

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

CURSO

BIOLOGÍA DE CAMPO 2005



COORDINADORES

**Federico Bolaños
Roberto A. Cordero**

GOLFITO, COSTA RICA Enero-Febrero 2005.

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 el trabajo de campo en los trópicos. La metodología radica en enseñar cómo formular preguntas, enfrentando el 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 octava vez se desarrolla en la región de Golfito, desde el 5 de enero al 2 de febrero del 2005. Golfito continua demostrando ser 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. Es también en este momento en que se ve el fruto que ha brindado el curso en la zona, aunque en las fechas en que se realizó éste aun no estaba listo, es también en el 2005 en que sale publicado el libro “Historia Natural de Golfito” en el que participan como autores muchas de las personas que han sido coordinadores y profesores invitados en los cursos anteriores.

En total hubo 17 estudiantes; 9 del grado de la Escuela de Biología, 7 del Sistema de Estudios de Posgrado y uno del intercambio alemán. Participaron 10 profesores visitantes. En Golfito la mayoría de los profesores invitados brindaron una conferencia sobre aspectos biológicos de su interés. También contamos con la participación de Claudio Barrantes, quien ofreció la charla “La Historia de la Colonización de la Zona Sur de Costa Rica”. Se contó con cuatro periodos de tres días para realizar los proyectos de grupo, dirigidos por los profesores invitados o los coordinadores, y el resto del tiempo para que los estudiantes realizaran su proyecto individual.

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 Daniel Briceño 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 Jorge Arturo Valverde 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 de Biología, sin embargo el Centro de Investigaciones Marinas facilita parte de éste. Muy especialmente a Magvis Rodríguez, Urpiano Reyes, Dimas Flores, Seidy Castro, José Cruz Gómez; y a la maravillosa cuchara de Marta Del Río, gran amiga y compañera en todo el tiempo de estadía en Golfito.

Índice

Presentación del curso	i
Índice	ii
Estudiantes Participantes	iv
Profesores Visitantes	iv
Coordinadores.....	iv
Asistentes.....	iv
Fotografías.....	v
Proyectos de Grupo	1
Efecto del ciclo de marea en la composición de aves en la zona intermareal del manglar Llano Bonito. Yi-men Araya Ajoy	3
Patrones de forrajeo y oviposición de minadores de hojas en <i>Piper</i> sp. (Piperaceae). Marcelo Araya Salas.....	9
Árboles aislados en potreros como sitios de establecimiento para plantas leñosas jóvenes y su función como centros de regeneración del bosque. Viviana Arguedas Porras.....	15
Inhibición en el crecimiento de frutos en <i>Gouania lupuloides</i> (Rhamnaceae). Laura Chavarría Pizarro.....	23
Utilización de una herramienta en Ecología del Paisaje, para determinar la diversidad en bentos acuáticos, para tres quebradas en Golfito. Thiago Cotta Ribeiro.....	31
Abundancia de Anfibios y Reptiles en relación a la disponibilidad de agua. Matthias Dehling.....	39
Reacción de las termitas (Isoptera: <i>Nosotitermes</i> sp) ante diferentes tipos de estímulos. Mario Espinoza.....	45
Aborto de botones florales y ovarios en un árbol de <i>Ceiba pentandra</i> (Bombacaceae). Mauricio Fernández Otárola.....	51
Estudio de la Diversidad arbórea utilizando tres parcelas permanentes en los bosques de La Gamba y El Naranjal. María Gabriela Gei	55
Comparación de la diversidad de murciélagos entre un borde de bosque y una zona semiurbana. Ana Gloria Guzmán Mora.....	65
Posibles factores que afectan la mortalidad de reinas de la hormiga <i>Azteca</i> spp. (Formicidae) en plantas de <i>Cecropia insignis</i> y <i>Cecropia obtusifolia</i> . Daniela Lizano Quesada.....	71
Estudio del desarrollo de gambas en tres especies de árboles: <i>Carapa guianensis</i> , <i>Peltogyne purpurea</i> y <i>Virola</i> sp y su relación con la pendiente del terreno. Adriana Pérez Zúñiga.....	75
Utilización como refugio y alimento de las hojas de <i>Myocarpa longipes</i> (Urticaceae) por parte de orugas de una especie de la familia Pyralidae. Mauricio Roverssi Alvarado.....	81
Efecto de la marea y de la red en la composición y abundancia del zooplancton marino en el Golfo Dulce. Ronald Iván Sánchez Argüello	85
Distribución, preferencia de percha y territorialidad de dos especies de <i>Hetaerina</i> sp. (Odonata: Calopterygidae). María Gabriela Solano Q.	93
Convergencia morfológica en el autosombreo de 4 especies de plantas con arquitecturas contrastantes. Jose D. Zúñiga	101
Proyectos Individuales.....	107
Duetos y estructura del canto en un contexto de defensa territorial en <i>Troglodytes aedon</i> . Yi-men Araya Ajoy.....	109
Distribución espacial y asignación de recursos en las infrutescencias de <i>Gouania lupuloides</i> (Rhamnaceae). Marcelo Araya Salas.....	115

Uso de hábitat y técnicas de forrajeo de las aves de un manglar. Viviana Arguedas Porras ..	121
Actividad e interacciones de reinas y obreras en un nido de la avispa <i>Chartegellus aztecus</i> (Vespidae: Polistinae: Epiponini). Laura Chavarría Pizarro	133
Estudio del Comportamiento de Cuido Parental de <i>Archocentrus sajica</i> , (Pisces: Cichlidae). Thiago Cotta Ribeiro	145
Relación entre las posiciones de las perchas de <i>Smilisca sordida</i> (Anura:Hylidae) y la distribución de serpientes que comen ranas. Matthias Dehling.....	153
Efectos en la composición y estructura de peces desde la desembocadura hasta una catarata en uno de los afluentes del Río Cañaza. Mario Espinoza M.	159
Aborto floral inducido por larvas de curculiónidos en <i>Ceiba pentandra</i> (Bombacaceae). Mauricio Fernández Otárola.....	171
Polinización y biología reproductiva de <i>Senna reticulata</i> (Caesalpinaceae). María Gabriela Gei	183
Preferencias de sustrato por el cangrejo <i>Uca argillicola</i> (Decapoda:Ocypodidae) en una zona intermareal. Ana Gloria Guzmán Mora.....	191
Diversidad y cobertura de líquenes crustosos sobre corteza de árboles en dos habitats forestales. Daniela Lizano Quesada.....	197
Relación entre la velocidad de forrajeo, el tamaño de la obrera, la presencia o ausencia de carga y el área superficial de ésta en <i>Atta colombica</i> (Formicidae: Myrmicinae). Mauricio Losilla Lacayo	205
Efecto de factores ambientales en la distribución en una quebrada y desarrollo de algunas características fenotípicas en renacuajos del sapo <i>Bufo aucoinae</i> . Adriana Pérez Zúñiga.....	211
Efecto de la vegetacion en la distribucion de las telas de <i>Modisimus dominical</i> (Araneae, Pholcidae). Mauricio Roverssi Alvarado.....	221
Distribución de frondas de <i>Adiantum latifolium</i> (Adiantaceae) y <i>Thelypteris dentata</i> (Thelypteridaceae) en una plantación de Palma Africana (<i>Elaeis guineensis</i>) .Ronald Iván Sánchez Argüello.....	225
Selección de hábitat de <i>Thyroptera tricolor</i> (Chiroptera: Thyropteridae). María Gabriela Solano Q.	233
Daños en hojas de <i>Rhizophora mangle</i> , <i>R. racemosa</i> (Rhizophoraceae) y <i>Avicennia germinans</i> (Avicenniaceae) en un gradiente de salinidad. Jose D. Zúñiga	241

Estudiantes Participantes

Adriana Pérez
Ana Gloria Guzmán
Daniela Lizano
José D. Zúñiga
Laura Chavarría
Marcelo Araya
María Gabriela Gei
María Gabriela Solano
Mario Espinoza
Mattias Dehling
Mauricio Fernández
Mauricio Losilla
Mauricio Roverssi
Ronald I. Sánchez
Thiago Cotta
Viviana Arguedas
Yi-men Araya

Profesores Visitantes

Álvaro Morales
Daniel Briceño
Eduardo Chacón
Gerardo Umaña
Jorge Lobo
José Manuel Mora
Margarita Silva
Paul Hanson
Rodolfo Ortiz
William Eberhard

Coordinadores

Federico Bolaños
Roberto A. Cordero

Asistentes

Luis Sandoval
Eddy Camacho
Guido Saborío
Sofía Rodríguez

Fotografias





Marta



Fede y Roberto



Luis y Gabrielas



Eddy



Guido y Sofia



Rodo, William, Paul y Lalo



Gearardo, Margarita y Alvaro



Daniel y José Manuel



Lobo



Ronald



Daniela



Marcelo



Adriana



Ana Gloria



Gabriela



Josè Daniel



Laura



Matias



Roversi



Mario



Maga



Yi-Men



Losilla



Mauricio



Thiago



Viviana



Roxana



Mateo

Proyectos de Grupo



Efecto del ciclo de marea en la composición de aves en la zona intermareal del manglar Llano Bonito

Yi-men Araya Ajoy

Coordinador: Luis Sandoval

En aves que usan hábitats intermareales, el ciclo de las mareas es importante para determinar el uso del hábitat (Burger *et al.* 1977), debido a que la marea afecta el espacio para forrajeo (Masson *et al.* 1995). Estas aves prefieren forrajear en las superficies lodosas, pero en marea alta este tipo de sustrato es escaso (Burger 1984). Esto resulta en altas densidades poblacionales estas áreas de forrajeo. El incremento en la densidad lleva a una competencia más intensa por espacio, por lo tanto una mayor cantidad de interacciones agresivas y o a la repartición del nicho.

