	23.3	25
<i>Threnetes ruckeri</i>	26	4.1	2.9	5.05	62	34	2.8	9.25	6
<i>Threnetes ruckeri</i>	31.6	3.2	3.3	19.6	62	39	5.1	8.9	6
<i>Threnetes ruckeri</i>	26.5	36	3	7	62	40	5	10.95	7
<i>Threnetes ruckeri</i>	29.2	4.4	3.15	6.65	63	34	4.05	10.85	5.4
<i>Threnetes ruckeri</i>	25.3	4.2	3	6.9	60	34	3.2	12.6	5
<i>Threnetes ruckeri</i>	26	4.1	3.2	6.1	63	33	4.1	12.5	6
<i>Threnetes ruckeri</i>	30.3	3.1	3.5	6.3	60	35	4.1	10.4	6
<i>Threnetes ruckeri</i>	25	4.05	2.9	7.05	69	37.5	3.1	12.2	6
<i>Threnetes ruckeri</i>	26.9	2.9	2.6	5.4	68	36	3.35	13.15	5
<i>Threnetes ruckeri</i>	26.2	3.6	2.6	5.2	64	31	4.5	13.25	5.9
<i>Thryothorus semibadius</i>	16.9	6.45	5.3	12	83	55	22.4	34.5	21.5
<i>Thryothorus semibadius</i>	12.1	4.3	4.5	10.5	80	45	25	31.7	19
<i>Thryothorus semibadius</i>	18.1	4.6	4.4	7.9	82	48	20.9	31.5	21
<i>Troglodytes aedon</i>	12.5	4.1	3.35	6.55	75	36	21.2	28.25	13
<i>Turdus assimilis</i>	10.15	6	6	13.7	145		29.15	43.15	54.5
<i>Turdus assimilis</i>	12.3	6.6	7		156	92	27.8	48.3	67.5
<i>Turdus assimilis</i>	11.3	6.7	5		135	80	25.25	40.5	60
<i>Turdus grayi</i>	13.6	5.9	6.5	12.9	148	100	44.8	25.1	65
<i>Volatinia jacarina</i>	6.9	4.65	5.55	7.05	70	40	10.45	20.8	9.2
<i>Xenops minutus</i>	10.7	2.7	4.3	7.3	85	50	10.6	27.5	14

### Hilje, Branko

Apéndice 10. Datos del número de individuos por especie de anfibio y reptil por cuadrícula en el mantillo.

especie	cuadrícula	SITIO	Tamaño (mm)
E. fitzingeri	1	sin	28
E. fitzingeri	2	sin	12
E. fitzingeri	3	sin	19
E. stejnegerianus	4	sin	17
N. polylepis	5	sin	19
L. xanthostigma	5	sin	27
E. fitzingeri	5	sin	50
E. stejnegerianus	5	sin	17
E. fitzingeri	6	sin	53
A. festiva	6	sin	
E. stejnegerianus	6	sin	17
E. stejnegerianus	6	sin	15
E. stejnegerianus	6	sin	11
N. polylepis	7	sin	21
E. fitzingeri	7	sin	18
E. fitzingeri	8	sin	25
N. polylepis	9	sin	20
E. fitzingeri	9	sin	22
E. stejnegerianus	10	sin	
E. fitzingeri	10	sin	
E. stejnegerianus	10	sin	28
E. fitzingeri	11	sin	
A. festiva	12	sin	
N. polylepis	13	sin	43
E. crassidigitus	1	con	10
E. fitzingeri	1	con	16
E. fitzingeri	1	con	
L. xanthostigma	1	con	
E. fitzingeri	1	con	52
E. fitzingeri	1	con	22
E. fitzingeri	1	con	
E. fitzingeri	2	con	
E. fitzingeri	3	con	
E. fitzingeri	3	con	
E. fitzingeri	4	con	40
E. fitzingeri	4	con	
E. fitzingeri	4	con	
E. fitzingeri	4	con	
E. fitzingeri	4	con	
E. fitzingeri	4	con	
E. stejnegerianus	5	con	
A. festiva	5	con	
E. fitzingeri	5	con	32
E. stejnegerianus	5	con	16

especie	cuadrícula	SITIO	Tamaño (mm)
E. fitzingeri	5	con	29
E. fitzingeri	5	con	22
N. acuaticus	5	con	34
E. fitzingeri	5	con	
E. fitzingeri	6	con	
E. fitzingeri	6	con	12
E. fitzingeri	6	con	29
E. fitzingeri	6	con	
E. fitzingeri	7	con	27
E. stejnegerianus	7	con	17
E. fitzingeri	7	con	25
E. fitzingeri	7	con	
E. fitzingeri	8	con	31
E. fitzingeri	8	con	33
E. fitzingeri	8	con	13
E. fitzingeri	9	con	
E. fitzingeri	9	con	
E. fitzingeri	9	con	15
A. festiva	9	con	
E. fitzingeri	10	con	
E. fitzingeri	10	con	
E. fitzingeri	10	con	28
E. fitzingeri	10	con	34
E. fitzingeri	11	con	
E. fitzingeri	11	con	
E. fitzingeri	12	con	
E. fitzingeri	12	con	
E. fitzingeri	12	con	24
E. fitzingeri	13	con	
E. fitzingeri	15	con	
E. fitzingeri	15	con	
E. fitzingeri	16	con	
E. fitzingeri	16	con	17
A. festiva	17	con	
E. fitzingeri	17	con	17
E. fitzingeri	17	con	30
E. fitzingeri	19	con	
E. fitzingeri	20	con	
E. fitzingeri	20	con	30
E. fitzingeri	21	con	
E. fitzingeri	22	con	
E. fitzingeri	22	con	27
E. fitzingeri	23	con	

especie	cuadrícula	SITIO	Tamaño (mm)
E. fitzingeri	24	con	
E. fitzingeri	25	con	
E. fitzingeri	25	con	46
E. fitzingeri	25	con	21
E. crassidigitus	1	bosque	13
E. stejnegerianus	1	bosque	
E. crassidigitus	1	bosque	
E. stejnegerianus	2	bosque	17
E. stejnegerianus	2	bosque	17
E. stejnegerianus	2	bosque	
E. stejnegerianus	2	bosque	14
E. stejnegerianus	2	bosque	16
N. polylepis	2	bosque	52
E. stejnegerianus	3	bosque	
E. stejnegerianus	3	bosque	
E. stejnegerianus	3	bosque	
E. stejnegerianus	3	bosque	17
E. crassidigitus	3	bosque	22
E. stejnegerianus	3	bosque	17
E. crassidigitus	3	bosque	
E. stejnegerianus	3	bosque	19
E. stejnegerianus	3	bosque	14
E. stejnegerianus	3	bosque	20
E. stejnegerianus	3	bosque	
E. stejnegerianus	4	bosque	16
E. stejnegerianus	4	bosque	18
Sphenomorphus cherriei	5	bosque	65
N. polylepis	5	bosque	51
E. stejnegerianus	5	bosque	12
N. polylepis	5	bosque	20
E. stejnegerianus	5	bosque	17
E. stejnegerianus	5	bosque	17,5
E. crassidigitus	5	bosque	20
N. polylepis	6	bosque	
Sphenomorphus cherriei	6	bosque	
E. stejnegerianus	6	bosque	19
E. stejnegerianus	6	bosque	10
E. ridens	7	bosque	20
E. stejnegerianus	7	bosque	17
E. crassidigitus	7	bosque	13
E. stejnegerianus	8	bosque	9

especie	cuadrícula	SITIO	Tamaño (mm)
E. stejnegerianus	8	bosque	14,5
E. stejnegerianus	8	bosque	16,5
N. polylepis	8	bosque	21
E. stejnegerianus	8	bosque	
E. stejnegerianus	9	bosque	13
E. stejnegerianus	9	bosque	
E. stejnegerianus	9	bosque	
E. ridens	9	bosque	21
E. stejnegerianus	9	bosque	17
E. stejnegerianus	9	bosque	18
E. crassidigitus	10	bosque	17
N. polylepis	10	bosque	
E. stejnegerianus	10	bosque	28
E. stejnegerianus	10	bosque	17
E. stejnegerianus	10	bosque	18
E. stejnegerianus	10	bosque	18
E. stejnegerianus	10	bosque	15
E. stejnegerianus	10	bosque	16
E. stejnegerianus	10	bosque	10
E. stejnegerianus	10	bosque	20
E. stejnegerianus	11	bosque	20
E. stejnegerianus	11	bosque	14
	0	12	bosque 0
E. stejnegerianus		13	bosque
N. limifrons		13	bosque
E. stejnegerianus		13	bosque 16
	0	14	bosque 0
E. ridens		15	bosque 25
E. crassidigitus		15	bosque 19
E. ridens		15	bosque 25
N. limifrons		15	bosque 36
N. polylepis		15	bosque 42
E. crassidigitus		16	bosque 18
E. stejnegerianus		16	bosque 17
E. stejnegerianus		17	bosque 18
E. stejnegerianus		18	bosque
N. polylepis		19	bosque 27
E. stejnegerianus		19	bosque 15
E. stejnegerianus		19	bosque 18
E. ridens		19	bosque 25
E. stejnegerianus		20	bosque 16







sitio	Sitio		longitud mm																		total	
	lechería	numero		especie	ephem	trico	algas	dipte	nemat	acaros	semilla	detrit	coleop	hyme	lepido	materia	aranas	colem	peces	dermap		
r	rapido1	64	tepemechin	41.85	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	
r	rapido1	61	tepemechin	43.6	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido1	62	tepemechin	48.85	92.55	0	0	0	0	0.88	0	0	6.6	0	0	0	0	0	0	0	0	100.03
r	rapido2	46	guavina	26.1	25	0	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	54	olomina	15.8	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	58	olomina	15.9	0	0	96.15	3.85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	50	olomina	16.1	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	60	olomina	16.35	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	51	olomina	16.65	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	55	olomina	17.05	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	57	olomina	17.6	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	48	olomina	17.85	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	52	olomina	17.9	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	59	olomina	17.9	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	56	olomina	18.85	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	49	olomina	19.9	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	47	olomina	20.1	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	53	olomina	21.3	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	45	olomina	27.2	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	43	sardina	28.3	86.9	0	1.19	0	0	0	0	4.76	7.15	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	42	sardina	30.3	13.85	0	84.62	0	0	0	0	1.54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100.01
r	rapido2	40	sardina	42.35	2.78	0	97.22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	39	sardina	51.3	0	1.83	96.34	0	0	0	0	0	1.83	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	38	sardina	52.1	11.68	0	86.13	0	0	0	0	2.19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
r	rapido2	44	tepemechin	25.15	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
	poza3	19	sardina	42.35				0						0	0	0	0	0	0	0	0	0
	rapido2	41	tepemechin	42.05				0										0				0

Apéndice 11-2: Especie de pez según el día, río y sitio con su respectivo tamaño, además de la altura y el sustrato. Códigos en el sustrato son: PIEBA=Piedras y Barro, GUIBA=Guijarros y Barro, ZAPIE=Zacate y Piedras.

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
1	lechería	poza1	G. maculatus	36.25		
1	Lechería	poza1	G. maculatus	43.4		
1	Lechería	poza1	G. maculatus	45.3		
1	Lechería	poza1	G. maculatus	46.8		
1	Lechería	poza1	G. maculatus	54.15		
1	Lechería	poza1	P. elongata	20.65		
1	lechería	poza1	P. elongata	28.55		
1	lechería	poza1	P. elongata	34.9		
1	lechería	poza1	P. elongata	39.75		
1	lechería	poza1	P. elongata	50.45		
1	lechería	poza1	A. aeneus	40.1		
1	lechería	poza1	A. aeneus	47.7		
1	lechería	poza1	A. aeneus	50.1		
1	lechería	poza1	A. aeneus	51.85		
1	lechería	poza1	A. aeneus	70.25		
1	lechería	poza1	A. monticola	37.4		
1	lechería	poza1	E. picta	110.9		
1	lechería	poza2	A. monticola	25.9		
1	lechería	poza3	G. maculatus	39.15		
1	lechería	poza3	G. maculatus	41.6		
1	Lechería	poza3	G. maculatus	48.3		
1	Lechería	poza3	G. maculatus	50.1		
1	Lechería	poza3	P. elongata	30.75		
1	lechería	poza3	P. elongata	34.4		
1	lechería	poza3	P. elongata m	44.9		
1	lechería	poza3	P. elongata m	45.9		
1	lechería	poza3	A. aeneus	36.1		
1	lechería	poza3	A. aeneus	37.05		
1	lechería	poza3	A. aeneus	40.9		
1	lechería	poza3	A. aeneus	71.65		
1	lechería	poza3	A. aeneus	76.9		
1	lechería	poza3	A. aeneus	76.95		
1	lechería	poza3	A. aeneus	78.9		
1	lechería	poza3	A. aeneus	86.9		
1	lechería	poza3	A. monticola	46.3		
1	lechería	poza3	A. monticola	56.85		
1	lechería	poza3	A. aeneus	42.35		
1	lechería	poza4	G. maculatus	33.05		
1	lechería	poza4	G. maculatus	94.7		
1	Lechería	poza4	P. elongata	20.7		
1	lechería	poza4	P. elongata	20.75		
1	lechería	poza4	P. elongata	46.75		
1	lechería	poza4	P. elongata	60.7		
1	lechería	poza4	A. aeneus	25.9		
1	lechería	poza4	A. aeneus	38.25		
1	lechería	poza4	A. aeneus	39.1		
1	lechería	poza4	A. aeneus	39.5		
1	lechería	poza4	A. aeneus	42.1		
1	lechería	poza4	A. aeneus	44.7		
1	lechería	poza4	A. aeneus	46.7		
1	lechería	poza4	A. aeneus	66.7		
1	lechería	poza4	A. aeneus	78.4		
1	lechería	poza4	A. aeneus	82.6		
1	lechería	poza4	A. monticola	42.3		
1	lechería	poza4	A. monticola	44.85		
1	lechería	poza4	A. monticola	81.8		
1	lechería	rapido1	A. monticola	26.9		
1	lechería	rapido1	A. monticola	41.85		
1	lechería	rapido1	A. monticola	43.6		

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
1	lechería	rapido1	A. monticola	48.85		
1	lechería	rapido2	G. maculatus	26.1		
1	lechería	rapido2	P. elongata	15.8		
1	lechería	rapido2	P. elongata	15.9		
1	lechería	rapido2	P. elongata	16.1		
1	lechería	rapido2	P. elongata	16.35		
1	lechería	rapido2	P. elongata	16.65		
1	lechería	rapido2	P. elongata	17.05		
1	lechería	rapido2	P. elongata	17.6		
1	lechería	rapido2	P. elongata	17.85		
1	lechería	rapido2	P. elongata	17.9		
1	lechería	rapido2	P. elongata	17.9		
1	lechería	rapido2	P. elongata	18.85		
1	lechería	rapido2	P. elongata	19.9		
1	lechería	rapido2	P. elongata	20.1		
1	lechería	rapido2	P. elongata	21.3		
1	lechería	rapido2	P. elongata	27.2		
1	lechería	rapido2	A. aeneus	28.3		
1	lechería	rapido2	A. aeneus	30.3		
1	lechería	rapido2	A. aeneus	42.35		
1	lechería	rapido2	A. aeneus	51.3		
1	lechería	rapido2	A. aeneus	52.1		
1	lechería	rapido2	A. monticola	25.15		
1	lechería	rapido2	A. monticola	42.05		
2	lechería	P1	A. aeneus	34.9		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	35.5		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	36.7		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	38		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	38.5		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	39.55		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	40		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	41.1		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	41.5		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	42.45		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	47.2		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	51.2		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	66.6		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	68.8		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	71.6		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	71.6		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	72.45		GUIBA
2	lechería	P1	A. aeneus	73.45		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	16.45		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	20.3		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	20.75		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	21		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	22.2		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	22.2		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	24.5		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	25.3		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	25.4		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	30.9		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	34.5		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	36.6		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	46.2		GUIBA
2	lechería	P1	P. elongata	71.35		GUIBA
2	lechería	P2	P. elongata	24		Arcilla
2	lechería	P2	P. elongata	25.6		Arcilla
2	lechería	P2	P. elongata	25.9		Arcilla

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	28.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	28.3		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	31.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	39.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	40		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	41.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	98.7		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. monticola</i>	54.9		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. monticola</i>	60.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	39.6		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	43.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	43.5		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	44.3		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	44.6		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	44.7		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	45		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	45.3		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	45.5		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	47.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	53.3		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	55.3		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	57.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	61.3		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	62.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	66.9		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	67.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	69.6		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	69.9		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	70.5		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	71.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	71.3		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	72.8		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	74.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	75.9		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	76.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	79		Arcilla
2	lechería	P2	<i>A. aeneus</i>	81.4		Arcilla
2	lechería	P2	<i>Eleotris picta</i>	44.6		Arcilla
2	lechería	P2	<i>G. maculatus</i>	39.6		Arcilla
2	lechería	P2	<i>G. maculatus</i>	85.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>H. latifasciatus</i>	51.7		Arcilla
2	lechería	P2	<i>H. latifasciatus</i>	62.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	11.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	15		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	15.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	17.2		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	19.8		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	21.1		Arcilla
2	lechería	P2	<i>P. elongata</i>	23		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	24.15		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	37.4		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	43		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	43		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	43		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	45		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	50		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	64.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	68		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	68.3		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	68.4		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	68.8		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	72		Arcilla
2	lechería	P3	<i>A. aeneus</i>	89.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>G. maculatus</i>	60		Arcilla