Las inundaciones cíclicas de la marea no solo afectan la disponibilidad de espacio para forrajeo, también afecta la heterogeneidad del sustrato. La superficie lodosa no es homogénea, por ejemplo algunas aves prefieren la orilla del agua o los riachuelos que se forman en el lodo, al bajar la marea (Burger *et al.* 1977). Además estos sitios varían en contenido de agua y sedimentos con respecto a los ciclos de la marea, por lo que también varía la disponibilidad y diversidad de presas (Ribeiro *et al.* 2004).

Esta variación temporal y espacial en la disponibilidad de presas se ve reflejada en el uso del hábitat y actividad de forrajeo de las aves (Dolman 1995). Se han realizado varios estudios de utilización de microhábitat por aves en hábitat intermareales. Se sabe que las especies se segregan espacialmente y dependiendo de la profundidad donde se encuentran sus presas en el lodo (Barbosa 1996).

La influencia de los cambios en la disponibilidad de hábitat por el ciclo de las mareas en las aves, ha sido bien estudiado en ambientes templados (Burger 1984, Dolman 1995, Masson *et al.* 1995). La información para sistemas tropicales es muy poca pero se esperaría que la composición de aves en la zona intermareal de un manglar estuviera relacionada con la heterogeneidad espacio-temporal, efecto del ciclo de la marea. El objetivo de este proyecto es analizar el efecto del ciclo de la marea en la composición de especies de aves en el manglar Llano Bonito del Pacífico Sur de Costa Rica.

Materiales y métodos

El muestreo se realizó en el manglar de Llano Bonito de Golfito, Puntarenas, durante los días 11, 12 y 13 de enero 2005. Durante cada día se realizaron 8 sesiones de muestreo, desde que la marea estaba en su punto más alto hasta el más bajo. Se hizo un barrido de observación absoluta. Una sesión de observación absoluta consiste en contar el número máximo de individuos en un intervalo de tiempo definido. Cada sesión era de 10 minutos de observación cada 20 minutos. Se analizó el efecto del día de muestreo y nivel de marea en la abundancia de individuos y número de especies en la zona intermareal utilizando análisis de varianza de dos vías. Para analizar los efectos que tenía el día de muestreo y el nivel de la marea en los cambios de abundancia a nivel específico se utilizaron solo las especies que tenían una muestra mayor a 50 (*Arenaria interpes*, *Actitis macularia*, *Egretta cerulea* y *Calidris mauri*) y también se analizaron con análisis de varianza de dos vías.

En cada sesión se caracterizaba el tipo de sustrato y porcentaje que ocupaba cada uno del total disponible. Los tipos de sustrato fueron rocas, fango, agua y rocas con fango. Para este análisis solo se utilizó los porcentajes de uno de los días de muestreo. Para analizar estos datos se realizó una transformación de arcosen y luego se aplicó un análisis de varianza de dos vías.

Resultados

Se observaron un total de 594 individuos durante el muestreo distribuidos en 15 especies. Se obtuvo un promedio de 198 +/- 53 individuos por día de muestreo (Cuadro 1).

El número de especies encontrados en la marea mas alta fue mas bajo que en los demás niveles de marea ($F= 3.13$ $gl=7,14$ $p= 0.32$) (Cuadro1). Pero no hubieron diferencias en el número de especies encontradas en los diferentes días de muestreo ($F = 3.55$ $gl=2,14$ $p=0.032$).

El efecto de la marea no era significativo en la abundancia de individuos observados independientemente de la especie ($F= 1.30$ $gl=7,14$ $p= 0.31$). Se encontraron mayor cantidad de individuos en el último día de muestreo ($F=4.88$ $gl=2,14$ $p= 0.02$) (Cuadro 2).

Al analizar las especies que poseían una muestra mayor a 50 individuos se obtuvo que: para *Egretta cerulea* la abundancia variaba significativamente en los diferentes días de muestreo ($F= 4.67$ $gl = 2,14$ $p= 0.278$) y se encontró en mayor cantidad en los niveles de marea mas bajos ($F=4.22$ $gl = 7,14$ $p= 0.01$). Para *Actitis macularia* hubieron diferencias significativas debido al día de muestreo ($F= 9.45$ $gl= 2$ $p=0.002$) pero no para el nivel de la marea ($F= 1.49$ $gl=7,14$ $p = 0.24$). Para *Calidris mauri* hubieron diferencias para el nivel de marea encontrándose una mayor cantidad en las mareas mas bajas ($F=3.06$ $gl=7,14$ $p= 0.035$) pero su abundancia no variaba en los diferentes día de muestreo ($F=0.45$ $gl= 2,14$ $p=0.67$). *Arenarai interpes* no presentó diferencias significativas en abundancia en los diferentes días de muestreo ($F=3.44$ $gl=2,14$ $p= 0.06$) ni en los diferentes niveles de marea ($F= 1.12$ $gl=7,14$ $p= 0.4$) (Cuadro 3) .

Al analizar las diferencias con respecto al porcentaje de sustrato en los diferentes niveles de la marea se obtuvo que los porcentajes de sustrato eran diferentes en un mismo nivel de marea ($F= 0.064$ $gl=7,21$ $p=0.99$). Pero estos porcentajes se mantenían constante conforme bajaba la marea ($F= 3.75$ $gl= 3,21$ $p= 0.03$) (Cuadro 4).

Discusión

La mayoría de las especies encontradas son especies comunes de hábitat intermareales de manglar en el Pacífico Sur de Costa Rica. Solo *Tringa flaviceps* no es un habitante común de estos hábitat (Stiles *et al.* 1989).

Se encontraron diferencias en las abundancias de individuos durante los diferentes días de muestreo. No se observaron diferencias en condiciones climáticas ni en los picos de las mareas en los diferentes días de muestreo (observación personal). Por lo que las diferencias podrían deberse a un sesgo en los muestreos, debido a que no fueron las mismas personas las que tomaron los datos en los diferentes días de muestreo. Conforme baja la marea aumenta el número de especies, esto puede deberse a que: 1) Aumenta la diversidad de presas, debido a una mayor heterogeneidad en el sustrato (Burger 1984). Por

lo tanto debería haber una mayor heterogeneidad en el sustrato conforme bajaba la marea, pero al analizar las proporciones de sustrato para cada nivel se obtuvo que estas no variaban conforme bajaba la marea. Tal vez la cuantificación de la heterogeneidad del sustrato no fue la más adecuada; 2) Disminuye la competencia interespecífica, debido a una mayor abundancia de recurso lo que permitiría a especies relegadas acceder al recurso. Al analizar las proporciones de sustrato resulta que no hay diferencias en las proporciones, pero si en la cantidad de superficie expuesta conforme bajaba la marea, lo que concuerda con esta hipótesis.

Se esperaría que entre más baja sea la marea aumentaría la abundancia de individuos, esto por una mayor superficie de forrajeo expuesta (Puttik 1980) pero esto no concuerda con los resultados obtenidos. En el muestreo se contaban los individuos que estaban en el lugar pero no necesariamente estaban forrajeando, ya que las aves no solo utilizan este tipo de hábitat para forrajear. Además son varias especies que se están tomando en cuenta en este análisis y el ciclo de la marea no las afecta a todas por igual, lo que se debe tener en cuenta a la hora de interpretar el resultado.

Los resultados obtenidos al analizar la abundancia de estas especies independientemente, nos indican que el ciclo de la marea no afecta a todas las especies por igual. *Arenaria interpes* y *Actitis macularia* no presentaron diferencias en su abundancia debidas al ciclo de la marea, puede ser resultado de dos cosas. 1) Conforme baja la marea no hay una mayor disponibilidad del recurso que explotan. 2) Si hay mas recurso disponible pero no hay más individuos. Los factores que regulan la densidad poblacional en este caso no tienen que ver con la disponibilidad de espacio para forrajeo.

Para *Egretta cerulea* y *Calidris mauri* aumenta la cantidad de individuos conforme baja la marea. Además de que la disponibilidad de espacio para forrajeo está en función del ciclo de la marea, la intensidad de las interacciones –como competencia, interferencia y kleptoparasitismo también debe variar con respecto a la marea (Khachikian *et al.* 2002). Por lo tanto se esperaría una mayor cantidad de interacciones negativas en marea alta, cuando además la cantidad y diversidad de presas es menor (Dolman 1995) por lo tanto mayor abundancia de individuos en marea baja.

Los resultados de este estudio proveen información en términos de manejo y conservación de ambientes costeros. Demuestra el efecto del ciclo de las mareas en el uso del hábitat para estas aves. Dado el incremento en el uso de estas áreas para fines económicos (Ej. turismo), es importante evaluar como las actividades humanas, afectan y son afectadas por la heterogeneidad espacial y temporal de estos ambientes.