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
2	lechería	P3	<i>H. latifasciatus</i>	22.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>H. latifasciatus</i>	23.2		Arcilla
2	lechería	P3	<i>H. latifasciatus</i>	28		Arcilla
2	lechería	P3	<i>H. latifasciatus</i>	28.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>H. latifasciatus</i>	29.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	10.8		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	11		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	11		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	11.2		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	11.4		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	11.5		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	11.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	11.7		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	12		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	12		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	12.3		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	12.4		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	12.5		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	12.5		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	12.8		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	13		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	14		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	14		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	14.3		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	14.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	14.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	14.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	14.7		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15.3		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15.5		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15.8		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15.8		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	15.9		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	16		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	16		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	16.2		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	16.2		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	16.3		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	16.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	16.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	17.3		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	18.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	19		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	19.4		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	19.6		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	19.8		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	20		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	20		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	20.4		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	20.5		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	20.75		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	21		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	21.5		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	21.5		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	21.9		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	22		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	22.2		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	22.8		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	24.2		Arcilla
2	lechería	P3	<i>P. elongata</i>	24.6		Arcilla









Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
2	lechería	R3	P. elongata	14.7		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	14.9		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	14.9		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.1		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.3		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.3		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.5		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.5		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.6		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.6		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	15.9		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	16.6		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	18.1		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	23.3		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	24.6		ZAPIE
2	Lecheria	R3	P. starksi	71.7		ZAPIE
2	lechería	R3	P. elongata	16.8		ZAPIE
2	lechería	R4	P. elongata	14.4		ZAPIE
2	lechería	R4	P. elongata	15.3		ZAPIE
2	lechería	R4	P. elongata	19.4		ZAPIE
2	lechería	R4	P. elongata	24.4		ZAPIE
2	Lecheria	R4	P. starksi	79.8		ZAPIE
2	lechería	R4	P. starksi	81.6		ZAPIE
2	Lecheria	R4	P. starksi	10		ZAPIE
2	lechería	R5	P. chagresi	65.5		Barro
2	lechería	R5	P. elongata	10.9		Barro
2	lechería	R5	P. elongata	14.4		Barro
2	lechería	R5	P. elongata	15.5		Barro
2	lechería	R5	P. starksi	85.5		Barro
3	Gamba	poza10	A. sajica	42.7	250	
3	Gamba	poza10	P. gillii	30.9	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	52.8	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	22	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	39.2	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	14.1	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	21	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	16	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	14.2	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	17.1	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	16.5	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	14.9	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	49.4	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	20.6	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	14	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	22.7	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	14.6	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	21.3	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	20	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	48.8	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	48.75	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	13.9	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	23.6	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	15.4	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	26.35	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	25.7	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	46.55	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	19.6	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	17	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	29.2	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	20.5	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	25.5	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	15.3	250	

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
3	Gamba	poza10	P. elongata	37.1	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	19.1	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	29.5	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	37.35	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	19.1	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	25	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	11.3	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	15.1	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	17.1	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	16.9	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	17.1	250	
3	Gamba	poza10	P. gillii	16.7	250	
3	Gamba	poza10	P. paucimaculata	14.3	250	
3	Gamba	poza10	A. aeneus	19	250	
3	Gamba	poza10	A. sajica	27.6	250	
3	Gamba	poza10	P. elongata	17.1	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	44.7	250	
3	Gamba	poza11	B. rhabdophora	18.1	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	12	250	
3	Gamba	poza11	B. rhabdophora	18	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	15	250	
3	Gamba	poza11	A. sajica	43.2	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	15.15	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	16.7	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	22.1	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	17.25	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	10.2	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	17.3	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	19.25	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	17.7	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	14.7	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	21.3	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	21.25	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	28.1	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	17.7	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	21.3	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	17.1	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	14	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	19.5	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	16.25	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	14	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	17	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	20.8	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	14.4	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	14.6	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	26.4	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	14.2	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	15	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	18.3	250	
3	Gamba	poza11	P. paucimaculata	24.7	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	18.5	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	15	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	18.5	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	18.2	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	14.9	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	20.25	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	12.6	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	12	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	18.6	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	16.6	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	19.5	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	17.6	250	
3	Gamba	poza11	P. elongata	17.8	250	
3	Gamba	poza11	A. aeneus	14.3	250	

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
3	Gamba	pozall	A. aeneus	43.25	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	16.1	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	30.8	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	10.3	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	29.3	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	12.6	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	12.25	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	32.5	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	23.35	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	17.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	23.35	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	18.2	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	14.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	13	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	35.6	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	19.1	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	43.05	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	20	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	29.8	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	17.5	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	15.6	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	15	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	16	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	15.5	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	19	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	14	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	16.7	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	13.6	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	17.25	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	17.3	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	16.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	18.25	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	16.1	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	20.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	17.75	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	12.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	14.7	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	24.7	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	9	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	11.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	11.8	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	15	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	12	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	17.6	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	19.1	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	16	250	
3	Gamba	pozall	A. sajica	13	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	14.5	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	24.95	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	22.1	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	21.27	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	20	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	11.2	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	15	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	39.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	12.3	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	11.85	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	14.7	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	15	250	

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
3	Gamba	pozall	A. aeneus	13.6	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	16.3	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	13	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	11.7	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	18.1	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	16.2	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19.15	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	11.7	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	21.6	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	17.75	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	11.1	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	11.5	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	10.9	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	14.7	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	13	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	10.1	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	33.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	13.55	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	17.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	15.4	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	15.25	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	13.8	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	16.6	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	16.9	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	16.35	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	21	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	57.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	19.3	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	17.35	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	15.7	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	13.6	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	13.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	17.4	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	9.2	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	12.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	27	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	15	250	
3	Gamba	pozall	A. aeneus	14.5	250	
3	Gamba	pozall	P. paucimaculata	15.5	250	
3	Gamba	pozall	P. elongata	13.2	250	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	88.1	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	56	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	55.6	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	56.3	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	83	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	68	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	78	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	65.05	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	80.5	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	79	400	
3	Gamba	poza6	A. sajica	42.8	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	64.4	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	87	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	58.1	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	84	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	76	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	69.8	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	100	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	56.6	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	58.75	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	48	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	66.35	400	

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
3	Gamba	poza6	A. aeneus	74	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	45.25	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	77	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	32.2	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	69	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	76	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	55.25	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	24	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	61.8	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	97	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	78.6	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	46.4	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	62	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	55	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	52.1	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	48.6	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	70.55	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	75	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	93	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	54.75	400	
3	Gamba	poza6	A. sajica	57	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	15.9	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	62.1	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	57.9	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	64	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	57.5	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	39	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	54	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	85	400	
3	Gamba	poza6	H. latifasciatus	48.7	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	16.3	400	
3	Gamba	poza6	A. sajica	56	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	17.1	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	25	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	11.7	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	13.75	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	12.3	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	26	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	83.2	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	27	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	13.5	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	16	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	18	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	20.6	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	22.55	400	
3	Gamba	poza6	A. aeneus	49.4	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	32	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	15.3	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	18.5	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	26	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	20.3	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	21	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	14.7	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	16	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	17.4	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	21	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	12.5	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	10	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	12	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	17.7	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	15.8	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	15	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	13.2	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	13.75	400	

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
3	Gamba	poza6	P. elongata	14.2	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	23	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	16	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	11.6	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	16	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	8.7	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	11	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	20	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	13.5	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	12.6	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	14	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	17.4	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	13.65	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	26	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	8	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	14.25	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	14	400	
3	Gamba	poza6	B. rhabdophora	14.25	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	22	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	11.9	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	21	400	
3	Gamba	poza6	P. elongata	14.85	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	10.7	400	
3	Gamba	poza6	P. paucimaculata	12	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	17.4	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	71.4	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	13.2	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	77.6	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	15.7	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	72	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	14.25	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	51.3	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	13.75	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	15	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	48.8	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	51.4	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	20	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	18.75	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	81.7	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	22.25	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	14	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	58.4	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	11	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	16	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	19	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	45.2	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	10.9	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	15	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	51.1	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	43.7	400	
3	Gamba	poza7	P. chagresi	43.1	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	22	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	12	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	10.75	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	42.6	400	
3	Gamba	poza7	A. aeneus	50.8	400	
3	Gamba	poza7	P. elongata	14.25	400	
3	Gamba	poza7	B. rhabdophora	17	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	13	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	9.4	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	13	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	11.15	400	
3	Gamba	poza7	P. paucimaculata	19	400	
3	Gamba	poza8	P. paucimaculata	13.5	400	

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	32.2	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	25.5	400	
3	Gamba	poza8	A. aeneus	37.3	400	
3	Gamba	poza8	P. elongata	15.5	400	
3	Gamba	poza8	P. elongata	31.35	400	
3	Gamba	poza8	A. aeneus	52.7	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	35.1	400	
3	Gamba	poza8	P. elongata	19.75	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	32.35	400	
3	Gamba	poza8	A. aeneus	36.5	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	19.25	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	10	400	
3	Gamba	poza8	A. aeneus	50.1	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	14.55	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	14.55	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	30.2	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	12.3	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	10.1	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	14	400	
3	Gamba	poza8	P. paucimaculata	15	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	14.1	400	
3	Gamba	poza8	P. paucimaculata	19	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	15.4	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	16	400	
3	Gamba	poza8	B. rhabdophora	10.7	400	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	19.1	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	42.2	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	7.5	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	19.8	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	17.6	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	21.5	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	23	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	43.7	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	29	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	18	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	32	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	16.4	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	19	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	16.6	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	21.3	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	25	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	15.45	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	16.6	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	21.25	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	12	250	

Día	Río	Sitio	Especie	Tamaño	Altitud	Sustrato
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14.5	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	17.25	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	12	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	11	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	11.1	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	12	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	17.2	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	18.55	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	11	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	44.3	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	21	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14.6	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	15	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	18.1	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	16	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14.55	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	13.6	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	20	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14.35	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14.6	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	18	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14.1	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	11.75	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	21	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	16	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	14.1	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	16.35	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	10.1	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	13.1	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	11.1	250	
3	Gamba	poza9	P. elongata	51.3	250	
3	Gamba	poza9	P. elongata	22.25	250	
3	Gamba	poza9	P. elongata	9.8	250	
3	Gamba	poza9	P. elongata	11.3	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	31.6	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	23	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	15.4	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	22.7	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	15	250	
3	Gamba	poza9	A. aeneus	37.85	250	
3	Gamba	poza9	A. sajica	25	250	
3	Gamba	poza9	A. sajica	21.8	250	
3	Gamba	poza9	P. elongata	20.9	250	

### Jorge Picado

Apéndice 10. Datos crudos de las pianguas colectadas según especie (sp: 1= A. tuberculosa, 2= A. similis), área de muestreo (D=Llano Bonito, P= purruja), sitio de colecta (abj= manglar abajo, arr= manglar arriba), longitud (long), peso fresco (pf), peso total (pt), índice de condición (IDC), sexo (h=hembra, m=macho) y categoría de talla (cat). Golfito 2001.

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
1	1	D	abj	4.10	3.69	25.15	14.69	h	0-29
2	1	D	abj	21.85	1.14	6.90	16.47	h	0-29
3	1	D	abj	22.00	1.30	4.30	264.28	m	0-29
4	1	D	abj	23.75	1.60	4.10	277.17	h	0-29
5	1	D	abj	29.30	0.85	5.55	15.36	h	0-29
6	1	D	abj	26.45	0.57	4.60	12.35	h	0-29
7	1	D	abj	26.00	1.40	3.70	40.54	m	0-29
8	1	D	abj	29.25	1.70	7.00	31.43	m	0-29
9	1	D	abj	29.00	1.10	6.90	20.29	m	0-29
10	1	D	abj	28.00	2.00	5.50	464.89	h	0-29
11	1	D	abj	28.00	0.80	4.35	261.24	m	0-29
12	1	D	abj	27.75	1.60	12.80	144.27	m	0-29
13	2	D	abj	30.00	2.84	11.00	25.83	h	30-34
14	2	D	abj	32.18	2.27	9.70	23.43	h	30-34
15	2	D	abj	32.60	1.42	7.80	18.21	h	30-34
16	2	D	abj	31.85	1.99	11.00	18.08	m	30-34
17	1	D	abj	31.50	0.85	10.10	8.44	h	30-34
18	1	D	abj	30.25	1.14	8.50	13.37	h	30-34
19	1	D	abj	32.35	1.70	9.65	17.66	h	30-34
20	1	D	abj	34.40	3.21	10.35	31.01	h	30-34
21	1	D	abj	34.25	3.00	13.55	22.14	h	30-34
22	1	D	abj	33.70	4.60	9.90	46.46	m	30-34
23	1	D	abj	31.20	2.80	9.02	31.04	m	30-34
24	1	D	abj	31.85	3.00	11.32	26.50	m	30-34
25	1	D	abj	34.25	2.56	9.50	26.91	h	30-34
26	1	D	abj	33.65	3.80	25.40	5.12	m	30-34
27	1	D	abj	31.60	1.40	8.70	42.53	h	30-34
28	1	D	abj	34.50	11.36	11.50	18.26	m	30-34
29	1	D	abj	30.00	12.78	7.00	21.43	h	30-34
30	1	D	abj	31.00	11.36	6.70	19.40	m	30-34
31	1	D	abj	31.46	18.47	8.00	31.25	m	30-34
32	1	D	abj	31.25	11.36	8.00	37.50	m	30-34
33	1	D	abj	34.50	14.21	10.40	25.00	h	30-34
34	1	D	abj	30.30	8.52	6.30	20.63	m	30-34
35	1	D	abj	32.00	11.36	9.20	25.00	m	30-34
36	1	D	abj	32.00	11.36	5.18	40.54	m	30-34
37	1	D	abj	34.30	1.00	10.50	16.19	m	30-34
38	1	D	abj	34.00	0.90	9.30	32.26	h	30-34
39	1	D	abj	33.00	1.60	9.50	25.26	m	30-34
40	1	D	abj	34.00	1.30	10.00	15.00	h	30-34
41	1	D	abj	33.75	1.80	10.00	198.87	m	30-34
42	1	D	abj	33.00	2.20	11.55	221.38	m	30-34

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
43	1	D	abj	32.00	1.60	11.40	199.37	h	30-34
44	1	D	abj	33.50	1.40	12.70	178.96	m	30-34
45	1	D	abj	32.00	1.50	8.60	264.28	m	30-34
46	1	D	abj	30.00	1.60	6.22	228.38	m	30-34
47	1	D	abj	31.00	0.90	8.20	173.23	m	30-34
48	1	D	abj	32.25	1.00	9.00	220.97	h	30-34
49	1	D	abj	31.50	2.40	9.90	129.14	m	30-34
50	1	D	abj	32.50	2.00	7.50	151.52	m	30-34
51	1	D	abj	31.25	0.60	6.00	236.75	m	30-34
52	2	D	abj	38.75	2.56	16.50	15.50	m	35-39
53	2	D	abj	37.60	2.27	13.50	16.84	h	35-39
54	2	D	abj	39.60	3.13	14.00	22.32	m	35-39
55	2	D	abj	39.60	6.39	25.90	24.68	h	35-39
56	2	D	abj	39.35	5.11	29.50	17.33	h	35-39
57	2	D	abj	38.80	3.55	20.00	17.76	h	35-39
58	2	D	abj	37.00	3.13	16.00	19.53	m	35-39
59	2	D	abj	38.60	2.13	11.20	19.02	h	35-39
60	2	D	abj	39.00	3.13	15.95	19.59	h	35-39
61	2	D	abj	39.65	2.27	12.20	18.63	m	35-39
62	2	D	abj	39.85	2.84	15.00	18.94	h	35-39
63	2	D	abj	39.00	3.98	28.30	14.05	m	35-39
64	2	D	abj	39.10	3.13	15.80	19.78	h	35-39
65	2	D	abj	39.65	3.69	18.90	19.54	m	35-39
66	2	D	abj	38.40	1.70	8.95	19.05	h	35-39
67	2	D	abj	36.00	1.99	11.90	16.71	h	35-39
68	2	D	abj	37.00	1.42	10.18	13.95	h	35-39
69	2	D	abj	39.10	1.99	10.40	19.12	m	35-39
70	2	D	abj	39.80	3.13	17.95	17.41	m	35-39
71	2	D	abj	39.00	1.70	13.35	12.77	m	35-39
72	1	D	abj	36.00	1.14	7.10	16.01	m	35-39
73	1	D	abj	38.25	1.99	13.60	14.62	m	35-39
74	1	D	abj	36.50	2.50	13.15	19.01	m	35-39
75	2	D	abj	38.75	0.90	14.20	6.34	m	35-39
76	1	D	abj	35.00	1.70	21.90	7.76	h	35-39
77	1	D	abj	38.50	2.95	16.55	17.82	m	35-39
78	1	D	abj	34.40	3.21	10.35	31.01	h	35-39
79	1	D	abj	39.45	2.30	19.00	12.11	m	35-39
80	1	D	abj	37.75	2.00	14.49	13.80	h	35-39
81	1	D	abj	39.27	3.51	15.60	22.50	h	35-39
82	1	D	abj	39.50	3.50	20.00	17.50	h	35-39
83	1	D	abj	37.50	2.70	15.45	17.48	m	35-39
84	1	D	abj	37.00	2.40	11.47	20.92	m	35-39