Referencias

- Barbosa, A. 1996. Foraging habitat use in a Mediterranean estuary by Dunlin, *Calidris alpina*. J. Coast. Res. 12: 996-999.
- Burger, J. 1984. Abiotic factors affecting migrant shorebirds. En Burger, G. & Olla, B.L. (eds) Shorebirds: Migration and Foraging Behaviour: 172. New York: Plenum Press.
- Burger, J., Howe, M.A., Hahn, D.C. & Chase, J. 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. Auk 94: 743-758.
- Dolman, P.M. 1995. The intensity of interference varies with resource density: evidence from a field study with Snow Buntings, *Plectrophenax nivalis*. Oecologia 102: 511–514.

- Khatchikian, C.E., Favero, M. & Vassallo, A.I. 2002. Kleptoparasitism by Brown-hooded Gulls and Grey-hooded Gulls on American Oystercatchers. *Waterbirds* 25:137-141.
- Masson, S., Desrosiers, G. & Retiere, C. 1995. Feeding periodicity of the polychaete *Nereis diversicolor* (O.F. Mueller) according to changes in the tidal cycle. *Ecoscience* 2:20-27.
- Puttick, G.M. 1980. Energy budgets of Curlew Sandpipers at Laugebaan Lagoon, South Africa. *Est.Coast.Mar.Sci.* 11:207-215.
- Ribeiro, P. D., Iribarne, O., Navarro, D. y Jaureguy, L. 2004. Environmental heterogeneity, spatial segregation of prey, and the utilization of southwest Atlantic mudflats by migratory shorebirds. *Ibis* 146 (4):672-682.
- Stiles G. y A. Skutch. 1989. *Birds of Costa Rica*. Cornell University Press. 332p.

Cuadro 1. Número de especies encontradas en los diferentes niveles de marea durante los días 11,12 y 13 de enero del 2005 en el manglar de Llano Bonito, Golfito. 1 = Marea más baja. 8= Marea más alta.

Marea	Día		
	1	2	3
1	2	7	8
2	9	9	12
3	9	8	9
4	12	9	13
5	11	11	9
6	8	8	12
7	7	10	11
8	10	10	11

Cuadro 2. Número de individuos en cada nivel de marea durante los días 11, 12 y 13 enero del 2005 en el manglar de Llano Bonito, Golfito. 1 = marea más baja 8= marea más alta.

Marea	Día			Total
	1	2	3	
1	3	18	15	36
2	16	17	34	67
3	28	15	27	70
4	20	28	25	73
5	21	30	14	65
6	17	29	40	86
7	12	39	43	94
8	11	33	59	103
Total	128	209	257	594

Cuadro 3. Promedios y desviaciones estándar del número de individuos por especies encontradas en los diferentes niveles de marea durante los días 11, 12 y 13 de enero del 2005 en el manglar de Llano Bonito, Golfo. 1 = Marea más baja. 8= Marea más alta.

Marea	1		2		3		4		5		6		7		8		Total								
Día	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3							
<i>Actitis macularia</i>	1	2	7	5	3	5	5	3	7	4	4	4	6	3	6	3	1	7	5	2	4	2	1	3	93
<i>Arenaria interpres</i>	1	2	1	0	2	5	0	0	4	1	6	0	0	13	4	5	5	5	1	5	9	0	3	4	76
<i>Butorides virescens</i>	1	0	0	1	0	1	2	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	2	20
<i>Calidris alba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Calidris mauri</i>	1	1	3	0	2	2	2	0	2	0	1	0	1	3	1	9	4	6	1	2	4	0	6	2	53
<i>Catoptrophorus semi.</i>	1	1	1	1	1	0	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	2	1	2	0	0	1	25
<i>Charadrius collaris</i>	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	2	0	0	2	0	0	0	0	2	1	1	1	14
<i>Charadrius wilsonia</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	3	0	11
<i>Egretta caerulea</i>	1	19	21	2	23	21	0	14	10	1	3	2	1	1	2	1	1	2	1	2	2	0	0	0	130
<i>Egretta thula</i>	1	4	0	0	3	4	2	3	2	2	3	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	32
<i>Eudocimus albus</i>	2	0	0	1	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	10
<i>Larus atricilla</i>	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
<i>Limnodromus griseus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Numenius phaeopus</i>	0	1	1	0	1	1	1	2	1	3	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	16
<i>Platalea ajaja</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7
<i>Tringa flaviceps</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	5	0	0	1	0	0	0	0	0	9

Cuadro 4. Variación de los porcentajes de sustrato en los diferentes niveles de marea durante los días 11,12 y 13 de enero del 2005 en el manglar de Llano Bonito, Golfito. 1 = Marea más baja. 8= Marea más alta

	Piedra	Fango	Piedra	Fango	Agua
1	5	90	0	0	5
2	5	70	0	0	5
3	10	70	10	0	10
4	10	60	15	0	15
5	35	20	30	0	15
6	50	20	25	0	5
7	75	10	10	0	5
8	90	10	0	0	0

Patrones de forrajeo y oviposición de minadores de hojas en *Piper* sp. (Piperaceae)

Marcelo Araya Salas

Coordinador: Daniel Briceño

Una mina en una hoja puede ser distinguida de otras formas de herbivoría por la presencia de capas epidérmicas en las zonas dañadas. Los minadores generalmente son visibles desde afuera por sus senderos ondulados, manchas u otras estructuras características. A parte de los minadores que comen en la hoja, hay minadores en otras partes de la planta como el tronco, las raíces o el cambium. Se conocen unas 10 000 especies con estadios larvales de minadores de hojas (Singer 1998). Se sabe que hay minadores de hojas en 51 familias, pero solo de ordenes holometábolos como Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera, de los cuales este último orden posee la mayoría de insectos minadores. Las larvas pueden pasar una parte o todo su desarrollo en la hoja. La pupación puede ocurrir en la mina o en el exterior. Esta manera de vivir provocó adaptaciones a nivel morfológico, muchas especies redujeron las patas en el estado larval, en una especie la cabeza se aplanó y tiene forma de cuña.

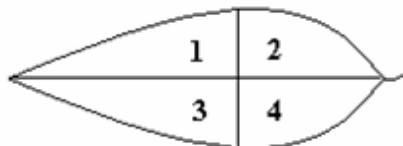
Existen varias hipótesis sobre la ventaja de ser minador en una etapa larval (Singer 1998, Scheirs 2002). En la hoja se podría escapar de enemigos naturales como depredadores, parásitos y patógenos. Sin embargo se ha visto que los minadores, por ser tan visibles, son depredados por aves e invertebrados y también sufren parasitismo (Heitland 2002). También se argumenta que la hoja podría dar protección contra condiciones desfavorables del ambiente físico, como la desecación y la radiación ultravioleta. Al comer en la hoja se podría evitar las defensas de la planta seleccionando los tejidos más nutritivos y evitando las sustancias nocivas. Aunque se ha observado que algunas plantas producen sustancias que logran detener el desarrollo del minador (Heitland 2002).

El objetivo de este trabajo es determinar los patrones de oviposición y forrajeo de insectos minadores en hojas de *Piper* sp. y ver el efecto de la herbivoría en estos patrones.

Materiales y métodos

El proyecto se llevó a cabo en el sotobosque de una plantación de palma africana (*Elaeis sp*) cercana a Golfito, en el mes de enero de 2005. *Piper* sp. Es una planta herbácea con una altura máxima de 50 cm, con hojas simples, alternas y asimétricas. Es una planta común en el sotobosque de esta plantación que consiste en plantas herbáceas, gramíneas, helechos y helicones.

Se recolectó un total de 620 hojas de *Piper* sp., 310 hojas viejas y 310 hojas jóvenes. Se trató de recolectar hojas que tuvieran algún tipo de minación o herbivoría. Las superficies de las hojas se dividió en cuatro cuadrantes utilizando como ejes la vena central y una línea perpendicular a esta, en el centro de la hoja. En cada hoja se observó el número de minadores, el sitio de oviposición, la ubicación del minador ó su sitio de salida, así como los cuadrantes donde la hoja sufrió minación. El lugar de oviposición se identificó por el principio de el grosor mínimo de la mina. También se determinó si el minador había sido depredado. Esto se sabe cuando el orificio de salida es similar la largo de una pupa.



Para medir los porcentajes de superficie que sufrieron herbivoría se utilizaron láminas transparentes cuadradas (cuadros de 1cm²), con estos se contaba el número de cuadros afectados por herbivoría. Para estas mediciones se utilizaron 240 hojas (120 viejas y 120 jóvenes). Además para cada hoja se anotó la herbivoría por cuadrante y la longitud de cada hoja. Para analizar los datos se utilizaron pruebas de chi-cuadrado.

Resultados

En la zona de estudio una gran cantidad de las plantas habían sufrido herbivoría por minadores, solo 93 de las 620 hojas analizadas no tenía ningún minador. Se puede observar una fuerte tendencia a que se encuentre un solo minador por hoja (fig.1).

Para observar la preferencia de oviposición y de sector de salida de los minadores se dividió la hoja en dos sectores: apical y basal. Se encontró que no hay preferencias en cuanto al sitio de oviposición por sector ($X^2=0,61$; $gl=1$; $p= 0,44$; fig.2) ni en cuanto el sector de salida del minador ($X^2=0,62$; $gl=1$; $p= 0,43$; fig.3).