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
85	1	D	abj	39.25	2.50	18.08	13.83	h	35-39
86	1	D	abj	36.55	2.40	13.75	17.45	m	35-39
87	1	D	abj	38.70	2.84	14.52	19.57	h	35-39
88	1	D	abj	39.25	2.84	15.85	17.92	m	35-39
89	1	D	abj	37.00	3.41	15.31	22.27	h	35-39
90	1	D	abj	39.30	1.99	17.05	11.66	h	35-39
91	1	D	abj	39.00	1.70	20.00	8.52	h	35-39
92	1	D	abj	39.00	2.84	23.50	12.09	m	35-39
93	1	D	abj	38.00	1.00	16.75	5.97	h	35-39
94	1	D	abj	39.20	1.30	18.00	7.22	h	35-39
95	1	D	abj	37.00	1.50	13.20	11.36	m	35-39
96	1	D	abj	37.00	3.00	11.70	25.64	m	35-39
97	1	D	abj	36.75	3.30	10.00	33.00	m	35-39
98	1	D	abj	39.00	2.60	16.51	15.75	h	35-39
99	1	D	abj	38.00	1.90	18.70	10.16	h	35-39
100	1	D	abj	39.30	1.00	17.90	5.59	h	35-39
101	1	D	abj	37.15	1.70	12.40	13.71	m	35-39
102	1	D	abj	35.00	2.00	11.13	17.97	m	35-39
103	1	D	abj	37.40	1.50	11.25	13.33	h	35-39
104	1	D	abj	36.00	4.00	11.60	34.48	h	35-39
105	1	D	abj	38.25	2.70	12.30	21.95	h	35-39
106	1	D	abj	37.40	4.29	13.30	32.26	m	35-39
107	1	D	abj	35.45	2.45	16.20	15.12	m	35-39
108	1	D	abj	38.00	1.90	13.80	13.77	h	35-39
109	1	D	abj	37.00	1.80	13.10	13.74	m	35-39
110	1	D	abj	38.80	2.30	13.38	17.19	m	35-39
111	1	D	abj	37.00	1.30	11.30	11.50	m	35-39
112	1	D	abj	36.45	2.30	17.35	13.26	m	35-39
113	1	D	abj	37.25	1.40	18.49	7.57	h	35-39
114	1	D	abj	34.25	3.00	13.55	22.14	h	35-39
115	1	D	abj	39.23	4.10	16.80	24.40	h	35-39
116	1	D	abj	39.00	6.20	12.30	50.41	m	35-39
117	1	D	abj	39.50	1.60	31.00	5.16	h	35-39
118	1	D	abj	38.00	1.60	12.60	12.70	m	35-39
119	1	D	abj	38.50	2.20	14.00	15.71	h	35-39
120	1	D	abj	34.25	2.56	9.50	26.91	h	35-39
121	1	D	abj	38.50	3.69	13.60	27.16	h	35-39
122	1	D	abj	38.40	1.99	11.00	18.08	h	35-39
123	1	D	abj	36.75	2.56	12.20	20.96	m	35-39
124	1	D	abj	38.25	3.41	16.00	21.31	h	35-39
125	1	D	abj	37.75	1.70	25.80	9.69	m	35-39
126	1	D	abj	35.25	3.69	16.00	20.63	h	35-39
127	2	D	abj	35.75	3.98	17.50	9.14	m	35-39
128	1	D	abj	39.25	3.69	21.00	10.48	h	35-39
129	1	D	abj	39.75	3.70	21.00	17.59	h	35-39
130	1	D	abj	38.25	1.50	15.00	28.41	m	35-39
131	1	D	abj	38.25	2.50	13.52	23.11	h	35-39
132	1	D	abj	39.75	3.00	18.00	18.94	m	35-39
133	1	D	abj	36.75	2.30	12.65	11.07	m	35-39
134	1	D	abj	38.25	2.10	13.40	21.64	h	35-39
135	1	D	abj	38.25	1.70	15.50	20.65	h	35-39
136	1	D	abj	36.50	3.00	13.00	29.23	h	35-39

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
137	1	D	abj	35.75	2.40	12.50	29.60	m	35-39
138	1	D	abj	39.00	2.20	17.60	14.20	h	35-39
139	1	D	abj	36.50	1.60	11.50	33.91	h	35-39
140	1	D	abj	35.00	1.50	11.00	30.00	m	35-39
141	1	D	abj	35.00	19.89	11.00	37.27	m	35-39
142	1	D	abj	36.90	26.99	16.00	12.50	h	35-39
143	1	D	abj	37.75	25.57	13.78	25.40	h	35-39
144	1	D	abj	36.50	22.73	16.00	14.38	h	35-39
145	1	D	abj	39.90	22.73	16.95	23.01	m	35-39
146	1	D	abj	37.00	18.47	13.00	18.46	m	35-39
147	1	D	abj	37.00	22.73	15.00	16.67	m	35-39
148	1	D	abj	36.00	17.05	11.50	15.65	h	35-39
149	1	D	abj	36.10	22.73	12.29	24.41	m	35-39
150	1	D	abj	36.25	14.21	12.50	10.40	m	35-39
151	1	D	abj	38.25	14.21	15.00	18.67	m	35-39
152	1	D	abj	39.00	19.89	19.00	11.05	h	35-39
153	1	D	abj	37.00	25.57	13.50	17.78	m	35-39
154	1	D	abj	34.50	11.36	11.50	18.26	m	35-39
155	1	D	abj	39.00	8.52	14.50	12.41	h	35-39
156	1	D	abj	34.50	14.21	10.40	25.00	h	35-39
157	1	D	abj	34.30	1.00	10.50	16.19	m	35-39
158	1	D	abj	34.00	0.90	9.30	32.26	h	35-39
159	1	D	abj	35.50	2.00	10.50	15.24	h	35-39
160	1	D	abj	34.00	1.30	10.00	15.00	h	35-39
161	1	D	abj	35.25	1.80	10.00	269.90	m	35-39
162	1	D	abj	35.25	1.90	13.20	172.18	h	35-39
163	1	D	abj	37.70	1.00	9.00	205.18	m	35-39
164	1	D	abj	35.60	1.00	8.90	191.53	m	35-39
165	1	D	abj	35.25	0.70	10.00	85.23	m	35-39
166	2	D	abj	40.50	3.98	9.00	44.19	h	40-64
167	2	D	abj	43.25	2.84	9.00	31.57	m	40-64
168	2	D	abj	42.00	2.27	6.00	37.88	m	40-64
169	2	D	abj	42.50	3.41	11.90	28.65	h	40-64
170	2	D	abj	42.50	3.98	19.50	20.40	h	40-64
171	2	D	abj	41.60	2.84	15.50	18.33	h	40-64
172	2	D	abj	43.00	3.69	21.00	17.59	h	40-64
173	2	D	abj	41.20	2.84	19.60	14.49	h	40-64
174	2	D	abj	40.60	1.99	13.00	15.30	h	40-64
175	2	D	abj	41.00	2.84	15.60	18.21	h	40-64
176	2	D	abj	40.00	2.56	10.40	24.59	m	40-64
177	2	D	abj	42.25	5.11	24.40	20.96	m	40-64
178	2	D	abj	40.00	1.56	10.00	15.63	m	40-64
179	2	D	abj	43.60	3.13	24.20	12.91	m	40-64
180	2	D	abj	41.25	3.41	20.00	17.05	h	40-64
181	2	D	abj	43.25	4.97	18.18	27.35	h	40-64
182	2	D	abj	42.75	2.84	16.40	17.32	h	40-64
183	2	D	abj	42.30	1.70	10.60	16.08	h	40-64
184	2	D	abj	40.00	3.98	18.00	22.10	m	40-64
185	2	D	abj	42.55	3.41	18.00	18.94	m	40-64
186	2	D	abj	42.10	3.13	19.80	15.78	h	40-64
187	2	D	abj	40.00	2.56	14.10	18.13	m	40-64
188	2	D	abj	40.75	3.41	17.00	20.05	m	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
189	2	D	abj	42.80	4.55	16.20	28.06	m	40-64
190	2	D	abj	42.75	1.99	11.05	18.00	h	40-64
191	2	D	abj	40.00	1.99	11.05	18.00	h	40-64
192	2	D	abj	41.15	2.84	14.40	19.73	m	40-64
193	2	D	abj	40.00	2.41	12.40	19.47	h	40-64
194	2	D	abj	41.65	2.27	15.50	14.66	m	40-64
195	2	D	abj	42.50	2.84	12.20	23.29	m	40-64
196	2	D	abj	41.80	1.42	8.80	16.14	m	40-64
197	2	D	abj	41.15	5.40	24.50	22.03	h	40-64
198	2	D	abj	42.43	3.27	24.90	13.12	h	40-64
199	2	D	abj	42.00	4.12	21.50	19.16	h	40-64
200	2	D	abj	41.55	3.41	18.15	18.78	h	40-64
201	2	D	abj	42.30	3.13	18.30	17.08	h	40-64
202	2	D	abj	43.80	3.41	19.50	17.48	h	40-64
203	2	D	abj	43.15	3.13	19.90	15.70	h	40-64
204	2	D	abj	41.60	3.27	18.18	17.97	m	40-64
205	2	D	abj	42.00	3.55	22.95	15.47	h	40-64
206	2	D	abj	41.50	2.13	12.20	17.47	h	40-64
207	2	D	abj	41.85	2.56	16.18	15.80	h	40-64
208	2	D	abj	41.55	1.99	11.90	16.71	h	40-64
209	2	D	abj	41.25	2.84	15.95	17.81	h	40-64
210	2	D	abj	40.30	3.13	17.00	18.38	m	40-64
211	2	D	abj	42.40	2.56	16.30	15.69	h	40-64
212	2	D	abj	43.60	3.13	13.70	22.81	m	40-64
213	2	D	abj	43.00	2.56	15.25	16.77	m	40-64
214	2	D	abj	41.00	3.13	12.90	24.23	h	40-64
215	2	D	abj	43.00	2.84	17.70	16.05	m	40-64
216	2	D	abj	40.00	2.27	17.40	13.06	h	40-64
217	1	D	abj	43.25	1.14	8.80	12.91	m	40-64
218	1	D	abj	42.85	1.14	8.00	14.21	m	40-64
219	1	D	abj	44.90	6.53	24.50	26.67	m	40-64
220	1	D	abj	44.40	2.84	22.70	12.52	h	40-64
221	1	D	abj	42.30	4.26	38.45	11.08	h	40-64
222	1	D	abj	42.40	3.98	34.50	11.53	h	40-64
223	1	D	abj	42.00	4.26	32.80	12.99	h	40-64
224	1	D	abj	42.30	4.40	39.00	11.29	h	40-64
225	1	D	abj	44.50	4.26	37.35	11.41	h	40-64
226	1	D	abj	41.30	4.26	31.18	13.67	h	40-64
227	1	D	abj	42.60	3.98	36.30	10.96	m	40-64
228	1	D	abj	41.00	3.41	30.80	11.07	m	40-64
229	1	D	abj	43.20	4.83	31.15	15.50	h	40-64
230	1	D	abj	43.75	2.56	24.00	10.65	m	40-64
231	1	D	abj	44.50	3.69	24.20	15.26	m	40-64
232	1	D	abj	43.00	3.41	25.20	13.53	m	40-64
233	1	D	abj	42.75	3.98	20.00	19.89	h	40-64
234	1	D	abj	43.50	3.55	27.90	12.73	m	40-64
235	1	D	abj	43.75	2.84	29.10	9.76	h	40-64
236	1	D	abj	42.00	3.69	19.90	18.56	m	40-64
237	1	D	abj	41.45	5.11	21.00	24.35	m	40-64
238	1	D	abj	41.65	3.41	16.70	20.41	m	40-64
239	1	D	abj	43.50	3.41	25.30	13.48	h	40-64
240	1	D	abj	42.50	3.41	22.20	15.36	m	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
241	1	D	abj	42.25	2.84	22.90	12.41	m	40-64
242	1	D	abj	42.90	3.55	22.00	16.14	m	40-64
243	1	D	abj	42.15	1.60	21.00	7.62	h	40-64
244	1	D	abj	41.50	3.59	22.00	16.32	h	40-64
245	1	D	abj	41.75	3.40	21.00	16.19	h	40-64
246	1	D	abj	44.75	3.00	22.95	13.07	m	40-64
247	1	D	abj	40.75	2.80	18.75	14.93	h	40-64
248	1	D	abj	42.00	1.70	18.50	9.19	h	40-64
249	1	D	abj	41.00	1.55	16.10	9.63	m	40-64
250	1	D	abj	44.40	1.40	26.10	5.36	h	40-64
251	1	D	abj	44.90	8.52	23.10	36.90	h	40-64
252	1	D	abj	44.75	3.84	28.00	13.70	h	40-64
253	1	D	abj	43.50	3.41	28.50	11.96	m	40-64
254	1	D	abj	41.80	5.68	28.00	20.29	m	40-64
255	1	D	abj	44.10	4.26	23.30	18.29	m	40-64
256	1	D	abj	42.50	4.26	21.18	20.12	h	40-64
257	1	D	abj	43.75	3.41	32.55	10.47	h	40-64
258	1	D	abj	44.55	3.41	25.50	13.37	m	40-64
259	1	D	abj	42.50	2.84	30.00	9.47	h	40-64
260	1	D	abj	44.50	3.41	24.18	14.10	h	40-64
261	1	D	abj	43.50	4.55	25.90	17.55	h	40-64
262	1	D	abj	44.25	3.69	26.85	13.76	h	40-64
263	1	D	abj	43.25	4.26	23.50	18.13	m	40-64
264	1	D	abj	43.00	2.84	24.80	11.46	h	40-64
265	1	D	abj	44.50	3.69	23.80	15.52	h	40-64
266	1	D	abj	41.10	2.84	29.20	9.73	h	40-64
267	1	D	abj	40.40	2.00	17.05	11.73	h	40-64
268	1	D	abj	41.25	3.81	20.00	19.05	m	40-64
269	1	D	abj	43.00	3.80	20.70	18.36	h	40-64
270	1	D	abj	40.75	3.10	24.90	12.45	m	40-64
271	1	D	abj	43.20	3.20	24.80	12.90	h	40-64
272	1	D	abj	42.50	2.35	23.70	9.92	h	40-64
273	1	D	abj	42.25	3.50	23.20	15.09	m	40-64
274	1	D	abj	43.40	2.70	20.00	13.50	m	40-64
275	1	D	abj	43.00	2.20	20.00	11.00	m	40-64
276	1	D	abj	41.85	4.00	17.60	22.73	m	40-64
277	1	D	abj	42.20	2.10	22.35	9.40	h	40-64
278	1	D	abj	44.50	2.30	25.00	9.20	m	40-64
279	1	D	abj	41.70	2.96	20.95	14.13	h	40-64
280	1	D	abj	40.50	2.15	18.65	11.53	m	40-64
281	1	D	abj	41.45	1.50	17.09	8.78	h	40-64
282	1	D	abj	40.70	2.30	18.10	12.71	h	40-64
283	1	D	abj	41.00	5.40	17.20	31.38	m	40-64
284	1	D	abj	40.00	3.41	17.85	19.10	m	40-64
285	1	D	abj	43.00	5.11	20.00	25.57	m	40-64
286	1	D	abj	43.40	3.41	23.30	14.63	h	40-64
287	1	D	abj	44.00	3.69	43.75	8.44	m	40-64
288	1	D	abj	41.35	3.98	19.00	20.93	h	40-64
289	1	D	abj	44.65	2.30	21.50	10.70	h	40-64
290	1	D	abj	43.15	4.00	17.70	22.60	h	40-64
291	1	D	abj	42.00	3.70	20.00	18.50	h	40-64
292	1	D	abj	44.70	1.60	22.90	6.99	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
293	1	D	abj	43.50	3.00	27.60	10.87	m	40-64
294	1	D	abj	40.20	2.60	20.50	12.68	h	40-64
295	1	D	abj	43.00	1.90	20.00	9.50	m	40-64
296	1	D	abj	42.00	3.20	21.80	14.68	m	40-64
297	1	D	abj	42.00	2.40	17.20	13.95	m	40-64
298	1	D	abj	43.25	3.20	20.20	15.84	m	40-64
299	1	D	abj	40.75	2.60	18.70	13.90	h	40-64
300	1	D	abj	41.50	2.30	18.30	12.57	h	40-64
301	1	D	abj	42.25	3.10	20.00	15.50	h	40-64
302	1	D	abj	40.73	2.70	18.20	14.84	m	40-64
303	1	D	abj	42.55	2.90	20.00	14.50	m	40-64
304	1	D	abj	42.35	1.50	20.00	7.50	h	40-64
305	1	D	abj	40.40	1.40	18.70	7.49	m	40-64
306	1	D	abj	41.90	2.60	18.30	14.21	m	40-64
307	1	D	abj	42.70	4.05	19.59	20.67	h	40-64
308	1	D	abj	43.00	2.70	20.78	12.99	h	40-64
309	1	D	abj	43.30	2.00	25.80	7.75	m	40-64
310	1	D	abj	44.30	2.10	26.10	8.05	m	40-64
311	1	D	abj	41.00	2.30	14.62	15.73	h	40-64
312	1	D	abj	41.25	1.65	19.85	8.31	h	40-64
313	1	D	abj	41.50	3.30	19.75	16.71	m	40-64
314	1	D	abj	41.00	1.70	19.70	8.63	m	40-64
315	1	D	abj	42.65	2.80	14.75	18.98	m	40-64
316	1	D	abj	41.75	2.70	14.50	18.62	h	40-64
317	1	D	abj	41.50	0.50	2.00	25.00	h	40-64
318	1	D	abj	41.75	1.40	18.65	7.51	m	40-64
319	1	D	abj	42.20	2.50	18.00	13.89	m	40-64
320	1	D	abj	42.70	1.30	19.50	6.67	h	40-64
321	1	D	abj	42.40	1.50	21.10	7.11	h	40-64
322	1	D	abj	41.75	3.69	18.00	20.52	h	40-64
323	1	D	abj	43.50	3.13	20.50	15.24	m	40-64
324	1	D	abj	44.60	3.69	20.00	18.47	m	40-64
325	1	D	abj	42.55	2.84	19.50	14.57	m	40-64
326	1	D	abj	42.75	3.41	22.55	15.12	h	40-64
327	1	D	abj	41.00	4.26	16.70	25.52	h	40-64
328	1	D	abj	41.20	1.99	13.39	14.85	h	40-64
329	1	D	abj	41.50	1.14	23.40	7.05	h	40-64
330	1	D	abj	42.60	4.26	22.60	12.39	h	40-64
331	1	D	abj	43.25	3.13	23.00	11.74	h	40-64
332	1	D	abj	42.50	3.41	31.10	1.61	h	40-64
333	1	D	abj	44.65	5.00	24.80	5.65	h	40-64
334	1	D	abj	43.60	2.50	29.70	8.42	h	40-64
335	1	D	abj	43.25	3.20	11.70	9.40	h	40-64
336	1	D	abj	44.40	3.70	31.20	8.20	h	40-64
337	1	D	abj	44.60	2.50	39.12	9.44	m	40-64
338	1	D	abj	43.15	3.90	28.40	7.00	m	40-64
339	1	D	abj	43.75	2.00	27.79	11.25	h	40-64
340	1	D	abj	44.75	3.50	23.00	14.82	h	40-64
341	1	D	abj	43.50	2.30	21.50	17.18	h	40-64
342	1	D	abj	41.30	2.40	19.00	14.95	m	40-64
343	1	D	abj	43.75	2.50	20.00	8.52	m	40-64
344	1	D	abj	41.00	1.80	18.00	18.94	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
345	1	D	abj	41.45	3.00	17.85	23.87	m	40-64
346	1	D	abj	41.50	1.30	19.53	10.18	h	40-64
347	1	D	abj	44.50	2.80	25.50	6.68	h	40-64
348	1	D	abj	43.00	2.40	23.50	16.93	h	40-64
349	2	D	abj	41.00	2.10	18.00	20.52	h	40-64
350	1	D	abj	40.50	1.30	15.00	26.52	h	40-64
351	1	D	abj	41.00	2.60	15.45	32.36	m	40-64
352	1	D	abj	42.00	1.30	20.00	12.50	h	40-64
353	1	D	abj	41.45	1.50	17.75	18.03	m	40-64
354	2	D	abj	46.00	2.84	14.00	20.29	m	40-64
355	2	D	abj	47.00	3.13	9.00	34.72	h	40-64
356	2	D	abj	45.25	3.84	24.00	15.98	m	40-64
357	2	D	abj	49.10	4.12	20.90	19.71	m	40-64
358	2	D	abj	45.30	4.40	21.05	20.92	h	40-64
359	2	D	abj	45.66	3.98	28.40	14.00	m	40-64
360	2	D	abj	49.60	5.68	25.95	21.90	m	40-64
361	2	D	abj	48.50	3.98	22.65	17.56	h	40-64
362	1	D	abj	49.00	6.25	54.35	11.50	h	40-64
363	1	D	abj	49.60	5.40	53.30	10.13	h	40-64
364	1	D	abj	47.50	3.27	37.49	8.71	h	40-64
365	1	D	abj	48.50	4.83	43.85	11.01	h	40-64
366	1	D	abj	47.00	3.69	25.80	14.32	m	40-64
367	1	D	abj	49.50	5.26	40.45	12.99	m	40-64
368	1	D	abj	49.40	3.41	32.70	10.43	h	40-64
369	1	D	abj	47.00	5.68	32.25	17.62	m	40-64
370	1	D	abj	45.35	3.13	23.50	13.30	m	40-64
371	1	D	abj	48.20	4.40	33.50	13.14	h	40-64
372	1	D	abj	49.50	3.84	38.00	10.09	m	40-64
373	1	D	abj	47.65	3.98	32.60	12.20	h	40-64
374	1	D	abj	49.25	4.55	35.80	12.70	h	40-64
375	1	D	abj	48.00	2.56	27.80	9.20	h	40-64
376	1	D	abj	47.25	3.13	40.00	7.81	m	40-64
377	1	D	abj	49.10	4.83	37.95	12.73	h	40-64
378	1	D	abj	47.20	3.41	33.70	10.12	h	40-64
379	1	D	abj	48.00	3.98	34.30	11.60	m	40-64
380	1	D	abj	47.25	5.68	39.15	14.51	m	40-64
381	1	D	abj	48.90	4.26	34.80	12.25	m	40-64
382	1	D	abj	49.25	3.98	34.90	11.40	h	40-64
383	1	D	abj	45.00	3.41	27.70	12.31	h	40-64
384	1	D	abj	49.00	4.26	32.85	12.97	m	40-64
385	1	D	abj	49.40	3.41	36.30	9.39	h	40-64
386	1	D	abj	49.40	4.55	46.50	9.78	m	40-64
387	1	D	abj	48.00	4.55	32.90	13.82	h	40-64
388	1	D	abj	47.75	3.69	29.50	12.52	h	40-64
389	1	D	abj	45.50	5.11	32.70	15.64	m	40-64
390	1	D	abj	46.40	4.12	27.55	14.95	h	40-64
391	1	D	abj	45.25	2.70	29.85	9.04	m	40-64
392	1	D	abj	45.00	3.98	28.40	14.00	h	40-64
393	1	D	abj	45.00	2.84	21.80	13.03	m	40-64
394	1	D	abj	45.25	3.41	26.50	12.86	m	40-64
395	1	D	abj	46.65	3.69	30.45	12.13	h	40-64
396	1	D	abj	46.00	2.40	25.00	9.60	h	40-64



ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
397	1	D	abj	45.25	2.38	23.45	10.15	h	40-64
398	1	D	abj	45.75	1.49	20.35	7.32	m	40-64
399	1	D	abj	49.00	2.00	20.80	9.62	h	40-64
400	1	D	abj	47.45	3.00	36.69	8.18	h	40-64
401	1	D	abj	46.50	2.60	33.30	7.81	h	40-64
402	1	D	abj	47.25	4.26	24.00	17.76	h	40-64
403	1	D	abj	45.50	3.98	24.90	15.97	h	40-64
404	1	D	abj	46.73	4.26	26.95	15.81	h	40-64
405	1	D	abj	48.00	8.52	38.60	22.08	m	40-64
406	1	D	abj	47.50	5.11	28.95	17.66	h	40-64
407	1	D	abj	47.70	4.26	33.40	12.76	h	40-64
408	1	D	abj	47.25	3.98	31.40	12.67	m	40-64
409	1	D	abj	47.00	3.41	23.18	14.71	h	40-64
410	1	D	abj	45.25	3.41	26.80	12.72	m	40-64
411	1	D	abj	45.00	3.69	29.00	12.74	h	40-64
412	1	D	abj	47.55	3.41	30.00	11.36	m	40-64
413	1	D	abj	46.20	3.41	27.30	12.49	m	40-64
414	1	D	abj	45.00	2.40	21.30	11.27	h	40-64
415	1	D	abj	46.85	3.29	20.20	16.29	h	40-64
416	1	D	abj	47.00	3.20	20.01	15.99	m	40-64
417	1	D	abj	49.25	4.00	30.00	13.33	m	40-64
418	1	D	abj	49.30	3.70	26.20	14.12	m	40-64
419	1	D	abj	45.00	3.05	24.90	12.25	h	40-64
420	1	D	abj	45.00	2.60	34.90	7.45	m	40-64
421	1	D	abj	47.65	4.60	20.90	22.01	h	40-64
422	1	D	abj	46.25	3.15	26.90	11.71	h	40-64
423	1	D	abj	45.50	3.60	26.40	13.64	m	40-64
424	1	D	abj	47.00	1.70	19.40	8.76	h	40-64
425	1	D	abj	45.00	2.60	25.55	10.18	m	40-64
426	1	D	abj	47.25	3.60	25.10	14.34	h	40-64
427	1	D	abj	47.50	2.90	20.00	14.50	h	40-64
428	1	D	abj	47.70	2.40	23.10	10.39	m	40-64
429	1	D	abj	47.70	2.10	26.55	7.91	h	40-64
430	1	D	abj	45.25	2.56	28.80	8.88	m	40-64
431	1	D	abj	47.60	2.84	26.50	10.72	h	40-64
432	1	D	abj	47.50	2.27	29.80	7.63	m	40-64
433	1	D	abj	46.00	2.80	39.20	7.14	m	40-64
434	1	D	abj	47.00	4.20	27.63	15.20	m	40-64
435	1	D	abj	48.00	3.10	22.80	13.60	h	40-64
436	1	D	abj	47.85	3.15	25.20	12.50	m	40-64
437	1	D	abj	45.65	1.50	30.00	5.00	m	40-64
438	1	D	abj	46.50	1.50	28.40	5.28	h	40-64
439	1	D	abj	46.50	1.90	26.89	7.07	m	40-64
440	1	D	abj	46.15	2.10	32.99	6.37	m	40-64
441	1	D	abj	49.75	2.50	40.10	6.23	m	40-64
442	1	D	abj	46.40	2.70	18.30	14.75	m	40-64
443	1	D	abj	46.70	2.84	21.85	13.00	h	40-64
444	1	D	abj	45.18	1.70	24.00	7.10	m	40-64
445	1	D	abj	45.70	3.13	23.20	7.33	h	40-64
446	1	D	abj	46.20	3.98	26.40	10.23	m	40-64
447	1	D	abj	45.25	1.40	26.50	10.57	h	40-64
448	1	D	abj	45.50	2.90	23.50	12.77	m	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
449	1	D	abj	45.25	3.20	23.95	6.26	h	40-64
450	1	D	abj	45.00	3.30	26.20	9.76	m	40-64
451	1	D	abj	46.15	4.10	22.10	16.71	m	40-64
452	1	D	abj	46.20	3.90	30.05	9.45	m	40-64
453	1	D	abj	46.45	2.10	15.70	7.24	h	40-64
454	1	D	abj	45.00	1.80	24.00	13.02	h	40-64
455	2	D	abj	51.50	4.55	18.00	25.25	h	40-64
456	2	D	abj	50.00	3.13	15.50	20.16	m	40-64
457	2	D	abj	50.00	4.97	26.11	19.04	m	40-64
458	2	D	abj	50.00	5.11	29.70	17.22	h	40-64
459	1	D	abj	50.15	4.83	38.90	12.42	m	40-64
460	1	D	abj	51.85	5.54	46.45	11.93	h	40-64
461	1	D	abj	52.20	7.67	68.00	11.28	m	40-64
462	1	D	abj	53.60	5.54	43.90	12.62	h	40-64
463	1	D	abj	53.00	5.97	54.70	10.91	m	40-64
464	1	D	abj	51.20	7.95	49.55	16.05	h	40-64
465	1	D	abj	51.00	4.83	40.00	12.07	h	40-64
466	1	D	abj	52.00	3.98	42.55	9.35	h	40-64
467	1	D	abj	50.00	2.98	48.65	6.13	m	40-64
468	1	D	abj	54.75	4.83	48.70	9.92	m	40-64
469	1	D	abj	50.00	3.98	41.70	9.54	h	40-64
470	1	D	abj	52.25	5.40	42.60	12.67	h	40-64
471	1	D	abj	50.50	5.68	40.00	14.21	h	40-64
472	1	D	abj	54.25	5.68	51.85	10.96	h	40-64
473	1	D	abj	52.25	5.97	59.90	9.96	m	40-64
474	1	D	abj	51.00	4.55	46.75	9.72	h	40-64
475	1	D	abj	53.80	5.11	47.50	10.77	h	40-64
476	1	D	abj	52.25	4.12	44.70	9.22	h	40-64
477	1	D	abj	50.00	2.84	34.20	8.31	h	40-64
478	1	D	abj	52.00	5.82	43.20	13.48	m	40-64
479	1	D	abj	50.40	5.11	44.50	11.49	m	40-64
480	1	D	abj	52.35	4.26	40.35	10.56	h	40-64
481	1	D	abj	50.00	3.41	35.95	9.48	m	40-64
482	1	D	abj	51.00	5.97	46.20	12.91	h	40-64
483	1	D	abj	51.55	4.97	62.50	7.95	m	40-64
484	1	D	abj	52.65	5.11	45.50	11.24	m	40-64
485	1	D	abj	51.50	7.67	66.70	11.50	m	40-64
486	1	D	abj	51.65	4.55	44.80	10.15	h	40-64
487	1	D	abj	52.20	5.97	43.40	13.75	h	40-64
488	1	D	abj	54.66	6.53	57.00	11.46	m	40-64
489	1	D	abj	53.45	5.11	36.40	14.05	h	40-64
490	1	D	abj	51.45	5.68	47.18	12.04	h	40-64
491	1	D	abj	50.00	4.83	36.60	13.20	h	40-64
492	1	D	abj	52.20	4.26	47.70	8.93	h	40-64
493	1	D	abj	50.00	4.83	36.60	13.20	m	40-64
494	1	D	abj	50.00	5.40	48.20	11.20	m	40-64
495	1	D	abj	51.00	4.26	41.00	10.39	h	40-64
496	1	D	abj	50.48	3.41	33.90	10.06	m	40-64
497	1	D	abj	50.00	4.55	36.00	12.63	h	40-64
498	1	D	abj	51.75	3.98	30.00	13.26	h	40-64
499	1	D	abj	52.70	4.26	36.90	11.55	h	40-64
500	1	D	abj	55.75	5.97	52.30	11.41	m	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
501	1	D	abj	57.80	6.82	61.05	11.17	h	40-64
502	1	D	abj	58.00	6.53	48.70	13.42	m	40-64
503	1	D	abj	55.50	5.40	52.60	10.26	m	40-64
504	1	D	abj	57.50	3.98	31.85	12.49	h	40-64
505	1	D	abj	57.50	3.98	36.80	10.81	h	40-64
506	1	D	abj	60.00	3.41	36.18	9.42	m	40-64
507	1	D	arr	24.50	0.36	4.20	8.46	m	0-29
508	1	D	arr	25.75	0.36	3.70	9.60	m	0-29
509	1	D	arr	30.30	0.71	7.90	8.99	m	30-34
510	1	D	arr	33.65	1.42	10.00	14.21	m	30-34
511	1	D	arr	33.00	1.42	12.00	11.84	m	30-34
512	1	D	arr	36.55	3.55	14.30	24.83	h	35-39
513	1	D	arr	35.00	1.42	11.10	12.80	m	35-39
514	1	D	arr	38.50	1.78	15.90	11.17	h	35-39
515	1	D	arr	39.70	2.13	14.90	14.30	h	35-39
516	1	D	arr	39.50	2.13	17.20	12.39	m	35-39
517	1	D	arr	35.75	1.42	1.50	94.70	m	35-39
518	1	D	arr	39.50	2.49	20.00	12.43	m	35-39
519	1	D	arr	39.00	1.78	15.80	11.24	m	35-39
520	1	D	arr	39.30	1.78	15.70	11.31	m	35-39
521	1	D	arr	42.80	2.49	21.30	11.67	h	40-64
522	1	D	arr	42.10	2.13	15.60	13.66	m	40-64
523	1	D	arr	40.75	2.13	18.40	11.58	m	40-64
524	1	D	arr	40.40	2.13	19.60	10.87	h	40-64
525	2	D	arr	42.45	3.20	17.00	18.80	m	40-64
526	1	D	arr	43.26	2.60	20.00	13.00	h	40-64
527	1	D	arr	42.30	2.00	26.60	7.52	m	40-64
528	2	D	arr	45.00	3.20	17.90	17.86	h	40-64
529	1	D	arr	48.25	3.55	18.40	19.30	m	40-64
530	1	D	arr	49.30	5.68	44.90	12.65	m	40-64
531	1	D	arr	49.73	4.97	38.90	12.78	m	40-64
532	1	D	arr	45.15	3.55	27.00	13.15	h	40-64
533	1	D	arr	49.20	4.62	31.00	14.89	h	40-64
534	2	D	arr	48.80	5.40	23.80	22.69	h	40-64
535	1	D	arr	49.15	5.00	38.90	12.85	m	40-64
536	1	D	arr	47.25	3.40	29.40	11.56	m	40-64
537	1	D	arr	48.30	8.00	62.10	12.88	m	40-64
538	1	D	arr	46.00	3.50	26.80	13.06	h	40-64
539	1	D	arr	48.40	5.20	33.60	15.48	h	40-64
540	2	D	arr	45.65	3.80	25.00	15.20	h	40-64
541	1	D	arr	45.00	3.60	29.90	12.04	h	40-64
542	1	D	arr	45.80	4.10	23.50	17.45	m	40-64
543	1	D	arr	47.95	3.40	28.80	11.81	h	40-64
544	1	D	arr	45.15	3.80	31.60	12.03	m	40-64
545	1	D	arr	46.00	4.10	26.90	15.24	m	40-64
546	1	D	arr	49.50	4.60	33.90	13.57	h	40-64
547	1	D	arr	46.50	3.80	29.10	13.06	m	40-64
548	1	D	arr	48.00	3.80	29.10	13.06	m	40-64
549	1	D	arr	49.50	5.00	36.70	13.62	h	40-64
550	2	D	arr	49.01	4.00	26.90	14.87	m	40-64
551	1	D	arr	48.75	4.50	30.70	14.66	m	40-64
552	2	D	arr	49.00	3.90	31.10	12.54	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
553	1	D	arr	52.25	5.68	55.40	10.26	m	40-64
554	1	D	arr	54.00	7.46	54.40	13.71	m	40-64
555	1	D	arr	51.00	5.68	38.50	14.76	h	40-64
556	1	D	arr	54.00	5.90	48.70	12.11	m	40-64
557	1	D	arr	54.25	6.10	57.40	10.63	h	40-64
558	1	D	arr	54.00	7.00	49.20	14.23	h	40-64
559	1	D	arr	53.75	6.30	46.50	13.55	h	40-64
560	1	D	arr	50.40	6.00	54.90	10.93	h	40-64
561	1	D	arr	54.00	5.20	45.10	11.53	h	40-64
562	1	D	arr	54.60	4.20	46.70	8.99	m	40-64
563	1	D	arr	50.50	4.10	41.90	9.79	h	40-64
564	1	D	arr	50.55	6.00	44.00	13.64	m	40-64
565	1	D	arr	54.00	5.80	43.70	13.27	h	40-64
566	1	D	arr	50.05	4.50	39.00	11.54	m	40-64
567	1	D	arr	50.25	5.10	36.90	13.82	m	40-64
568	1	D	arr	50.00	4.70	38.30	12.27	h	40-64
569	1	D	arr	58.60	7.10	68.70	10.34	m	40-64
570	1	D	arr	56.40	6.00	45.90	13.07	h	40-64
571	1	D	arr	56.50	6.00	65.60	9.15	h	40-64
572	1	D	arr	59.00	6.80	61.40	11.07	m	40-64
573	1	D	arr	58.25	6.50	56.00	11.61	h	40-64
574	1	D	arr	56.35	7.60	63.10	12.04	m	40-64
575	1	D	arr	57.00	5.00	45.90	10.89	h	40-64
576	1	D	arr	56.90	6.90	46.20	14.94	m	40-64
577	1	D	arr	58.55	9.30	63.50	14.65	m	40-64
578	1	D	arr	63.13	9.45	73.00	12.94	h	40-64
579	1	D	arr	61.70	10.00	63.40	15.77	m	40-64
580	1	P	abj	28.05	1.60	5.68	28.16	h	0-29
581	1	P	abj	34.85	1.50	10.51	14.27	m	30-34
582	1	P	abj	31.45	2.80	9.09	30.80	h	30-34
583	1	P	abj	33.65	1.50	10.23	14.67	h	30-34
584	1	P	abj	33.20	1.30	9.38	13.87	m	30-34
585	1	P	abj	32.05	2.40	7.95	30.17	m	30-34
586	1	P	abj	31.50	2.10	8.24	25.49	h	30-34
587	1	P	abj	33.70	2.20	8.24	26.70	h	30-34
588	1	P	abj	31.60	2.00	8.24	24.28	m	30-34
589	1	P	abj	33.25	2.50	9.66	25.88	h	30-34
590	1	P	abj	32.40	1.50	8.52	17.60	h	30-34
591	1	P	abj	39.50	2.70	20.46	13.20	h	35-39
592	1	P	abj	39.50	2.50	21.31	11.73	h	35-39
593	1	P	abj	39.45	2.00	19.60	10.20	h	35-39
594	1	P	abj	37.50	3.01	15.91	18.92	m	35-39
595	1	P	abj	39.40	1.30	18.75	6.93	h	35-39
596	1	P	abj	39.50	2.01	13.07	15.38	h	35-39
597	1	P	abj	38.05	2.90	15.34	18.90	h	35-39
598	1	P	abj	39.25	2.60	15.63	16.64	m	35-39
599	1	P	abj	38.05	1.30	15.34	8.47	m	35-39
600	1	P	abj	38.40	2.40	16.19	14.82	m	35-39
601	1	P	abj	36.70	2.18	13.64	15.99	m	35-39
602	1	P	abj	36.75	1.40	13.64	10.27	h	35-39
603	1	P	abj	37.05	2.20	13.07	16.83	h	35-39
604	1	P	abj	35.45	2.30	11.36	20.24	m	35-39

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
605	2	P	abj	38.55	2.60	14.49	17.94	h	35-39
606	1	P	abj	38.35	2.50	15.34	16.30	h	35-39
607	1	P	abj	37.50	2.30	15.34	14.99	m	35-39
608	1	P	abj	36.80	2.30	13.07	17.60	m	35-39
609	1	P	abj	39.50	2.80	15.91	17.60	m	35-39
610	1	P	abj	39.30	2.00	16.19	12.35	m	35-39
611	1	P	abj	36.10	2.90	11.08	26.17	h	35-39
612	1	P	abj	38.50	3.30	15.91	20.74	m	35-39
613	1	P	abj	36.10	2.30	11.36	20.24	m	35-39
614	1	P	abj	38.50	2.80	18.47	15.16	m	35-39
615	1	P	abj	36.60	2.20	12.50	17.60	m	35-39
616	1	P	abj	38.25	2.40	14.21	16.90	m	35-39
617	1	P	abj	35.75	3.30	12.50	26.40	h	35-39
618	1	P	abj	35.00	2.20	11.36	19.36	h	35-39
619	1	P	abj	38.50	2.60	17.05	15.25	m	35-39
620	1	P	abj	36.70	2.20	9.66	22.78	m	35-39
621	1	P	abj	36.75	1.80	10.23	17.60	m	35-39
622	2	P	abj	37.35	3.10	12.50	24.80	h	35-39
623	1	P	abj	35.85	1.90	9.94	19.11	h	35-39
624	1	P	abj	36.75	1.70	11.65	14.59	h	35-39
625	2	P	abj	43.75	3.13	16.76	18.64	h	40-64
626	1	P	abj	42.85	3.70	44.60	8.30	h	40-64
627	1	P	abj	43.18	4.00	23.01	17.38	m	40-64
628	1	P	abj	43.75	3.30	25.28	13.05	h	40-64
629	1	P	abj	44.25	3.60	27.56	13.06	h	40-64
630	1	P	abj	43.15	3.70	27.56	13.43	h	40-64
631	1	P	abj	44.15	3.20	34.94	9.16	m	40-64
632	1	P	abj	44.50	2.90	24.72	11.73	h	40-64
633	1	P	abj	44.10	3.18	24.72	12.87	h	40-64
634	1	P	abj	44.35	2.60	25.85	10.06	h	40-64
635	1	P	abj	43.90	2.40	28.98	8.28	m	40-64
636	2	P	abj	43.50	2.90	19.32	15.01	h	40-64
637	1	P	abj	41.20	3.60	23.30	15.45	m	40-64
638	1	P	abj	44.40	3.40	24.15	14.08	h	40-64
639	1	P	abj	41.50	2.00	25.85	7.74	m	40-64
640	1	P	abj	44.10	18.90	23.86	79.20	m	40-64
641	1	P	abj	44.40	3.80	28.13	13.51	h	40-64
642	1	P	abj	44.50	3.80	30.11	12.62	h	40-64
643	1	P	abj	42.85	3.30	27.84	11.85	h	40-64
644	1	P	abj	40.20	3.18	40.63	7.83	m	40-64
645	1	P	abj	42.50	2.70	21.02	12.84	m	40-64
646	1	P	abj	44.20	3.90	25.28	15.42	m	40-64
647	1	P	abj	44.18	3.20	24.43	13.10	h	40-64
648	1	P	abj	41.25	2.40	23.30	10.30	h	40-64
649	1	P	abj	41.75	2.30	18.18	12.65	h	40-64
650	1	P	abj	42.50	3.01	22.44	13.41	h	40-64
651	1	P	abj	40.20	1.90	20.46	9.29	h	40-64
652	1	P	abj	42.30	4.20	25.85	16.25	m	40-64
653	1	P	abj	44.50	3.40	22.44	15.15	m	40-64
654	1	P	abj	42.85	3.50	28.13	12.44	h	40-64
655	1	P	abj	41.10	2.50	19.60	12.75	h	40-64
656	1	P	abj	41.50	3.40	23.01	14.77	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
657	1	P	abj	43.85	3.01	25.57	11.77	h	40-64
658	1	P	abj	42.85	2.30	20.17	11.40	m	40-64
659	1	P	abj	42.30	3.20	21.02	15.22	h	40-64
660	1	P	abj	43.45	3.01	21.88	13.76	h	40-64
661	1	P	abj	42.70	3.00	20.74	14.47	h	40-64
662	1	P	abj	41.45	2.50	17.33	14.43	h	40-64
663	1	P	abj	44.80	2.30	23.01	9.99	m	40-64
664	1	P	abj	42.00	4.80	34.94	13.74	m	40-64
665	1	P	abj	43.25	3.20	21.31	15.02	m	40-64
666	1	P	abj	43.20	2.90	28.41	10.21	m	40-64
667	1	P	abj	44.50	2.50	28.41	8.80	h	40-64
668	1	P	abj	43.65	3.90	28.41	13.73	m	40-64
669	1	P	abj	41.60	2.80	26.71	10.48	h	40-64
670	1	P	abj	42.25	2.20	25.28	8.70	m	40-64
671	2	P	abj	40.94	2.20	18.18	12.10	h	40-64
672	1	P	abj	41.25	3.50	13.35	26.21	m	40-64
673	1	P	abj	43.70	2.90	22.73	12.76	h	40-64
674	1	P	abj	42.50	3.50	24.72	14.16	h	40-64
675	2	P	abj	40.35	2.50	511.38	0.49	h	40-64
676	1	P	abj	42.45	2.50	23.01	10.86	h	40-64
677	1	P	abj	42.50	4.40	19.89	22.13	m	40-64
678	1	P	abj	41.75	4.01	23.30	17.21	h	40-64
679	1	P	abj	42.40	2.50	24.43	10.23	m	40-64
680	1	P	abj	41.80	4.50	28.13	16.00	h	40-64
681	1	P	abj	41.25	3.20	24.43	13.10	m	40-64
682	1	P	abj	42.25	5.30	23.58	22.48	h	40-64
683	1	P	abj	43.25	3.01	24.43	12.32	m	40-64
684	1	P	abj	43.05	4.70	28.41	16.54	h	40-64
685	1	P	abj	41.75	4.50	21.88	20.57	h	40-64
686	1	P	abj	44.65	3.01	28.98	10.39	h	40-64
687	1	P	abj	42.05	5.01	24.15	20.75	h	40-64
688	1	P	abj	41.55	4.01	19.89	20.16	h	40-64
689	1	P	abj	44.65	3.80	37.22	10.21	h	40-64
690	1	P	abj	44.75	5.30	20.74	25.56	h	40-64
691	1	P	abj	42.20	3.01	23.30	12.92	m	40-64
692	1	P	abj	42.75	4.50	23.58	19.08	h	40-64
693	1	P	abj	42.05	2.80	20.46	13.69	m	40-64
694	1	P	abj	42.75	3.01	21.02	14.32	h	40-64
695	1	P	abj	44.65	2.30	27.56	8.35	h	40-64
696	1	P	abj	41.65	2.01	23.58	8.52	m	40-64
697	1	P	abj	40.10	2.50	17.61	14.19	m	40-64
698	1	P	abj	41.10	2.60	28.41	9.15	h	40-64
699	1	P	abj	41.50	2.30	21.88	10.51	h	40-64
700	1	P	abj	43.10	4.30	24.72	17.40	h	40-64
701	2	P	abj	42.50	2.40	16.76	14.32	h	40-64
702	1	P	abj	42.95	2.20	23.30	9.44	h	40-64
703	1	P	abj	40.35	2.20	25.28	8.70	h	40-64
704	1	P	abj	40.75	1.70	18.18	9.35	h	40-64
705	1	P	abj	40.20	2.70	19.60	13.77	h	40-64
706	1	P	abj	41.10	1.50	23.01	6.52	m	40-64
707	1	P	abj	44.75	2.00	25.00	8.00	m	40-64
708	1	P	abj	40.45	1.70	18.47	9.21	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
709	1	P	abj	41.20	3.50	18.18	19.25	m	40-64
710	1	P	abj	40.75	1.70	15.63	10.88	h	40-64
711	1	P	abj	44.95	2.50	22.73	11.00	m	40-64
712	1	P	abj	42.50	1.30	22.44	5.79	h	40-64
713	1	P	abj	41.10	2.60	20.74	12.54	h	40-64
714	1	P	abj	40.00	2.40	14.49	16.56	h	40-64
715	2	P	abj	40.00	2.60	15.34	16.95	h	40-64
716	1	P	abj	41.25	2.60	16.76	15.51	m	40-64
717	1	P	abj	40.05	3.20	15.91	20.11	h	40-64
718	1	P	abj	40.75	1.40	17.90	7.82	m	40-64
719	1	P	abj	42.95	3.18	18.47	17.22	h	40-64
720	1	P	abj	40.10	2.20	15.63	14.08	m	40-64
721	1	P	abj	42.70	2.20	19.03	11.56	m	40-64
722	1	P	abj	40.40	2.20	16.19	13.59	h	40-64
723	1	P	abj	49.65	4.40	39.49	11.14	h	40-64
724	1	P	abj	49.80	4.70	42.62	11.03	h	40-64
725	1	P	abj	49.20	5.60	59.66	9.39	h	40-64
726	1	P	abj	48.15	4.00	38.92	10.28	m	40-64
727	1	P	abj	47.20	3.80	42.62	8.92	m	40-64
728	1	P	abj	46.25	2.70	32.96	8.19	h	40-64
729	1	P	abj	47.50	4.00	37.79	10.59	m	40-64
730	1	P	abj	46.75	3.40	28.41	11.97	h	40-64
731	1	P	abj	49.65	5.20	38.07	13.66	m	40-64
732	1	P	abj	49.80	3.90	40.06	9.74	m	40-64
733	1	P	abj	46.75	3.18	31.82	9.99	h	40-64
734	2	P	abj	48.35	4.18	30.40	13.75	h	40-64
735	2	P	abj	46.60	4.50	24.43	18.42	h	40-64
736	1	P	abj	45.75	2.50	28.41	8.80	m	40-64
737	1	P	abj	48.18	4.60	38.92	11.82	h	40-64
738	1	P	abj	46.25	3.20	27.56	11.61	h	40-64
739	1	P	abj	46.18	2.90	28.13	10.31	h	40-64
740	2	P	abj	48.20	4.40	34.09	12.91	h	40-64
741	1	P	abj	48.25	4.30	44.60	9.64	h	40-64
742	1	P	abj	46.75	3.50	28.69	12.20	h	40-64
743	2	P	abj	47.70	3.20	22.73	14.08	h	40-64
744	1	P	abj	46.85	3.40	45.46	7.48	h	40-64
745	1	P	abj	46.25	3.70	25.57	14.47	m	40-64
746	1	P	abj	49.10	4.20	38.92	10.79	h	40-64
747	1	P	abj	48.85	3.40	42.90	7.93	m	40-64
748	1	P	abj	45.35	4.60	53.98	8.52	h	40-64
749	1	P	abj	46.00	4.30	27.84	15.44	m	40-64
750	1	P	abj	49.95	4.50	32.10	14.02	h	40-64
751	1	P	abj	46.60	5.20	38.92	13.36	h	40-64
752	1	P	abj	47.50	5.18	28.98	17.88	h	40-64
753	1	P	abj	46.35	4.80	31.25	15.36	m	40-64
754	1	P	abj	45.50	4.30	32.96	13.05	m	40-64
755	1	P	abj	47.85	3.90	38.64	10.09	m	40-64
756	1	P	abj	46.10	3.60	26.99	13.34	m	40-64
757	1	P	abj	46.35	3.18	31.25	10.18	m	40-64
758	1	P	abj	46.75	4.70	29.83	15.76	h	40-64
759	1	P	abj	45.75	3.90	32.39	12.04	m	40-64
760	1	P	abj	45.65	4.50	34.09	13.20	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
761	1	P	abj	47.75	4.18	36.93	11.32	h	40-64
762	1	P	abj	46.45	3.18	36.65	8.68	h	40-64
763	1	P	abj	48.85	3.80	34.66	10.96	m	40-64
764	1	P	abj	45.75	4.80	32.10	14.95	h	40-64
765	1	P	abj	46.25	3.80	34.09	11.15	h	40-64
766	1	P	abj	45.50	3.60	30.97	11.63	m	40-64
767	1	P	abj	45.65	4.20	28.13	14.93	h	40-64
768	1	P	abj	49.45	4.00	34.38	11.64	m	40-64
769	1	P	abj	47.45	3.50	30.11	11.62	h	40-64
770	1	P	abj	45.65	3.80	31.25	12.16	h	40-64
771	1	P	abj	46.80	4.00	30.68	13.04	h	40-64
772	1	P	abj	47.60	4.40	27.84	15.80	m	40-64
773	1	P	abj	45.25	3.40	28.41	11.97	h	40-64
774	1	P	abj	45.60	3.70	30.68	12.06	h	40-64
775	1	P	abj	47.35	4.70	36.65	12.82	h	40-64
776	1	P	abj	45.40	3.90	28.98	13.46	h	40-64
777	1	P	abj	48.15	4.70	33.81	13.90	h	40-64
778	1	P	abj	48.50	4.50	28.98	15.53	m	40-64
779	1	P	abj	47.50	4.01	33.81	11.86	h	40-64
780	1	P	abj	49.85	5.90	33.24	17.75	h	40-64
781	1	P	abj	45.20	3.01	29.55	10.19	h	40-64
782	1	P	abj	45.25	4.20	22.44	18.71	m	40-64
783	1	P	abj	49.35	4.40	39.49	11.14	h	40-64
784	1	P	abj	45.50	2.90	32.10	9.03	m	40-64
785	1	P	abj	45.75	3.40	35.23	9.65	m	40-64
786	1	P	abj	48.50	2.70	32.96	8.19	m	40-64
787	1	P	abj	46.50	3.02	34.66	8.71	m	40-64
788	2	P	abj	46.50	3.30	37.50	8.80	h	40-64
789	1	P	abj	47.45	3.00	40.91	7.33	h	40-64
790	2	P	abj	49.25	4.90	34.66	14.14	h	40-64
791	2	P	abj	47.45	3.40	28.69	11.85	h	40-64
792	1	P	abj	49.25	4.60	30.40	15.13	h	40-64
793	1	P	abj	45.50	4.80	30.40	15.79	m	40-64
794	1	P	abj	48.05	3.20	29.83	10.73	m	40-64
795	1	P	abj	46.85	3.20	27.56	11.61	h	40-64
796	1	P	abj	46.10	2.60	26.42	9.84	h	40-64
797	1	P	abj	45.50	3.20	25.85	12.38	h	40-64
798	1	P	abj	45.40	2.70	26.42	10.22	h	40-64
799	1	P	abj	45.90	2.20	34.94	6.30	m	40-64
800	1	P	abj	49.75	3.30	42.62	7.74	h	40-64
801	1	P	abj	45.10	1.80	22.73	7.92	m	40-64
802	1	P	abj	45.55	2.60	27.84	9.34	h	40-64
803	1	P	abj	48.75	2.60	30.11	8.63	m	40-64
804	1	P	abj	47.75	2.60	34.09	7.63	h	40-64
805	1	P	abj	46.60	2.30	34.94	6.58	m	40-64
806	2	P	abj	46.25	1.70	28.41	5.98	h	40-64
807	1	P	abj	45.70	2.20	32.10	6.85	h	40-64
808	1	P	abj	52.30	5.40	37.00	14.59	m	40-64
809	1	P	abj	50.00	4.83	47.73	10.12	h	40-64
810	1	P	abj	53.25	5.11	62.50	8.18	h	40-64
811	1	P	abj	54.25	7.10	68.18	10.42	h	40-64
812	1	P	abj	51.50	5.68	53.98	10.53	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
813	1	P	abj	51.80	4.55	48.01	9.47	h	40-64
814	1	P	abj	54.50	5.40	51.71	10.44	m	40-64
815	1	P	abj	54.25	7.67	54.55	14.06	m	40-64
816	1	P	abj	51.50	5.11	45.46	11.25	h	40-64
817	1	P	abj	50.20	5.68	51.99	10.93	h	40-64
818	1	P	abj	54.50	5.97	61.37	9.72	h	40-64
819	1	P	abj	50.25	4.26	45.74	9.32	h	40-64
820	1	P	abj	50.50	5.11	43.75	11.69	h	40-64
821	1	P	abj	51.85	5.97	56.54	10.55	h	40-64
822	1	P	abj	51.85	4.83	51.99	9.29	m	40-64
823	1	P	abj	52.85	5.11	49.43	10.34	h	40-64
824	1	P	abj	50.30	4.83	50.57	9.55	h	40-64
825	1	P	abj	51.60	4.83	48.30	10.00	h	40-64
826	1	P	abj	51.35	8.81	50.57	17.42	h	40-64
827	1	P	abj	52.85	5.68	53.69	10.58	h	40-64
828	1	P	abj	52.50	5.97	52.27	11.41	h	40-64
829	1	P	abj	50.75	5.40	51.99	10.38	h	40-64
830	1	P	abj	50.50	5.40	50.00	10.80	m	40-64
831	1	P	abj	54.25	5.40	43.47	12.42	m	40-64
832	1	P	abj	53.45	5.97	49.72	12.00	m	40-64
833	1	P	abj	52.50	5.11	48.30	10.59	m	40-64
834	1	P	abj	51.75	5.40	55.12	9.79	m	40-64
835	1	P	abj	51.80	5.40	53.13	10.16	h	40-64
836	1	P	abj	53.50	6.25	52.84	11.83	h	40-64
837	1	P	abj	52.45	5.40	52.56	10.27	h	40-64
838	1	P	abj	53.50	5.68	53.13	10.70	h	40-64
839	1	P	abj	52.45	5.97	56.82	10.50	h	40-64
840	1	P	abj	54.45	4.20	55.68	7.54	m	40-64
841	1	P	abj	50.95	3.70	41.48	8.92	m	40-64
842	1	P	abj	50.45	4.90	47.44	10.33	m	40-64
843	1	P	abj	52.60	4.60	51.42	8.95	m	40-64
844	1	P	abj	51.50	4.30	47.44	9.06	h	40-64
845	1	P	abj	52.45	4.18	45.17	9.25	h	40-64
846	1	P	abj	50.50	3.70	45.74	8.09	h	40-64
847	1	P	abj	54.50	4.80	49.72	9.65	h	40-64
848	1	P	abj	51.65	4.80	45.17	10.63	m	40-64
849	1	P	abj	53.18	5.00	52.27	9.56	m	40-64
850	1	P	abj	52.00	4.30	39.21	10.97	h	40-64
851	1	P	abj	51.90	3.80	48.87	7.78	m	40-64
852	1	P	abj	52.80	5.30	48.58	10.91	m	40-64
853	1	P	abj	50.20	5.00	46.59	10.73	h	40-64
854	1	P	abj	52.75	5.00	46.02	10.86	h	40-64
855	1	P	abj	50.15	4.20	43.75	9.60	h	40-64
856	1	P	abj	52.80	4.50	42.05	10.70	m	40-64
857	1	P	abj	50.45	3.80	40.63	9.35	m	40-64
858	1	P	abj	50.70	4.40	44.89	9.80	m	40-64
859	1	P	abj	50.05	3.50	39.77	8.80	h	40-64
860	1	P	abj	52.50	2.90	44.60	6.50	h	40-64
861	1	P	abj	56.00	7.67	74.40	10.31	m	40-64
862	1	P	abj	57.60	7.67	71.03	10.80	m	40-64
863	1	P	abj	57.50	5.40	43.00	12.55	h	40-64
864	1	P	abj	55.25	5.97	56.25	10.61	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
865	1	P	abj	56.75	7.10	73.01	9.73	h	40-64
866	1	P	abj	55.00	6.82	71.03	9.60	h	40-64
867	1	P	abj	55.00	4.55	82.39	5.52	h	40-64
868	1	P	abj	55.75	5.68	55.97	10.15	m	40-64
869	1	P	abj	55.40	6.25	49.72	12.57	m	40-64
870	1	P	abj	57.55	6.25	55.40	11.28	h	40-64
871	1	P	abj	57.50	8.24	64.77	12.72	m	40-64
872	1	P	abj	56.50	7.67	82.39	9.31	h	40-64
873	1	P	abj	55.20	5.68	51.71	10.99	m	40-64
874	1	P	abj	55.75	6.20	51.99	11.93	h	40-64
875	1	P	abj	57.00	5.30	47.44	11.17	h	40-64
876	1	P	abj	63.00	6.82	76.71	8.89	m	40-64
877	1	P	abj	63.75	7.39	65.34	11.30	h	40-64
878	1	P	abj	62.75	5.97	62.50	9.55	h	40-64
879	1	P	abj	60.00	5.00	39.21	12.75	h	40-64
880	1	P	arr	23.00	5.70	30.00	19.00	m	0-29
881	2	P	arr	23.20	1.43	9.80	14.59	m	0-29
882	1	P	arr	29.10	0.40	6.00	6.67	m	0-29
883	1	P	arr	26.80	0.50	4.10	12.20	m	0-29
884	2	P	arr	27.00	1.30	4.20	30.95	m	0-29
885	1	P	arr	31.20	0.80	8.40	9.52	m	30-34
886	1	P	arr	30.50	0.50	7.20	6.94	m	30-34
887	1	P	arr	32.10	2.50	8.60	29.07	h	30-34
888	1	P	arr	30.05	3.70	6.20	59.68	h	30-34
889	1	P	arr	30.90	1.30	7.00	18.57	h	30-34
890	1	P	arr	31.00	5.90	42.50	13.88	m	30-34
891	1	P	arr	32.80	1.10	9.10	12.09	m	30-34
892	2	P	arr	34.55	2.20	10.00	22.00	m	30-34
893	2	P	arr	33.55	1.20	13.40	8.96	m	30-34
894	1	P	arr	32.75	4.80	20.00	24.00	h	30-34
895	1	P	arr	38.05	2.50	14.70	17.01	m	35-39
896	1	P	arr	39.05	3.20	17.50	18.29	m	35-39
897	1	P	arr	36.30	2.90	12.30	23.58	m	35-39
898	1	P	arr	39.00	2.00	13.10	15.27	m	35-39
899	1	P	arr	35.10	27.00	9.40	287.23	m	35-39
900	1	P	arr	38.65	3.30	20.70	15.94	m	35-39
901	1	P	arr	35.80	3.40	10.30	33.01	m	35-39
902	2	P	arr	37.33	4.00	10.90	36.70	h	35-39
903	2	P	arr	38.25	1.90	12.60	15.08	m	35-39
904	1	P	arr	35.85	4.70	10.30	45.63	m	35-39
905	1	P	arr	39.45	5.10	38.50	13.25	m	35-39
906	1	P	arr	36.80	5.10	16.70	30.54	m	35-39
907	1	P	arr	39.45	2.40	15.90	15.09	m	35-39
908	1	P	arr	36.55	2.10	13.20	15.91	m	35-39
909	1	P	arr	38.80	1.80	13.30	13.53	m	35-39
910	1	P	arr	37.75	2.10	15.40	13.64	m	35-39
911	1	P	arr	36.65	2.10	12.50	16.80	m	35-39
912	1	P	arr	35.15	4.50	52.30	8.60	h	35-39
913	1	P	arr	35.70	6.30	10.20	61.76	h	35-39
914	1	P	arr	38.50	3.20	10.40	30.77	m	35-39
915	1	P	arr	38.80	5.10	11.60	43.97	m	35-39
916	2	P	arr	37.10	2.50	18.10	13.81	h	35-39