Para analizar el patrón de forrajeo se dividió la hoja en dos sectores, tomando como eje central la vena principal de la hoja y se encontró que los minadores prefieren permanecer de un solo lado de la hoja ($X^2=32,3$; $gl=1$; $p< 0,001$; fig.4).

Para determinar el efecto de la herbivoría de insectos ectófitos en la presencia de minadores se compararon los promedios de herbivoría ($X^2=2,13$; $gl=3$; $p= 0,55$, fig. 5).

Discusión

Se puede observar una clara tendencia de los minadores a utilizar hojas que no hallan sido minadas (fig. 1). Posiblemente la menor disponibilidad de recursos en hojas ya minadas afecte el desarrollo de las larvas, por ello las hembras buscan hojas intactas para depositar sus huevos.

Del análisis de las proporciones de oviposición resultó que no hubo preferencias por algún sector de la hoja (fig.2). Parece que el lugar de oviposición entre base y ápice no tiene influencia en el desarrollo de la larva. En esta falta de preferencia los minadores de *Piper sp* se distinguen de otros minadores. Auerbach y Simberloff (1989) encontraron en *Lithocolletis quercus* (Gracilariidae), una polilla que mina en *Quercus calliprinos* (Fagaceae), que las hembras prefieren las partes mas apicales de la hoja para la oviposición.

La falta de patrones claros en la escogencia de sitio de salida de minadores fue contrario a lo esperado, pues se sabe que los minadores tienen preferencias que influyen en su forrajeo (Connor y Taverner 1997), se piensa que un forrajeo en dirección al ápice reduce la inducción del desprendimiento de la hoja por parte de la planta (Stiling *et al.* 1987, Auerbach y Simberloff 1989) También las venas cercanas al ápice son de menor grosor y esto ayudaría a las larvas a atrevesarlas con mas facilidad. Los resultados encontrados se podrían explicar porque los minadores estudiados en este trabajo pertenecen a diferentes especies y puede que estas tengan diversos comportamientos de oviposición y forrajeo.

Los minadores prefieren no atravesar la vena central de la hoja (fig. 4). Esta estrategia puede estar relacionada con una estrategia de la hembra para separar larvas con la vena central. Stiling *et al.* (1987) encontraron que las hembras de la polilla *Stilbosis quadricustafella* (Cosmopterigidae) tienden a separar los huevos por la vena principal y que las larvas prefieren quedarse en un lado de la vena aunque mecánicamente la pueden cruzar. Según ellos ambas larvas tratan de evitar competencia intraespecífica. Se necesitarían realizar trabajos posteriores para ver si en minadores de *Piper sp.* existe la estrategia de separación de huevos.

La herbivoría por insectos ectófagos, al contrario de lo que se esperaba, no afectó la presencia de minadores. Sin embargo en este trabajo es imposible saber si la oviposición de los insectos minadores se dio antes o después de la herbivoría. Este hecho seguramente afectó los resultados obtenidos. En futuros trabajos sería recomendable tomar en cuenta estas variables para entender mejor la selección de sitios de oviposición en insectos minadores, así como identificar las especies de minadores con el fin de poder discernir el verdadero patrón de forrajeo.

Referencias

- Auerbach, M. Y D. Simberloff. 1989. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth. *Ecological Entomology* 14: 131-140.
- Connor, E. F. & Taverner, M. P. (1997). The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* 79, 6-25.
- Heitland, W. 2002. Oviposition stimuli for host plant recognition and clutch size determinación in a leaf-mining moth. *Ecological entomology* 27: 622-625.
- Scheirs, J., L. de Bruyn, y R. Verhagen. 2001. Nutritional benefits of the leaf miner on exploited and unexploited hosts. *Oecologia* 73;7-15.
- Singer, M. 1998. The evolution of leaf mining: ecological constraints on adaptative radiation?. <http://ag.arizona.edu/classes/ento596c/topic/session2.html>
- Stiling , P. D., D. Simberloff, y L.C. Anderson. 1987. Non random distribution patters of leaf miners on oak trees. *Oecologia*73: 116-119.

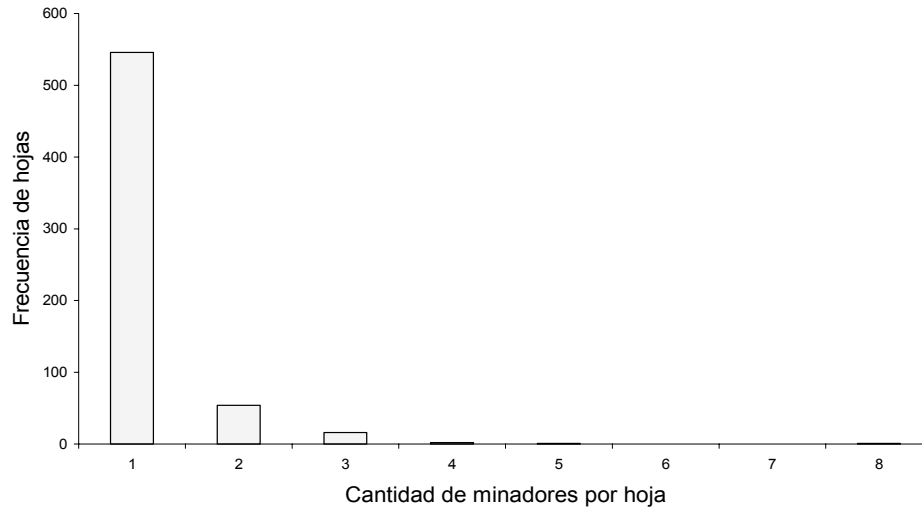


Figura 1. Cantidad de hojas según el número de minadores.

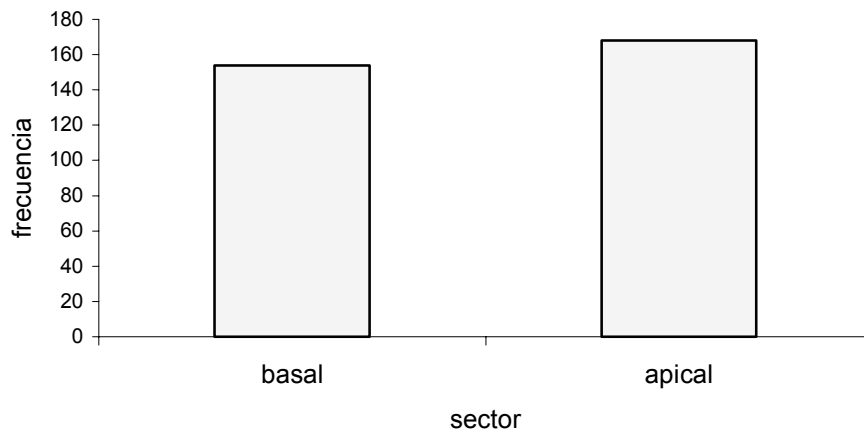


Figura 2. Oviposición de minadores según sector de la hoja en *Piper sp.*

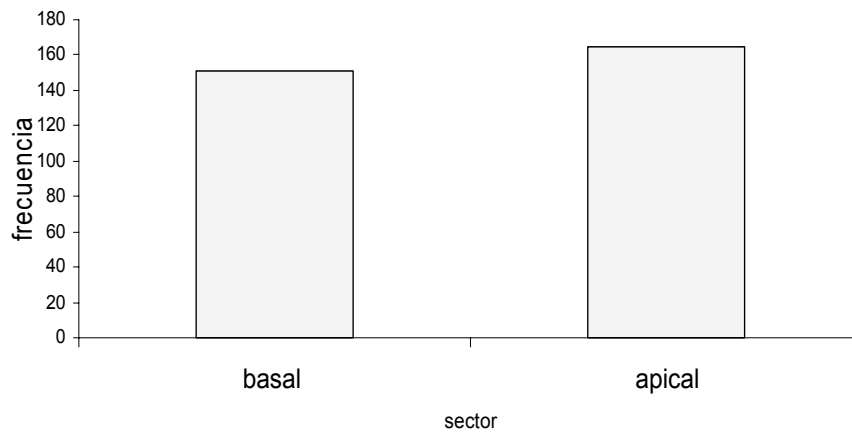


Figure 3. Cantidad de hojas según el sector de salida de los minadores de hojas en *Piper sp.*

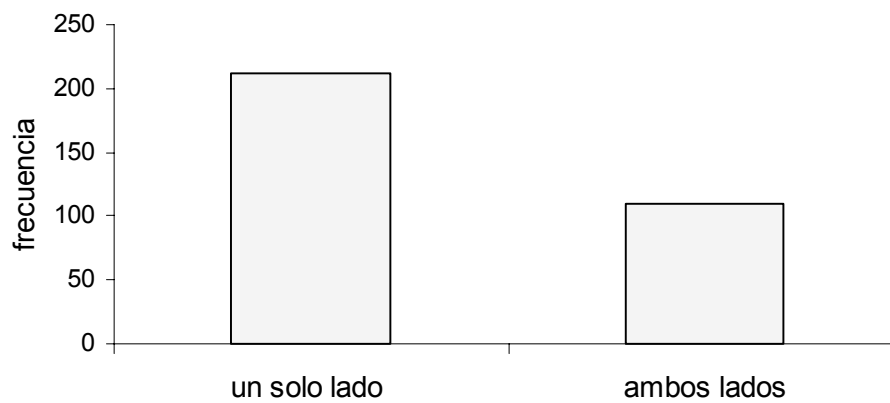


Figura 4. Cantidad de hojas que sufrieron minación en uno o ambos lados con respecto a la vena principal de la hoja en *Piper sp.*

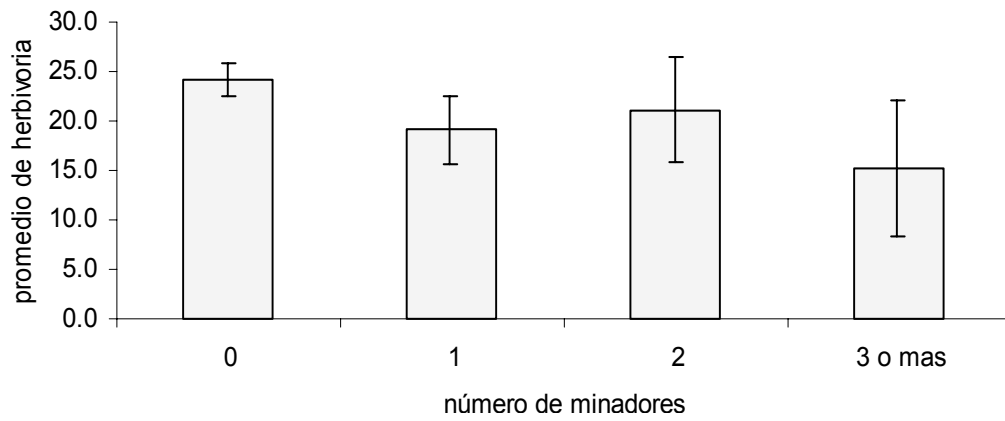


Figura 5. Promedio (\pm e.e.) de herbivoría por insectos ectófagos según el número de minadores por hoja en *Piper sp.*

Árboles aislados en potreros como sitios de establecimiento para plantas leñosas jóvenes y su función como centros de regeneración del bosque

Viviana Arguedas Porras

Coordinador: José Manuel Mora

Las modificaciones más extensas producidas por la intervención del hombre en el ecosistema costarricense han sido en favor de la ganadería. Para ello se han utilizado grandes áreas boscosas, las cuales progresivamente han sido sustituidas por una gran variedad de potreros, primero en Guanacaste y la Meseta Central y, más recientemente se ha extendido a los bosques húmedos, incluyendo algunas zonas de la región Sur del país tales como la Península de Osa y Golfito (Boucher *et al.* 1991, Valerio 1998).

La creación de potreros para el establecimiento de la actividad ganadera u otros usos en zonas cercanas al bosque, inclusive en áreas protegidas, puede representar un riesgo para el mantenimiento y conservación de los bosques. Sin embargo, se puede reducir el impacto de los potreros y de dichas actividades con planes de manejo y conservación adecuados. Incluso, los potreros se podrían llegar a manejar de tal manera que en el futuro podrían servir para la recuperación del bosque (Primack *et al.* 2001, Sibaja 2003).

Para esperar que un potrero pueda contribuir en la regeneración del bosque no se debe pensar en el potrero como tal, sino en los árboles aislados que se encuentran en ellos. Basándose en el modelo de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967), estos árboles aislados podrían actuar como pequeñas islas dentro de los potreros, mientras que el bosque actuaría como la fuente de especies colonizadoras. De esta manera, a los árboles más cercanos y más grandes llegarían más especies de plantas que a los árboles pequeños y lejanos (Primack 1998).

Con base en lo anterior, el objetivo del trabajo es determinar si el área bajo árboles aislados (área de cobertura de la sombra de la copa sobre el suelo) en potreros pueden servir como sitios de establecimiento para plantas leñosas de diferentes familias. Además de determinar si el número de individuos y familias de plantas leñosas bajo los árboles están relacionados con la distancia del árbol al bosque y con el área de sombra de la copa.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó el día 13 de enero del 2005, en un potrero ubicado en el sector La Gamba del Refugio de Vida Silvestre Golfito. Dicho potrero está dedicado a la actividad ganadera y colinda con el bosque del refugio, con excepción de la parte paralela al camino.

Para cumplir los objetivos se escogieron siete árboles de familias no introducidas y que estuvieran aislados, es decir, que no formaran parte de cercas, plantaciones u otros grupos de árboles. Para cada árbol se estimó el área de cobertura de la sombra de su copa sobre el suelo, tomando dos medidas perpendiculares del diámetro. También se midió la distancia a la cual se encontraba cada árbol del bosque o de un grupo de árboles incluyendo cercas “vivas” (cercas hechas con los mismos árboles).

Posteriormente, en un área de 2 m de radio alrededor del tronco de cada árbol se cuantificó el número de individuos por familia de plantas leñosas mayores a 15 cm de altura, sin contar los individuos que pertenecían a la misma especie del árbol bajo el cual estaban. Además, como representación del claro del potrero, se muestreó un área de 2 m de radio que no estuviera cerca

de ningún árbol y ubicada a una distancia de 20 m en dirección sur de cada árbol. En esta área se contó el número de individuos de plantas jóvenes leñosas.

Para comparar el número de individuos entre los árboles y sus respectivos puntos en el claro se realizó una U de Mann Whitney. Se realizaron correlaciones de Pearson para determinar si existe una relación entre el número de individuos y el número de familias bajo el árbol con la distancia de éste al bosque y con el área de cobertura de la sombra de la copa. Todas las correlaciones se pusieron a prueba por medio de pruebas t (Daniels 1980).

Se realizó un Análisis de Componente Principales para determinar en qué punto del claro se encontraban más representadas las diferentes familias de plantas. En este análisis se graficó una doble ordenación con los dos primeros componentes principales, mostrando la dirección y la tasa en la que aumenta la abundancia de las familias.

Finalmente, se hizo una curva del acumulado del número de familias para ver si existía un gradiente del claro al bosque. Para ajustar la curva de acumulación se usó un modelo de ajuste sigmoideal ($y = a / 1 + e^{-(x - x_0) / b}$), donde b indica la intensidad de la curva (aumento de familias nuevas y tasa de incremento). Si existe un gradiente la curva se hace acumulativa hacia el bosque, si no hay gradiente la curva se estabiliza más rápido (línea recta), es decir, va a tener la misma representación de familias.

Resultados

Se identificó un total de 13 familias y 98 individuos de plantas leñosas jóvenes, de los cuales 86 se encontraban bajo los árboles aislados y 12 en el claro. Bajo los árboles había mayor número de plantas leñosas jóvenes que en el claro ($U = 9,998$, $gl = 1$, $p = 0,002$, Fig. 1).

No se encontró una relación lineal entre la distancia al bosque con el número de plantas bajo los árboles aislados ($r = 0,09$, $t = 0,23$, $gl = 5$, $p = 0,824$) ni con los puntos del claro ($r = 0,06$, $t = 0,17$, $gl = 5$, $p = 0,871$, Fig. 2). Tampoco se observó una relación entre el número de plantas bajo los árboles aislados y el área de sombra ($r = 0,83$, $t = 2,27$, $gl = 5$, $p = 0,072$), aunque sí se notó una tendencia de que a menor área de sombra mayor cantidad de plantas (Fig. 3).

No se encontraron relaciones entre la distancia al bosque con el número de familias bajo los árboles aislados ($r = 0,57$, $t = 1,56$, $gl = 5$, $p = 0,178$) ni con los puntos del claro ($r = 0,69$, $t = 1,87$, $gl = 5$, $p = 0,120$, Fig. 4). El área de sombra y el número de familias bajo los árboles aislados tampoco presentaron una relación entre sí ($r = 0,27$, $t = 0,73$, $gl = 5$, $p = 0,5$, Fig. 5).

Por otro lado, el análisis de componentes principales con un porcentaje de variación explicado de 63.74 (Fig. 6), mostró que familias como Solanaceae y Melastomataceae tienen un aumento abrupto en el número de individuos observados pero hacia diferentes direcciones. La abundancia de la familia Solanaceae aumenta hacia el bosque, mientras que la de Melastomataceae se hace mayor conforme se aleja de éste. Otras familias como Rutaceae y Myrtaceae mostraron cambios graduales de abundancia hacia el bosque y al alejarse de éste, respectivamente. Familias como Piperaceae y Verbenaceae mostraron un cambio gradual y uno abrupto, respectivamente, a una distancia intermedia al bosque. Las siete familias restantes presentaron muy pocos individuos, por lo que no se observó una tendencia clara de un cambio.

Finalmente, el modelo sigmoideal si se ajustó a la curva de acumulación de familias ($F = 33,53$, $gl = 2/4$, $p = 0,003$), sin embargo, la tasa de incremento fue diferente de 0 ($b = 14,41 \pm 9,63$, $t = 1,49$, $p = 0,21$, Fig. 7).

Discusión

Los árboles aislados en los potreros actúan como pequeñas islas, las cuales pueden jugar un papel importante en el establecimiento y mantenimiento de diversas especies (Primack 1998). En el presente estudio se determinó que ésta función se aplica para plantas leñosas jóvenes, ya que la mayor cantidad de plantas leñosas jóvenes se encontraron bajo los árboles y no en los claros (Fig. 1). Esto se debe probablemente a que los claros son puntos altamente perturbados con relación al bosque. Los claros están expuestos a una alta cantidad de radiación solar y el espacio disponible es aprovechado principalmente por los pastos, los cuales se caracterizan por tener un alto crecimiento poblacional y por ser mejores competidores que las plantas leñosas en esas condiciones (Jensen y Salisbury 1988, Begon *et al.* 1990).