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
917	1	P	arr	39.30	1.70	16.30	10.43	h	35-39
918	2	P	arr	38.00	1.80	13.10	13.74	h	35-39
919	1	P	arr	38.80	3.00	16.10	18.63	m	35-39
920	1	P	arr	35.45	2.30	13.10	17.56	h	35-39
921	2	P	arr	35.00	1.30	8.40	15.48	m	35-39
922	2	P	arr	35.50	1.40	11.50	12.17	m	35-39
923	1	P	arr	37.00	1.20	13.40	8.96	h	35-39
924	2	P	arr	38.80	2.10	13.60	15.44	m	35-39
925	1	P	arr	38.00	3.20	13.10	24.43	h	35-39
926	1	P	arr	35.90	6.80	36.80	18.48	m	35-39
927	1	P	arr	39.30	3.50	14.00	25.00	m	35-39
928	1	P	arr	39.30	3.40	27.10	12.55	h	35-39
929	1	P	arr	38.00	2.00	16.40	12.20	h	35-39
930	1	P	arr	39.30	2.00	16.40	12.20	h	35-39
931	1	P	arr	37.70	3.10	13.10	23.66	h	35-39
932	1	P	arr	36.45	1.60	13.70	11.68	m	35-39
933	1	P	arr	35.35	2.30	11.30	20.35	m	35-39
934	2	P	arr	35.90	1.50	10.30	14.56	m	35-39
935	1	P	arr	43.90	3.50	24.20	14.46	h	40-64
936	1	P	arr	41.50	2.80	25.60	10.94	m	40-64
937	1	P	arr	41.95	3.30	19.70	16.75	h	40-64
938	1	P	arr	41.10	4.90	28.70	17.07	h	40-64
939	1	P	arr	42.90	4.30	25.70	16.73	h	40-64
940	1	P	arr	41.35	2.40	22.70	10.57	m	40-64
941	1	P	arr	44.00	3.30	22.60	14.60	h	40-64
942	1	P	arr	42.85	5.50	23.50	23.40	m	40-64
943	1	P	arr	41.00	42.00	21.10	199.05	h	40-64
944	2	P	arr	42.55	1.50	22.40	6.70	m	40-64
945	1	P	arr	41.35	3.50	20.90	16.75	m	40-64
946	1	P	arr	43.10	4.40	20.00	22.00	h	40-64
947	1	P	arr	42.37	2.60	22.30	11.66	m	40-64
948	1	P	arr	41.35	7.00	18.10	38.67	h	40-64
949	2	P	arr	42.75	3.00	20.60	14.56	h	40-64
950	1	P	arr	42.20	1.50	21.30	7.04	h	40-64
951	1	P	arr	41.20	1.80	20.80	8.65	m	40-64
952	1	P	arr	44.75	3.30	25.70	12.84	m	40-64
953	1	P	arr	41.85	5.50	21.40	25.70	m	40-64
954	1	P	arr	44.10	1.60	22.40	7.14	m	40-64
955	1	P	arr	44.45	5.50	24.00	22.92	m	40-64
956	1	P	arr	41.25	5.00	41.40	12.08	h	40-64
957	1	P	arr	43.00	4.20	37.20	11.29	h	40-64
958	1	P	arr	41.25	3.21	22.80	14.08	m	40-64
959	1	P	arr	42.15	2.80	21.30	13.15	h	40-64
960	1	P	arr	42.80	3.00	22.20	13.51	m	40-64
961	1	P	arr	40.60	1.50	16.90	8.88	m	40-64
962	1	P	arr	42.00	3.00	21.10	14.22	h	40-64
963	1	P	arr	41.50	2.70	19.90	13.57	m	40-64
964	1	P	arr	44.50	4.00	33.90	11.80	h	40-64
965	1	P	arr	44.55	4.00	25.40	15.75	m	40-64
966	1	P	arr	40.75	2.10	15.50	13.55	m	40-64
967	1	P	arr	44.15	4.20	26.30	15.97	h	40-64
968	1	P	arr	42.45	3.00	20.00	15.00	m	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
969	1	P	arr	41.35	3.80	21.10	18.01	h	40-64
970	1	P	arr	44.90	4.50	27.20	16.54	m	40-64
971	1	P	arr	42.40	4.20	43.10	9.74	h	40-64
972	1	P	arr	44.35	6.00	22.90	26.20	h	40-64
973	1	P	arr	40.90	3.30	24.10	13.69	m	40-64
974	1	P	arr	43.25	6.40	26.90	23.79	h	40-64
975	1	P	arr	43.30	3.80	31.20	12.18	m	40-64
976	1	P	arr	41.00	3.00	26.90	11.15	h	40-64
977	1	P	arr	47.45	3.90	37.80	10.32	h	40-64
978	1	P	arr	47.50	4.50	38.40	11.72	m	40-64
979	1	P	arr	45.45	3.30	29.50	11.19	m	40-64
980	1	P	arr	45.75	3.30	25.10	13.15	m	40-64
981	2	P	arr	45.55	2.50	47.90	5.22	h	40-64
982	1	P	arr	46.65	7.00	48.60	14.40	m	40-64
983	1	P	arr	46.15	5.00	30.80	16.23	h	40-64
984	1	P	arr	47.45	7.50	32.90	22.80	m	40-64
985	1	P	arr	48.60	3.80	37.40	10.16	m	40-64
986	1	P	arr	49.80	4.30	17.70	24.29	m	40-64
987	2	P	arr	45.05	1.80	33.40	5.39	h	40-64
988	1	P	arr	46.15	4.00	24.80	16.13	h	40-64
989	1	P	arr	48.15	3.20	34.60	9.25	h	40-64
990	1	P	arr	47.00	4.70	37.90	12.40	m	40-64
991	1	P	arr	49.10	2.70	29.10	9.28	h	40-64
992	1	P	arr	49.70	4.50	33.90	13.27	m	40-64
993	1	P	arr	47.65	5.50	46.80	11.75	h	40-64
994	1	P	arr	49.35	6.60	36.70	17.98	m	40-64
995	1	P	arr	49.80	4.90	47.50	10.32	m	40-64
996	1	P	arr	49.25	4.50	30.60	14.71	m	40-64
997	1	P	arr	45.25	4.80	31.10	15.43	m	40-64
998	1	P	arr	46.00	3.10	34.20	9.06	m	40-64
999	1	P	arr	47.70	4.60	32.00	14.38	m	40-64
1000	1	P	arr	47.20	4.70	35.10	13.39	m	40-64
1001	1	P	arr	49.50	4.00	31.90	12.54	h	40-64
1002	1	P	arr	47.90	5.50	31.10	17.68	h	40-64
1003	1	P	arr	49.50	6.30	47.30	13.32	h	40-64
1004	1	P	arr	49.45	4.00	42.50	9.41	m	40-64
1005	1	P	arr	47.00	4.90	25.90	18.92	h	40-64
1006	1	P	arr	49.00	2.10	39.90	5.26	m	40-64
1007	1	P	arr	48.95	4.10	33.50	12.24	h	40-64
1008	1	P	arr	47.35	4.80	28.10	17.08	m	40-64
1009	1	P	arr	47.70	4.00	33.30	12.01	m	40-64
1010	1	P	arr	47.60	4.30	33.50	12.84	m	40-64
1011	1	P	arr	46.65	4.20	36.10	11.63	h	40-64
1012	1	P	arr	45.50	4.50	24.70	18.22	m	40-64
1013	1	P	arr	54.15	6.70	63.10	10.62	m	40-64
1014	1	P	arr	51.75	6.00	52.70	11.39	m	40-64
1015	1	P	arr	51.40	5.50	55.90	9.84	m	40-64
1016	1	P	arr	52.45	5.80	42.20	13.74	m	40-64
1017	1	P	arr	53.35	3.30	45.10	7.32	m	40-64
1018	1	P	arr	54.90	7.30	56.80	12.85	m	40-64
1019	1	P	arr	50.20	1.30	4.20	30.95	m	40-64
1020	1	P	arr	54.00	3.60	50.00	7.20	m	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
1021	1	P	arr	54.05	1.00	59.60	1.68	h	40-64
1022	2	P	arr	52.25	2.50	42.60	5.87	m	40-64
1023	1	P	arr	50.00	6.40	54.40	11.76	h	40-64
1024	1	P	arr	50.30	6.20	42.10	14.73	m	40-64
1025	1	P	arr	50.80	4.70	41.80	11.24	h	40-64
1026	1	P	arr	50.80	6.90	50.00	13.80	m	40-64
1027	1	P	arr	54.90	6.20	50.90	12.18	m	40-64
1028	1	P	arr	50.00	6.50	49.90	13.03	h	40-64
1029	1	P	arr	54.00	5.00	44.90	11.14	h	40-64
1030	1	P	arr	50.10	3.30	36.60	9.02	h	40-64