Por otra parte, los árboles aislados sirven como sitios de descanso y alimentación para diversas especies de aves, las cuales en muchos casos se alimentan de otras plantas lejanas y al descansar sobre los árboles defecan, actuando así como dispersores de semillas y permitiendo el establecimiento de plantas bajo los árboles, situación que no ocurre en los claros (Stiles y Skutch 1995). Finalmente, la sombra que dan los árboles proporcionan un hábitat adecuado para el establecimiento de las plántulas, ya que la mayoría de éstas requieren de sombra para poder desarrollarse adecuadamente, con excepción de las plantas pioneras que crecen bien al sol, como *Cecropia* (Hartshorn 1991).

Contrario a lo que predice el modelo de biogeografía de islas (Primack 1998), la abundancia de individuos y el número de familias no aumentó al acercarse al bosque (Figs. 2 y 4). Esto quizás porque muchos de los organismos dispersores de este tipo de plantas son aves, principalmente semilleros, que a pesar de ser aves de “fuera del bosque” sí pueden entrar y forrajear en éste, sin verse limitadas por los gradientes de la distancia que hay al bosque (Stiles 1991).

De igual manera, el tamaño del área de la copa y la sombra que esta provee en el suelo no se asoció con el aumento de la población o con la riqueza de familias (Fig. 3 y 5). Solamente se observó una tendencia de disminución del número de individuos conforme aumenta el área de la copa (Fig. 3). Esto se debe a que algunas de las aves dispersoras presentan un gradiente vertical en el uso del recurso y podrían no tener preferencias en visitar árboles en el claro por el tamaño de su copa, si no más bien por la altura de estos (Stiles 1991). Adicionalmente y relacionado a la tendencia que se mostró entre el número de individuos y el área de la sombra que da la copa, cabe mencionar que en los potreros las áreas bajo los árboles que brindan mayor cantidad de sombra son los sitios preferidos por el ganado para ramonear. En muchos casos estos árboles con sombra grande también son los sitios preferidos por las personas para descansar. Este ramoneo y daño constante sobre las plantas lleva a la reducción de sus poblaciones. Asimismo, es importante recalcar que algunas plantas necesitan del sol para crecer (Hartshorn 1991), lo cual podría explicar también la tendencia de que a menor área de sombra mayor cantidad de plantas.

Las diferencias en las abundancias de cada familia de plantas con respecto a la distancia del bosque, observadas en el análisis de componentes principales, se pueden deber tanto a las diferencias en la capacidad de dispersión y colonización de las especies de cada familia como a la preferencia de los organismos dispersores por dispersar cierto tipo de plantas. Por ejemplo, plantas de la familia Solanaceae y Rutaceae podrían estar restringidas al bosque y no poder colonizar árboles aislados a largas distancias (Thébaud y Strasberg 1997, Sibaja 2003).

Finalmente, en cuanto a la curva de acumulación de familias no se mostró una tasa de incremento en el número de familias nuevas, por el contrario, se observó una constancia en la

diversidad de familias presentes, lo cual se explica porque las distancias de los árboles al bosque no era muy grande y los árboles muestreados estaban relativamente cerca unos de otros. Debido a ello, variación esperada en la composición de familias en áreas cerca y lejos del bosque, donde se espera que las áreas cercanas al bosque sean colonizadas más fácilmente que las áreas lejanas y por ende más diversas (MacArthur y Wilson 1967, Thébaud y Strasberg 1997) no se cumplió en este caso.

En conclusión, la presencia de árboles en potreros brindan beneficios para el establecimiento de plantas leñosas, así como al incremento de sus comunidades, las cuales con el tiempo podrían llegar a formar un parche si la actividad ganadera cesa, iniciando de esta manera la restauración del bosque.

Referencias

- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. Ecology. Individuals, Populations and Communities. 2da ed. Blackwell. Scientific Publications. EEUU. 945 p.
- Boucher, D.H., M. Hansen, S. Rich y J.H. Vandermeer. 1991. Agricultura. Introducción. Pp. 67 – 75. En: Janzen, D.H. (ed.). Historia Natural de Costa Rica. M Chavarría (trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica.
- Daniels, W.W. 1980. Bioestadística: Base para el Análisis de las Ciencias de la Salud. J.H. Pérez (trad.). Editorial Limusa. México. 485 p.
- Hartshorn, G.S. 1991. Plantas. Introducción. Pp. 119 – 156. En: Janzen, D.H. (ed.). Historia Natural de Costa Rica. M Chavarría (trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica.
- Jensen, W.H. y F.B. Salisbury. 1988. Botánica. M.E. Leal-Pérez (trad.). McGraw-Hill Interamericana. México. 782 p.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Monographs on Population Biology N° I. Princeton University Press. New Jersey, EEUU.
- Primack, R.B. 1998. Essentials of Conservation Biology. 2da ed. Sinauer. EEUU. 660 p.
- Primack, R., R. Roiz y P. Feinsinger. 2001. Diseño de áreas protegidas. Pp. 447 – 496. En: R. Primack, R. Roiz, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo (eds.). Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México.
- Sibaja, J.A. 2003. Árboles aislados en potreros y su función como centros de regeneración del bosque por parte de plantas leñosas jóvenes. En F. Bolaños y J. Lobo (eds.). Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado.
- Stiles, F.G. 1991. Aves. Introducción. Pp. 515 – 541. En: Janzen, D.H. (ed.). Historia Natural de Costa Rica. M Chavarría (trad.). Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 1995. Guía de Aves de Costa Rica. INBio. Heredia, Costa Rica. 686 p.
- Thébaud, C. Y D. Strasberg. 1997. Plant Dispersal in Fragmented Landscapes: A Field Study of Woody Colonization in Rainforest Remnants of Mascarene Archipelago. Pp. 321 – 332. En: W. F. Laurance y R.O. Bierregaard (eds.). Tropical Forest Remnants. Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago Press. EEUU.
- Valerio, C.E. 1998. Anotaciones sobre Historia Natural de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. Costa Rica. 151p.

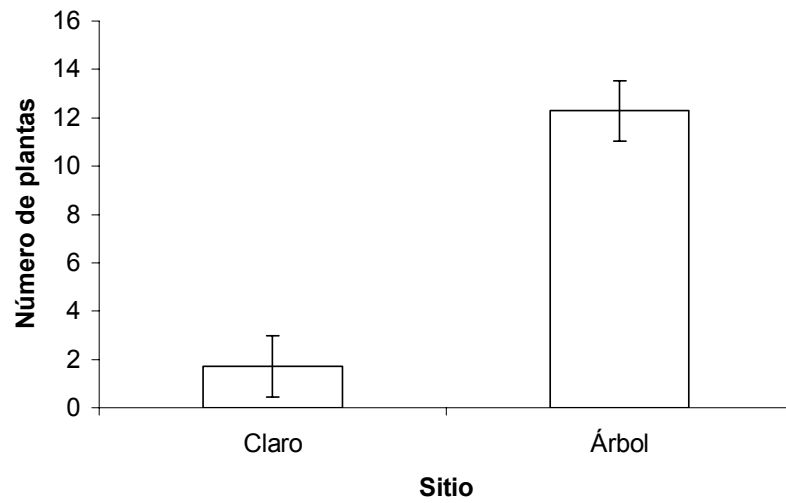


Figura 1. Promedio y desviación estándar del número de plantas leñosas jóvenes (> 15 cm de altura), debajo de árboles aislados y en puntos de claro en el potrero. Golfito. 2005.

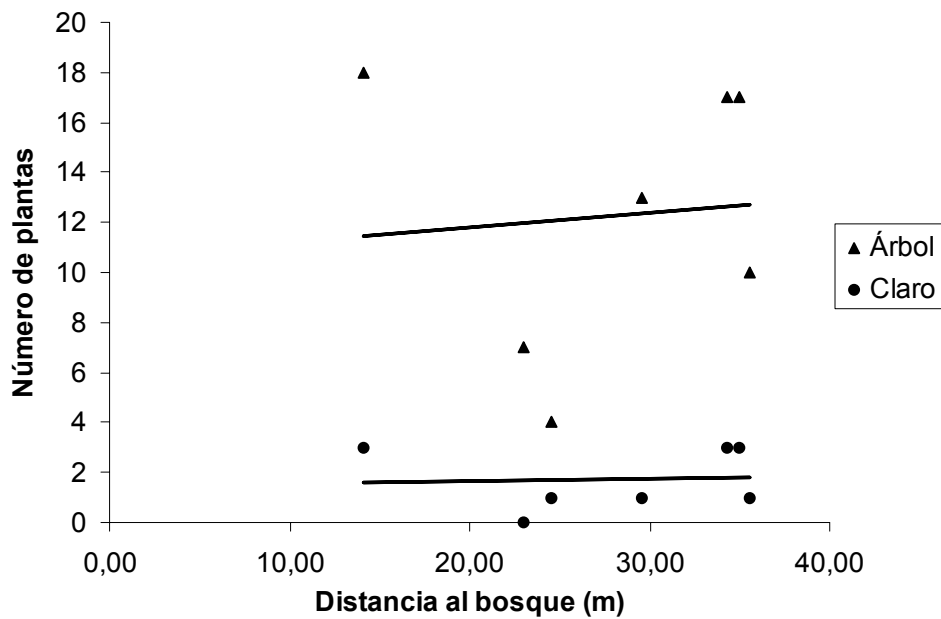


Figura 2. Número de individuos de plantas leñosas jóvenes debajo de árboles aislados y en puntos de claro según la distancia al bosque en el potrero. Golfito. 2005.