ind	sp	área	sitio	long (mm)	pf (g)	pt (g)	IDC	sexo	cat (mm)
1031	1	P	arr	50.10	7.20	35.70	20.17	m	40-64
1032	1	P	arr	50.00	3.80	35.10	10.83	h	40-64
1033	1	P	arr	55.75	5.40	72.40	7.46	h	40-64
1034	1	P	arr	55.60	6.80	67.60	10.06	m	40-64
1035	1	P	arr	55.90	6.90	69.60	9.91	h	40-64
1036	2	P	arr	55.00	3.00	49.50	6.06	m	40-64
1037	1	P	arr	57.40	5.50	43.80	12.56	h	40-64
1038	1	P	arr	63.50	2.70	25.20	10.71	h	40-64

### Rodríguez, Arturo

Apéndice 13-1. Invertebrados acuáticos en quebrada de la lechería de acuerdo a sustrato y condición para el día 1.

Familia	Genero	Sust	Cond	Sitio	N
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	P	A	1	2
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	P	C	3	3
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	P	A	3	3
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	P	C	1	6
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	P	A	2	7
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	H	C	1	9
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	H	C	3	25
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	H	A	3	30
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	H	C	2	31
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	H	A	1	52
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	H	A	2	62
Baetidae	<i>Baetodes</i>	H	A	2	2
Baetidae	<i>Baetodes</i>	P	C	2	2
Baetidae	<i>Baetodes</i>	H	A	3	7
Baetidae	<i>Baetodes</i>	P	A	3	7
Baetidae	<i>Baetodes</i>	P	A	2	21
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	H	C	2	1
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	H	A	2	1
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	P	C	3	1
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	H	A	3	6
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	P	C	2	10
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	H	A	1	15
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	P	A	2	16
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	P	A	1	17
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	P	A	3	21
Baetidae	<i>Cloeodes</i>	P	C	2	1
Baetidae	<i>Cloeodes</i>	P	A	1	1
Baetidae	<i>Cloeodes</i>	P	A	2	1
Baetidae	<i>Cloeodes</i>	P	A	3	1
Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i>	H	C	1	1
Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i>	H	C	2	1
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	H	C	3	1

Familia	Genero	Sust	Cond	Sitio	N
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	P	A	3	1
Ceratogonidae	<i>CF.Atrichopon</i>	H	C	2	1
Chironomidae	indet	P	C	1	2
Chironomidae	indet	P	C	3	2
Chironomidae	indet	P	C	2	4
Chironomidae	indet	P	A	1	4
Chironomidae	indet	H	A	3	5
Chironomidae	indet	H	C	2	6
Chironomidae	indet	H	C	3	6
Chironomidae	indet	H	C	1	7
Chironomidae	indet	H	A	1	9
Chironomidae	indet	H	A	2	10
Corydalidae	<i>Corydalis</i>	P	A	1	1
Elmidae	<i>Heterelmis</i>	H	C	2	1
Elmidae	<i>Microcylloepus</i>	H	C	1	1
Elmidae	<i>Microcylloepus</i>	H	A	3	1
Elmidae	<i>Neocylloepus</i>	H	C	2	1
Elmidae	<i>Phanoceros</i>	H	C	3	2
Elmidae	<i>Phanoceros</i>	H	A	1	3
Gastropoda	indet	H	C	1	1
Gastropoda	indet	P	A	1	1
Gastropoda	indet	H	A	1	2
Gastropoda	indet	P	A	2	2
Gastropoda	indet	H	A	2	3
Gastropoda	indet	P	A	3	3
Gastropoda	indet	H	A	3	4
Gastropoda	indet	P	C	3	5
Gastropoda	indet	P	C	1	12
Gastropoda	indet	H	C	3	16
Gastropoda	indet	P	C	2	18
Gastropoda	indet	H	C	2	30
Glossosomatidae	indet	H	A	3	1

Familia	Genero	Sust	Cond	Sitio	N
Glossosomatidae	indet	P	C	3	4
Glossosomatidae	indet	P	A	2	4
Glossosomatidae	indet	P	A	1	6
Glossosomatidae	indet	P	C	2	11
Glossosomatidae	indet	P	A	3	13
Glossosomatidae	indet	P	C	1	29
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	H	C	1	1
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	H	A	2	1
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	H	A	1	2
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	P	C	3	2
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	P	C	2	5
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	H	C	3	17
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	H	A	2	2
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	P	A	1	11
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	P	A	3	11
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	P	C	1	12
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	H	A	3	13
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	P	A	2	13
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	H	C	1	15
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	H	C	2	17
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	H	A	1	22
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	P	C	2	26
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	P	C	3	46
Hydroptilidae	indet	P	A	3	3
Hydroptilidae	indet	P	A	1	6
Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	H	C	3	1
Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	H	A	1	2
Leptohyphidae	indet	H	C	2	1
Leptohyphidae	indet	H	C	3	1
Leptohyphidae	indet	H	A	3	8
Leptohyphidae	indet	H	C	1	12
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	P	C	1	1
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	P	C	3	4
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	P	A	1	4
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	P	A	3	5
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	P	C	2	7
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	P	A	2	9
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	H	C	1	18
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	H	A	2	24
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	H	A	1	25
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	H	C	3	28
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	H	C	2	38
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	H	A	3	40
Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i>	H	A	3	1
Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i>	P	C	1	1
Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i>	P	A	3	1
Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i>	P	A	1	5
Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	H	C	2	1
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	H	C	1	2

Familia	Genero	Sust	Cond	Sitio	N
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	H	C	2	2
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	P	C	1	2
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	P	A	1	2
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	P	A	3	2
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	H	C	3	3
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	H	A	3	3
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	P	C	3	4
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	P	A	2	4
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	H	A	1	5
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	P	C	2	9
Libellulidae	indet	H	C	1	1
Libellulidae	indet	P	A	3	1
Muscidae	<i>Lispe</i>	H	C	1	1
Muscidae	<i>Lispe</i>	P	C	3	5
Muscidae	<i>Lispe</i>	P	C	1	12
Muscidae	<i>Lispe</i>	H	C	3	16
Muscidae	<i>Lispe</i>	P	C	2	18
Muscidae	<i>Lispe</i>	H	C	2	30
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	H	A	1	1
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	H	A	2	1
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	H	C	1	2
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	H	C	2	2
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	P	C	3	3
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	H	C	1	1
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	H	C	3	1
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	P	A	2	1
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	H	C	2	2
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	P	C	2	4
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	P	C	3	7
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	H	C	1	1
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	H	C	3	1
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	H	A	1	1
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	P	C	1	1
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	P	C	3	1
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	P	A	1	4
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	P	A	3	4
Psychodidae	<i>Maruina</i>	P	C	2	1
Psychodidae	<i>Maruina</i>	P	A	3	1
Pyralidae	<i>Petrophyla</i>	P	A	2	5
Pyralidae	<i>Petrophyla</i>	P	C	2	7
Pyralidae	<i>Petrophyla</i>	P	A	3	32
Pyralidae	<i>Petrophyla</i>	P	A	1	36
Simuliidae	<i>Simulium</i>	P	A	2	1
Simuliidae	<i>Simulium</i>	P	C	1	2
Simuliidae	<i>Simulium</i>	P	C	2	2
Simuliidae	<i>Simulium</i>	H	C	1	3
Simuliidae	<i>Simulium</i>	P	C	3	10
Simuliidae	<i>Simulium</i>	H	A	2	34
Simuliidae	<i>Simulium</i>	H	A	3	39



Familia	Genero	Sust	Cond	Sitio	N
Simuliidae	<i>Simulium</i>	H	C	3	42
Simuliidae	<i>Simulium</i>	H	C	2	48
Simuliidae	<i>Simulium</i>	H	A	1	55
Xiphocentronidae	indet	P	A	3	2

Familia	Genero	Sust	Cond	Sitio	N
Xiphocentronidae	indet	P	C	2	3
Xiphocentronidae	indet	P	A	1	3

Sust= sustrato, Cond= condición, N= número  
P= piedra, H= hoja, A= abierto, C= cerrado

Apéndice 13-21. Invertebrados acuáticos en quebrada de la lechería de acuerdo corriente para el día 2.

Familia	Género	N	Corr.	Sitio
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	2	R	1
Baetidae	<i>Baetodes</i>	1	R	3
Baetidae	<i>Baetodes</i>	3	R	4
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	14	R	1
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	14	R	2
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	5	R	3
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	29	R	4
Baetidae	<i>Cloeodes</i>	3	L	3
Baetidae	<i>Cloeodes</i>	1	L	4
Ceratopogonidae	<i>Ceratopogonidae</i>	1	L	2
Chironomidae	<i>Indet</i>	4	L	2
Chironomidae	<i>Indet</i>	7	L	3
Chironomidae	<i>Indet</i>	2	L	4
Chironomidae	<i>Indet</i>	3	R	1
Chironomidae	<i>Indet</i>	9	R	2
Chironomidae	<i>Indet</i>	16	R	3
Chironomidae	<i>Indet</i>	3	R	4
Corydalidae	<i>Corydalus</i>	1	R	1
Empididae	<i>Hemerodromia</i>	1	L	4
Gastropoda	<i>indet</i>	12	L	2
Gastropoda	<i>indet</i>	9	L	4
Gastropoda	<i>indet</i>	1	R	1
Gastropoda	<i>indet</i>	6	R	2
Gastropoda	<i>indet</i>	6	R	3
Gastropoda	<i>indet</i>	7	R	4
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	35	L	1
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	4	L	2
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	10	L	3
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	10	L	4
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	10	R	1
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	1	R	2
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	8	R	3
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	23	R	4
Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	1	L	4
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	1	R	1
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	5	R	2
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	2	R	4
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	3	L	3
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	8	R	1
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	6	R	2

Familia	Género	N	Corr.	Sitio
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	9	R	3
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	8	R	4
Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	3	L	2
Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	2	L	3
Hydroptilidae	<i>Leuchotrichia</i>	2	R	1
Hydroptilidae	<i>Leuchotrichia</i>	18	R	2
Hydroptilidae	<i>Leuchotrichia</i>	4	R	3
Hydroptilidae	<i>Leuchotrichia</i>	3	R	4
Hydroptilidae	<i>Neotrichia</i>	1	L	4
Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i>	2	L	2
Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	1	L	2
Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	2	L	3
Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	1	L	4
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	1	R	1
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	10	R	2
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	1	R	3
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	1	R	4
Leptohiphidae	<i>indet</i>	2	L	1
Leptohiphidae	<i>indet</i>	3	L	2
Leptohiphidae	<i>indet</i>	1	L	4
Leptohiphidae	<i>Tricorythodes</i>	4	L	2
Leptohiphidae	<i>Tricorythodes</i>	6	L	3
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	29	L	1
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	15	L	2
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	43	L	3
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	15	L	4
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	14	R	1
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	14	R	2
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	7	R	3
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	10	R	4
Megapodagrionidae	<i>Heteagrion?</i>	1	L	3
Naucoridae	<i>Limnocois</i>	1	L	3
Naucoridae	<i>Limnocois</i>	1	R	4
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	1	R	2
Polychaeta	<i>indet</i>	1	R	2
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	2	L	1
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	3	L	2
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	1	R	1
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	2	R	2
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	2	R	3

Familia	Género	N	Corr.	Sitio
Psephenidae	<i>Psephenus</i>	1	R	4
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	2	L	1
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	9	L	2
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	9	L	3
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	22	L	4
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	6	R	1
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	16	R	2
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	35	R	3
Pyralidae	<i>Petrophila</i>	23	R	4
Simulidae	<i>Simulium</i>	3	R	1

Familia	Género	N	Corr.	Sitio
Simulidae	<i>Simulium</i>	1	R	2
Simulidae	<i>Simulium</i>	3	R	3
Simulidae	<i>Simulium</i>	4	R	4
Tipulidae	<i>tipulidaeA</i>	1	R	2
Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	2	L	1
Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	1	L	4
Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	1	R	1
Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	1	R	4

Corr.= corriente, N= número  
R= rápido, L=lento

### Apéndice 13-1. Invertebrados acuáticos en quebrada de la lechería de acuerdo a sustrato y condición para el día 1.

Familia	Género	N	Corr	Sitio
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	2	L	3
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	12	R	1
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	70	R	2
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	122	R	3
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	34	R	4
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	2	R	1
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	7	R	4
Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	1	R	1
Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	3	R	4
Annelida	<i>indet</i>	1	L	3
Baetidae	<i>Baetodes</i>	1	R	1
Baetidae	<i>Baetodes</i>	1	R	4
Caenidae	<i>Caenis</i>	1	L	2
Caenidae	<i>Caenis</i>	1	R	1
Caenidae	<i>Caenis</i>	2	R	2
Caenidae	<i>Caenis</i>	1	L	3
Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	5	R	4
Gastropoda	<i>indet</i>	51	L	1
Gastropoda	<i>indet</i>	17	L	2
Gastropoda	<i>indet</i>	1	L	3
Gastropoda	<i>indet</i>	9	L	4
Gastropoda	<i>indet</i>	16	R	2
Gastropoda	<i>indet</i>	1	R	3
Gastropoda	<i>indet</i>	3	R	4
Phylopotamidae	<i>Chimarra</i>	10	R	1
Phylopotamidae	<i>Chimarra</i>	4	R	2
Phylopotamidae	<i>Chimarra</i>	3	R	4
Chironomidae	<i>indet</i>	17	L	1
Chironomidae	<i>indet</i>	5	L	2
Chironomidae	<i>indet</i>	19	L	3
Chironomidae	<i>indet</i>	11	L	4
Chironomidae	<i>indet</i>	13	R	1
Chironomidae	<i>indet</i>	9	R	2
Chironomidae	<i>indet</i>	27	R	3
Chironomidae	<i>indet</i>	16	R	4

Familia	Género	N	Corr	Sitio
Corydalidae	<i>Corydalus</i>	1	R	1
Planaria	<i>Duchesia</i>	1	R	1
Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	2	R	2
Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	2	R	4
Ceratopoginodae	<i>Forcipomyia</i>	1	R	3
Empididae	<i>Hemerodromia</i>	1	R	1
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	2	L	1
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	2	R	2
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	1	R	4
Megapodagrionidae	<i>Heteragrion</i>	2	L	2
Megapodagrionidae	<i>Heteragrion</i>	1	R	4
Elmidae	<i>Heterelmis</i>	1	R	1
Elmidae	<i>Heterelmis</i>	2	R	4
Crustacea	<i>indet</i>	5	L	1
Crustacea	<i>indet</i>	1	L	2
Crustacea	<i>indet</i>	5	R	1
Crustacea	<i>indet</i>	10	R	2
Crustacea	<i>indet</i>	1	R	3
Crustacea	<i>indet</i>	2	R	4
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	1	L	2
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	1	L	3
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	41	R	1
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	10	R	2
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	20	R	3
Leptohiphidae	<i>Leptohiphes</i>	24	R	4
Leptohiphidae	<i>indet</i>	27	L	1
Leptohiphidae	<i>indet</i>	18	L	2
Leptohiphidae	<i>indet</i>	45	L	3
Leptohiphidae	<i>indet</i>	46	L	4
Leptohiphidae	<i>indet</i>	6	R	2
Leptohiphidae	<i>indet</i>	4	R	3
Leptohiphidae	<i>indet</i>	1	R	4
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	10	R	3
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	6	R	4
Libellulidae	<i>indet</i>	1	L	3

Familia	Género	N	Corr	Sitio
Libellulidae	<i>indet</i>	1	L	4
Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	2	L	4
Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	1	R	1
Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i>	1	L	4
Elmidae	<i>Phanoceros</i>	2	R	1
Elmidae	<i>Phanoceros</i>	3	R	4
Calamoceratidae	<i>Philloicus</i>	1	L	3
Calamoceratidae	<i>Philloicus</i>	1	L	4
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	10	L	4
Simuliidae	<i>Simulium</i>	1	L	3
Simuliidae	<i>Simulium</i>	47	R	1
Simuliidae	<i>Simulium</i>	57	R	2

Familia	Género	N	Corr	Sitio
Simuliidae	<i>Simulium</i>	102	R	3
Simuliidae	<i>Simulium</i>	93	R	4
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	23	R	1
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	15	R	2
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	3	R	3
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	15	R	4
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	7	R	2
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	2	R	3
Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	7	R	4
Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i>	1	R	1

Corr.= corriente, N= número  
R= rápido, L=lento

## Rojas, Licia

Apéndice 14. Valores del número de individuos contados (Arrastre), del número de individuos según alícuota (Arrastre Absoluto) y de la concentración según el volumen muestreado (Concentración) según taxa y lugar de muestreo. Sitio: B.M.=Boca del Manglar de llano Bonito, P.L.= Punta Larga.

Taxa	Sitio	Conteo	Arrastre	Concentración	Conteo	Arrastre	Concentración	Conteo	Arrastre	Concentración
		Lineal	Absoluto	ind/m <sup>3</sup>	Circular	Absoluto	ind/m <sup>3</sup>	Vertical	Absoluto	ind/m <sup>3</sup>
radiolarios	B.M.	11	1408	48.55	0	0	0.00	5	40	15.69
foraminíferos	B.M.	1	128	4.41	1	64	2.21	0	0	0.00
hidromedusas	B.M.	2	256	8.83	3	192	6.62	24	192	75.29
sifonóforos	B.M.	0	0	0.00	1	64	2.21	10	80	31.37
ctenóforos	B.M.	1	128	4.41	0	0	0.00	0	0	0.00
Cuvierina	B.M.	118	15104	520.83	10	640	22.07	11	88	34.51
Limacina	B.M.	78	9984	344.28	3	192	6.62	11	88	34.51
larvas de anélidos	B.M.	2	256	8.83	3	192	6.62	10	80	31.37
nauplios cirripedios	B.M.	2	256	8.83	0	0	0.00	6	48	18.82
copépodos	B.M.	360	46080	1588.97	444	28416	979.86	286	2288	897.25
Evadne	B.M.	22	2816	97.10	35	2240	77.24	0	0	0.00
Penilia	B.M.	1	128	4.41	8	512	17.66	0	0	0.00
ostrácodos	B.M.	27	3456	119.17	12	768	26.48	75	600	235.29
larvas de cangrejos	B.M.	512	65536	2259.86	164	10496	361.93	17	136	53.33
larvas de camarón	B.M.	13	1664	57.38	31	1984	68.41	0	0	0.00
larvas de equinodermos	B.M.	1	128	4.41	1	64	2.21	0	0	0.00
quetognatos	B.M.	10	1280	44.14	23	1472	50.76	36	288	112.94
apendicularias	B.M.	23	2944	101.52	16	1024	35.31	20	160	62.75
salpas	B.M.	1	128	4.41	0	0	0.00	0	0	0.00
huevos de peces	B.M.	1	128	4.41	0	0	0.00	31	248	97.25
larvas de peces	B.M.	3	384	13.24	0	0	0.00	1	8	3.14
huevos de invertebrados	B.M.	29	3712	128.00	46	2944	101.52	14	112	43.92
otros	B.M.	6	768	26.48	2	128	4.41	0	0	0.00
larva de ctenóforo	B.M.	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00
larva de sipuncúlido	B.M.	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00
nauplios copépodos	B.M.	0	0	0.00	0	0	0.00	16	128	50.20
doliolum	B.M.	0	0	0.00	0	0	0.00	1	8	3.14

Taxa	Sitio	Conteo	Arrastre	Concentración	Conteo	Arrastre	Concentración	Conteo	Arrastre	Concentración
		Lineal	Absoluto	ind/m <sup>3</sup>	Circular	Absoluto	ind/m <sup>3</sup>	Vertical	Absoluto	ind/m <sup>3</sup>
gimnosomato	B.M.	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00
larva de stomatópoda	B.M.	0	0	0.00	0	0	0.00	1	8	3.14
bivalvo	B.M.	0	0	0.00	0	0	0.00	1	8	3.14
radiolarios	P.L.	0	0	0.00	3	384	13.24	11	176	37.37
foraminíferos	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00
hidromedusas	P.L.	5	1280	44.14	1	128	4.41	22	352	74.73
sifonóforos	P.L.	0	0	0.00	1	128	4.41	0	0	0.00
ctenóforos	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00
Cuvierina	P.L.	32	8192	282.48	3	384	13.24	40	640	135.88
Limacina	P.L.	4	1024	35.31	2	256	8.83	12	192	40.76
larvas de anélidos	P.L.	1	256	8.83	0	0	0.00	4	64	13.59
nauplios cirripedios	P.L.	2	512	17.66	0	0	0.00	0	0	0.00
copépodos	P.L.	304	77824	2683.59	499	63872	2202.48	372	5952	1263.69
Evadne	P.L.	35	8960	308.97	8	1024	35.31	0	0	0.00
Penilia	P.L.	35	8960	308.97	29	3712	128.00	2	32	6.79
ostrácodos	P.L.	761	194816	6717.79	158	20224	697.38	122	1952	414.44
larvas de cangrejos	P.L.	109	27904	962.21	321	41088	1416.83	9	144	30.57
larvas de camarón	P.L.	13	3328	114.76	8	1024	35.31	12	192	40.76
larvas de equinodermos	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	1	16	3.40
quetognatos	P.L.	33	8448	291.31	67	8576	295.72	41	656	139.28
apendicularias	P.L.	2	512	17.66	3	384	13.24	29	464	98.51
salpas	P.L.	10	2560	88.28	7	896	30.90	0	0	0.00
huevos de peces	P.L.	8	2048	70.62	21	2688	92.69	16	256	54.35
larvas de peces	P.L.	2	512	17.66	0	0	0.00	1	16	3.40
huevos de invertebrados	P.L.	6	1536	52.97	1	128	4.41	684	10944	2323.57
otros	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	1	16	3.40
larva de ctenóforo	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	1	16	3.40
larva de sipuncúlido	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	2	32	6.79
nauplios copépodos	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	10	160	33.97
doliolum	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	6	96	20.38
gimnosomato	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	1	16	3.40
larva de stomatópoda	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00
Bivalvo	P.L.	0	0	0.00	0	0	0.00	0	0	0.00

### Soer, Katja

#### Apéndice 15: Datos de murciélagos, aves en apéndice 9, con sus medidas generales.

Especie	Antebrazo (mm)	Tibia (mm)	Peso (g)	Sexo	Fecha
C. castanea	35	14	15	h	17/01/01
C. castanea	35	15	14	h	17/01/01
C. castanea	34	15	14	h	17/01/01
C. castanea	35	14	12.5	m	17/01/01
C. perspicillata	42	20	21	h	17/01/01
C. castanea	35	15	7	h	17/01/01
C. castanea	36	14	17	m	17/01/01
C. perspicillata	45	20	20	m	17/01/01
C. castanea	37	14	12	h	17/01/01
C. castanea	36	14	13	m	17/01/01

Especie	Antebrazo (mm)	Tibia (mm)	Peso (g)	Sexo	Fecha
C. castanea	36	15	10	h	17/01/01
C. perspicillata	43	18	20	m	17/01/01
A. lituratus	68			h	17/01/01
C. castanea	36	14	10	m	17/01/01
A. watsoni	40		11	h	17/01/01
C. castanea	36	14	13.5	m	17/01/01
C. castanea	36	15		h	17/01/01
C. perspicillata	42	20	18	m	17/01/01
C. castanea	35	15	10.5	h	17/01/01
C. perspicillata	40	19	19	h	17/01/01

Especie	Antebrazo (mm)	Tibia (mm)	Peso (g)	Sexo	Fecha
A. watsoni	36		11	m	17/01/01
C. perspicillata	41	19	20.5	m	17/01/01
S. bilineata	47		10	h	17/01/01
C. castanea	35	14	15	m	17/01/01
C. castanea	35	14	15	h	17/01/01
C. castanea	35	15	14	h	17/01/01
C. castanea	34	14	12	h	17/01/01
C. breviceauda	40	18	18	m	17/01/01
C. castanea	34	14	14	h	17/01/01
C. perspicillata	42	19	18	m	17/01/01
C. perspicillata	45	20	22	m	17/01/01
A. watsoni	35		11	m	17/01/01
C. castanea	37	10	13	h	17/01/01
C. breviceauda	39	18	22	h	17/01/01
C. breviceauda	42	18	20	m	17/01/01
T. cirrhosus	59		32	m	17/01/01
C. castanea	40.5	14	15	h	17/01/01
A. watsoni	38		13	m	17/01/01
A. watsoni	36		12	m	17/01/01
C. castanea	35	14	12	m	17/01/01
C. perspicillata	41	20	21	m	17/01/01
C. castanea	35	14	13	m	17/01/01
C. breviceauda	40	18	19	m	17/01/01
C. breviceauda	39	18	20	h	17/01/01
C. perspicillata	45	22	22	h	17/01/01
C. perspicillata	41	19	24	h	17/01/01
T. cirrhosus	60		34	m	17/01/01
T. cirrhosus	60		35	m	17/01/01
C. perspicillata	41.4	22	21	m	17/01/01
C. castanea	46	14	15	m	17/01/01
C. castanea	37	14	12	m	17/01/01
C. perspicillata	40	19	13	m	17/01/01
T. cirrhosus	59		41	h	17/01/01
C. breviceauda	40	18	20	m	17/01/01
C. breviceauda	41	19	21	h	17/01/01
C. breviceauda	41	18	18	m	17/01/01
C. castanea	35	14	12	m	17/01/01
C. perspicillata	42	19	18	m	17/01/01
C. breviceauda	41	18	18	h	17/01/01
C. perspicillata	42	18	18	h	17/01/01
C. perspicillata	41	20	17	m	17/01/01
C. castanea	35	14	19	m	17/01/01
C. perspicillata	39	19	19	m	17/01/01
C. castanea				m	18/01/01
C. perspicillata	41	19	19	m	18/01/01
C. perspicillata				h	18/01/01
C. castanea	37	14		m	18/01/01
C. perspicillata	43	19	17	h	18/01/01
C. perspicillata	43	20		m	18/01/01
C. perspicillata	43	18	18.5	h	18/01/01
C. castanea	35	15	10.5	m	18/01/01
C. castanea	35	14	11	m	18/01/01
C. castanea	35	14	11.5	h	18/01/01
C. castanea	35	14	11	m	18/01/01
C. perspicillata	42	20	18	h	18/01/01
C. castanea	36	14	12	h	18/01/01
C. perspicillata	41	19	16	h	18/01/01
C. perspicillata	40	19	16	m	18/01/01

Especie	Antebrazo (mm)	Tibia (mm)	Peso (g)	Sexo	Fecha
C. castanea	35	14	12	h	18/01/01
C. perspicillata	41	19		h	18/01/01
C. breviceauda	40	17	19	m	18/01/01
C. perspicillata	42	19	20.5	m	18/01/01
C. castanea	36	14	12	m	18/01/01
C. castanea	38	14	13	h	18/01/01
A. watsoni	35		10	m	18/01/01
C. castanea	37	15	13	h	18/01/01
C. castanea	34	14	12	m	18/01/01
C. castanea	35	14	11	m	18/01/01
C. castanea	36	14	12.5	m	18/01/01
C. perspicillata	43	19	23	m	18/01/01
C. breviceauda	40	17	18	h	18/01/01
C. perspicillata	41	19	19	m	18/01/01
C. breviceauda	40	18	19	m	18/01/01
C. perspicillata	42	19	20	h	18/01/01
C. castanea	35	14	12	h	18/01/01
C. perspicillata	44	20	22	h	18/01/01
C. breviceauda	41	18	19	m	18/01/01
C. perspicillata	43	20	21	m	18/01/01
C. castanea	34	14	14		18/01/01
C. castanea	36	14	15	m	18/01/01
C. breviceauda	40	18	19	m	18/01/01
C. castanea	36	14	14	h	18/01/01
C. castanea	34	14	13	h	18/01/01
G. soricina	34		13	h	18/01/01
C. castanea	35	14	14	h	18/01/01
C. perspicillata	39	19	19	m	18/01/01
C. castanea	35	14	16	m	18/01/01
C. castanea	34	14	12	h	18/01/01
C. castanea	35	14	15	h	18/01/01
C. castanea	34	14	12	h	18/01/01
C. castanea	35	14	11	h	18/01/01
A. watsoni	35		12	m	18/01/01
C. castanea	35	14	13	h	18/01/01
C. castanea	35	14	15	h	18/01/01
G. soricina	34		10	m	18/01/01
C. castanea	36	14	14	m	18/01/01
L. mordax	31		8	m	18/01/01
A. watsoni	36		15	h	18/01/01
G. soricina	34		15	m	18/01/01
C. perspicilata	42	20	20	m	19/01/01
C. perspicilata	39	19	20	m	19/01/01
C. perspicilata	41	20	19	m	19/01/01
C. perspicilata	43	19	22	m	19/01/01
C. perspicilata	36	19	14	m	19/01/01
C. perspicilata	40	19	18	h	19/01/01
C. perspicilata	39	20	14	m	19/01/01
C. castanea	35	16	14	h	19/01/01
C. perspicilata	45	18	21	m	19/01/01
C. castanea	36	15	14	h	19/01/01
C. perspicilata	40	20	22	h	19/01/01
C. castanea	37	15	16	h	19/01/01
C. perspicilata	40	19	19	h	19/01/01
C. perspicilata	42	20	19	h	19/01/01
C. perspicilata	44	24	18	h	19/01/01
C. perspicilata	45	20	18	m	19/01/01
C. castanea	34	14	15	m	19/01/01

Especie	Antebrazo (mm)	Tibia (mm)	Peso (g)	Sexo	Fecha
C.perspíclata	41	19	19	m	19/01/01
C.perspíclata	42	20	20	h	19/01/01
C.perspíclata	38	19	18	m	19/01/01
C.perspíclata	43	18	23	h	19/01/01
C.castanea	38	14	15	h	19/01/01
C.castanea	38	15	15	m	19/01/01
C.castanea	39	14	14	h	19/01/01
C.brevicauda	40	16	19	h	19/01/01
C.castanea	39		15		19/01/01
C.castanea	36	15	17	m	19/01/01
C.perspíclata	40	20	18	m	19/01/01
C.castanea	40	15	16	m	19/01/01
A. watsoni	41	15	13	h	19/01/01
C.castanea	38	15	16	m	19/01/01
C.castanea	38	15	14	h	19/01/01
A. watsoni	41	17	15	h	19/01/01
C.castanea	35	15	15	h	19/01/01
C. castanea	38	15	11	h	19/01/01
C.castanea	34	15	15	h	19/01/01
A. watsoni	40	15	14	m	19/01/01
C.castanea	37	15	14	m	19/01/01
C.castanea	35	14	22	h	19/01/01
C. brevicauda	38	18	15	m	19/01/01
C.perspíclata	44	20	19	m	19/01/01
C.castanea	38	15	11	h	19/01/01
C.castanea	37	15	12	h	19/01/01
C.castanea	47	15	12	h	19/01/01

Especie	Antebrazo (mm)	Tibia (mm)	Peso (g)	Sexo	Fecha
C.castanea	37	14	14	h	19/01/01
C.castanea	37	13		h	19/01/01
C.castanea	38	15		h	19/01/01
C.castanea	48	15	15	h	19/01/01
C.perspíclata	35	18	21	h	19/01/01
C.castanea	35	14	12	h	19/01/01
C.perspíclata	43	18	16	m	19/01/01
C.castanea	34	14	14	h	19/01/01
C.perspíclata	42	20	16	m	19/01/01
C.castanea	35	15	11	h	19/01/01
C.perspíclata	42	20	13	m	19/01/01
G. soricina	35		9	m	19/01/01
C.perspíclata	42	20	14	m	19/01/01
C.castanea	36	17	13	h	19/01/01
G. soricina	37		9	m	19/01/01
C.perspíclata	44	18	33	m	19/01/01
C.perspíclata	43	21	24	h	19/01/01
C.perspíclata	43	21	22	m	19/01/01
C.perspíclata	43	20	24	h	19/01/01
C.castanea	35	16	21	h	19/01/01
C.perspíclata	45	21	21	h	19/01/01
C.perspíclata	41	21	19	m	19/01/01
C.perspíclata	42	20	16	h	19/01/01
C.castanea	35	16	19	m	19/01/01
C.castanea	38	17	16	h	19/01/01
C.castanea	38	16	15	m	19/01/01