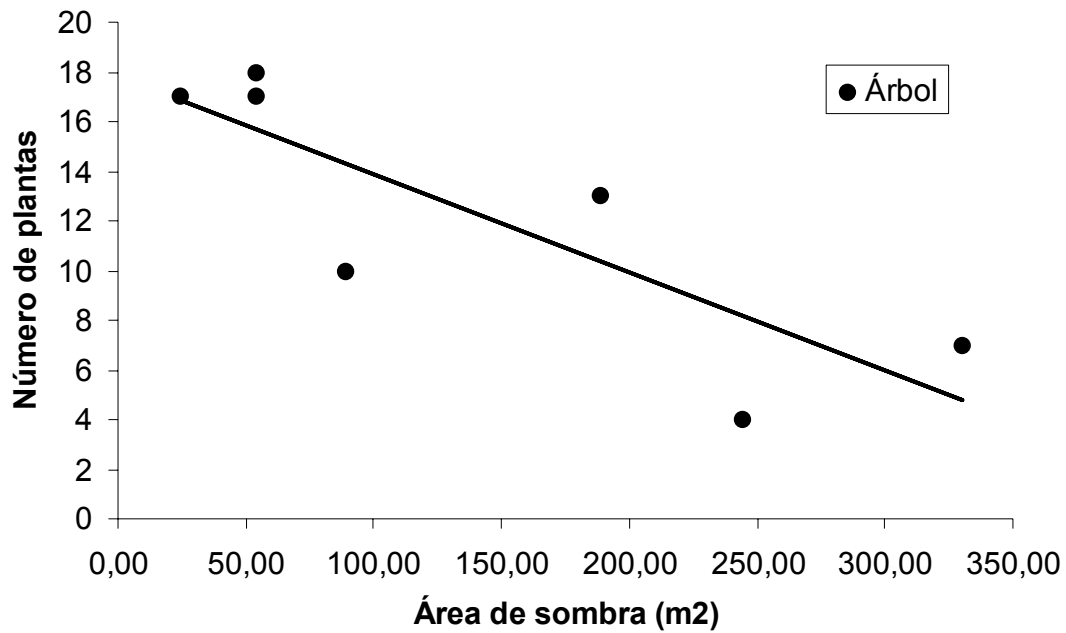


Figura 3. Número de individuos de plantas leñosas jóvenes debajo los árboles aislados según el área de cobertura de la sombra de la copa sobre el suelo en el potrero. Golfito. 2005.

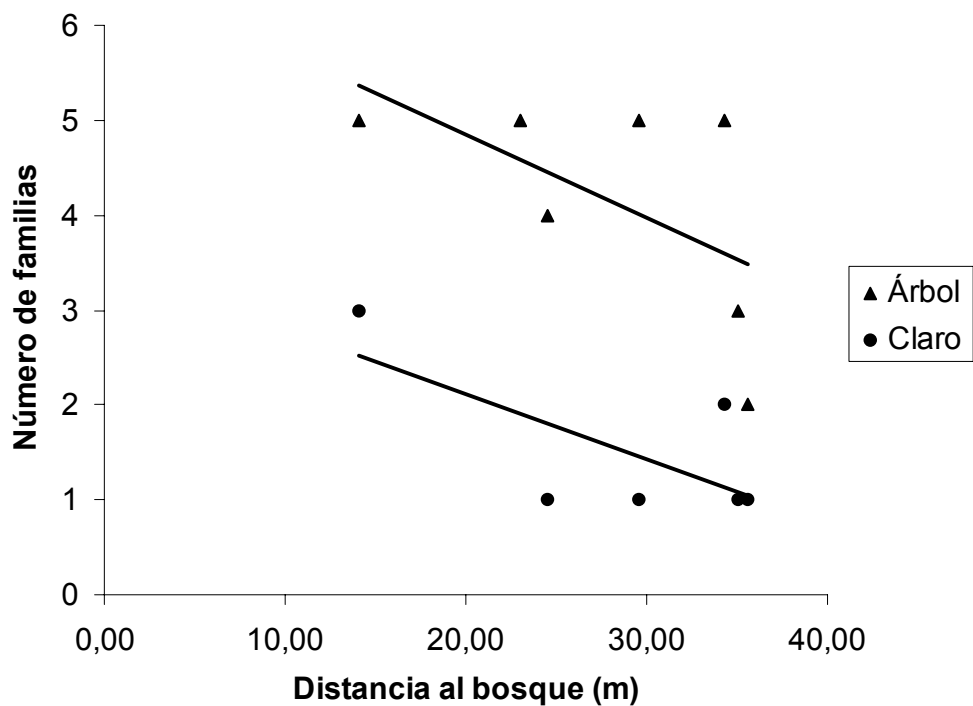


Figura 4. Número de familias de plantas leñosas jóvenes debajo de árboles aislados y en puntos de claro según la distancia al bosque en el potrero. Golfito. 2005.

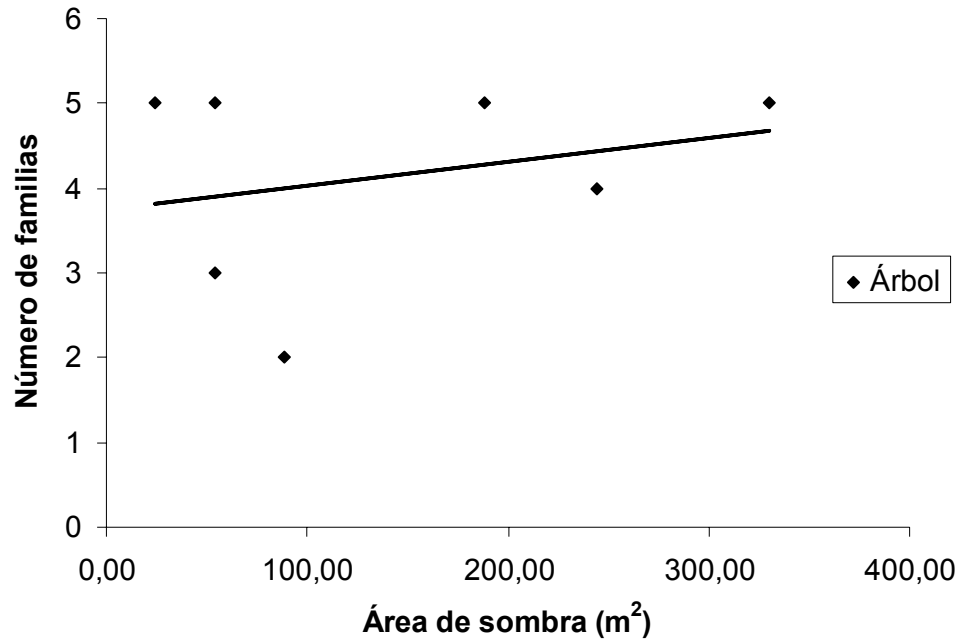


Figura 5. Número de familias de plantas leñosas jóvenes debajo los árboles aislados según el área de cobertura de la sombra de la copa sobre el suelo en el potrero. Golfito. 2005.

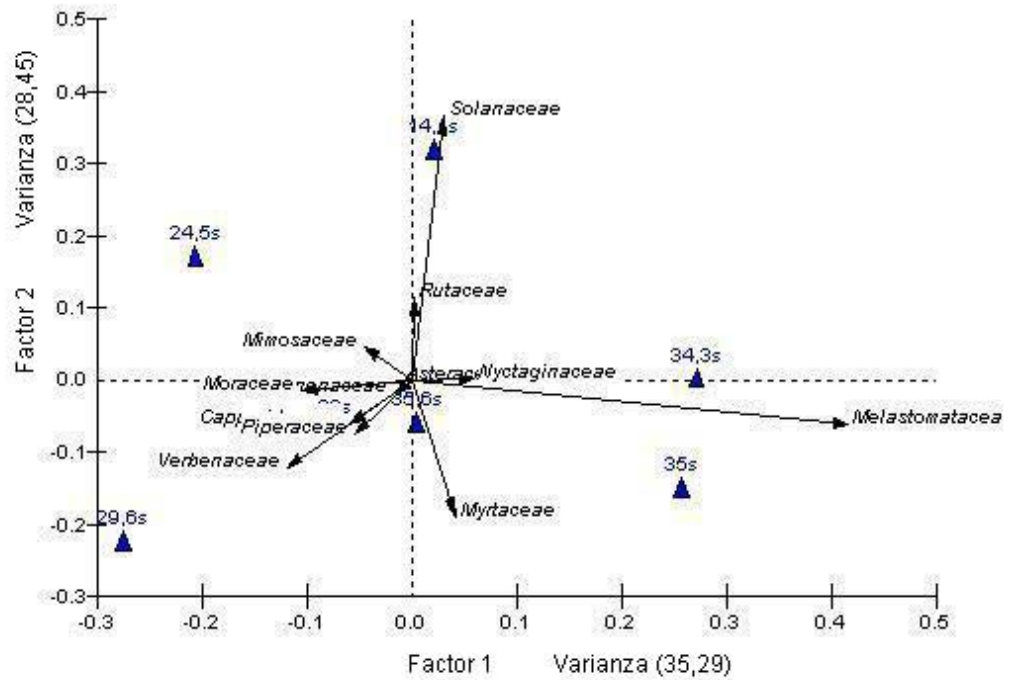


Figura 6. Dirección hacia el bosque y tasa de aumento de la abundancia de familias de plantas leñosas jóvenes en el potrero (flechas largas = aumento abrupto, flechas cortas = aumento gradual). Golfito. 2005.

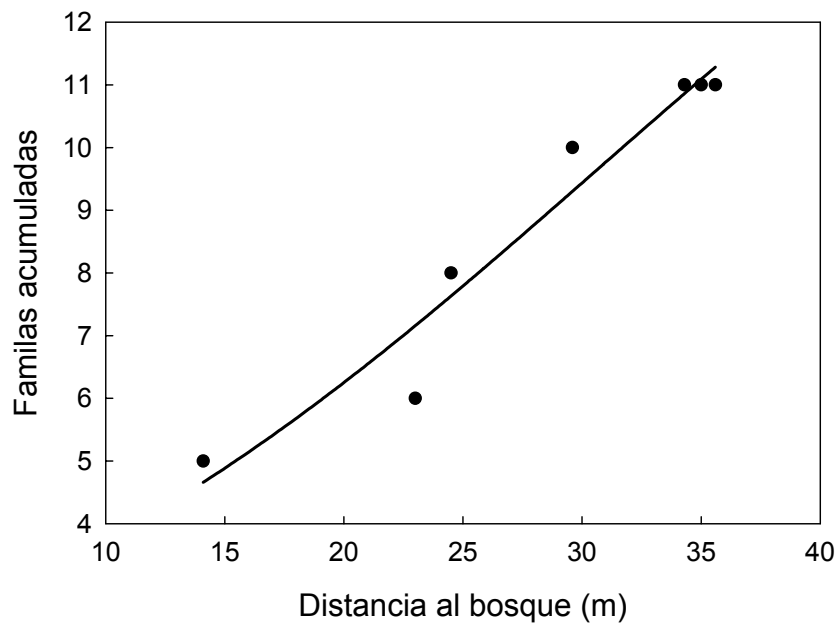


Figura 7. Curva de acumulación de familias de plantas leñosas jóvenes según la distancia al bosque en el potrero. Golfito. 2005.

Inhibición en el crecimiento de frutos en *Gouania lupuloides* (Rhamnaceae)

Laura Chavarría Pizarro

Coordinador: William Eberhard

El número de flores y frutos y la forma como están agrupados en tiempo y espacio en una planta, influyen sobre la atracción de polinizadores, el flujo de polen, la repartición de recursos, la depredación y dispersión de semillas (Stephenson, 1981). Muchas especies producen comúnmente frutos maduros, a partir de una pequeña porción de sus flores femeninas, estas especies regularmente abortan tanto flores como frutos inmaduros. El aborto de flores y frutos permite a las plantas tener cierto grado de control, sobre el número y calidad de su descendencia (Stephenson, 1981).

El desarrollo de un bajo número de frutos en relación con la cantidad de flores producidas puede estar influenciado por factores como, la limitación de recursos, la limitación de polen, depredación y la carga genética (Wilson y Schemske, 1980; Wyatt, 1981; Lee and Bazzaz, 1982; Schemske, 1977; Waser, 1978, Guitian, 1995; citados en Arista et al 1999). A menudo los factores que controlan la fructificación no afectan las diferentes partes de la planta por igual, por lo que los frutos producidos no tienen una distribución uniforme (Bawa and Webb, 1984; Diggle 1995; citados en Arista et al 1999). La viabilidad de recursos puede variar en espacio y tiempo por individuo, produciendo una competencia local por los recursos (Stephenson 1981; Wyatt, 1981 citado en Fenster 1991). Ya que los recursos son limitados para algunas flores pero no para otras, los frutos que se desarrollen primero son usualmente los que tiene altas probabilidades de competir con sus hermanos (Fenster, 1991; Ehrlén, 1991; Guitian, 1993).

El hecho de que la producción de frutos es limitada por recursos, por polinización deficiente y otros factores externos, estas limitaciones son importantes desde el punto de vista evolutivo. Si los recursos son limitados, y no se da por la restricción de polen, la selección sexual puede operar ejerciendo la madre la selección del cruce, los abortos y la baja calidad de frutos y semillas (Janzen 1977; Willson, 1979; Willson y Burley, 1983; citados en Guitian 1993). Sin embargo, la oportunidad de hacer estas decisiones puede disminuir por la limitante del polen (Willson y Burley, 1983; citados en Arista et al 1999), la existencia de efectos maternos fuertes y la coacción del medio que causen un diseño particular en la fructificación (Garwood y Horvitz, 1985; citados en Arista et al 1999), que disminuye la respuesta evolutiva (Nailor, 1964, citado en Ehrlén 1991).

Gouania lupuloides, es una especie que se caracteriza por producir muchas (espigas) con muchas flores y un número menor de frutos. El objetivo de este trabajo fue determinar si las diferencias entre el número de flores y frutos producidos se deben a un efecto de la polinización deficiente. O si se debe a una inhibición de recursos por parte de la planta hacia ciertos frutos. Bajo el supuesto de que si hay efecto de polinización las visitas de los insectos y el número de flores determinaría la cantidad de frutos. Si hay inhibición por recursos, el número de frutos que se desarrollen van a estar determinados por la competencia.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó el día 8 de Enero del 2005, en el camino que va hacia La Lechería. Se escogieron seis plantas al azar en el camino. Para determinar si la distribución de frutos en la

espiga se debe a la polinización, se observaron diferentes espigas de las seis plantas por una hora, para determinar cuántos insectos llegaban a las diferentes partes de las espigas. En el campo se recolectaron 50 espigas con flores, las cuales se midieron con una regla, se contó el número de flores por espiga y por nodo. Las espigas se dividieron en tres partes: base, medio y ápice.

Para determinar la inhibición a nivel de fruto se recolectaron otras 50 espigas con frutos inmaduros y 50 con frutos maduros, y se llevaron en bolsas al laboratorio. A cada una se le midió la cantidad de frutos que habían en la base, medio y ápice, la cantidad de frutos por nudo, y la cantidad de vecinos de frutos a un nudo (vecino cercano) y dos nudos (vecino lejano) de distancia a cada lado del fruto. La probabilidad para dos frutos en un mismo nudo se calculó por la división de los frutos entre las flores estimadas por espiga al cuadrado. Las flores estimadas en las espigas de frutos, se calcularon por medio del promedio de flores por nudo (en las espigas de flor), multiplicado por los nudos de las espigas de frutos. Los datos se analizaron por medio de análisis de varianza ajustados por la prueba de Bonferroni para los promedios de la distribución de flores y frutos en las diferentes partes de la espiga de chi-cuadrado de bondad y ajuste y por tablas de contingencia.

Resultados

Polinización y disponibilidad de flores y frutos en la espiga.

Se encontró que los insectos suelen visitar más el ápice y la parte media de la flor ($\chi^2= 10.3$ gl= 2 $p < 0.005$) (fig. 1). La mayoría de los insectos observados pertenecían a la tribu Meliponini y a la familia Sirphidae (fig. 2), los diferentes grupos visitan igualmente las partes de la espiga ($\chi^2= 31.6$ gl= 18 $p > 0.025$). Hay un mayor promedio de flores en la base de la espiga y en el medio ($f= 4.305$ gl=2 $p=0.015$) (fig. A). Se contabilizó un mayor promedio de frutos inmaduros y maduros en el medio, mientras que el ápice y la base tiene un promedio similar de éstos (Inmaduros: $f=4.631$ gl=2 $p=0.011$. Maduros: $f=3.293$ gl=2 $p=0.04$) (fig. 3 B y C).

Inhibición de frutos

No hay inhibición a nivel de nodo con frutos inmaduros, se observó una cantidad igual a lo esperado de nodos con un fruto o menos y dos frutos o más ($\chi^2= 1.501$ gl= 1 $p= 0.221$) (fig. 4). A nivel de espiga tampoco se encontraron diferencias entre la cantidad de nodos con un fruto o menos y dos o más ($\chi^2= 0.32$ gl= 1 $p= 0.572$). Tampoco hay inhibición a nivel de nodo con frutos maduros ($\chi^2=28.079$ gl=1 $p < 0.001$), se observó una cantidad igual de nodos con un fruto o menos, pero se observó una cantidad mayor de nodos con dos frutos o más (fig. 5). A nivel de espiga tampoco se encontraron diferencias entre la cantidad de frutos por nodo ($\chi^2= 0.158$ gl= 1 $p= 0.691$).

Si hay inhibición de frutos inmaduros hacia frutos de nodos vecinos, se observó una mayor cantidad de frutos sin vecinos cercanos ($\chi^2= 168.45$ gl= 1 $p < 0.001$) (fig. 6), y sin vecinos lejanos ($\chi^2= 269.821$ gl= 1 $p < 0.001$) (fig. 6). A nivel de espiga también se observaron diferencias, por lo que hay inhibición ($\chi^2= 9.680$ gl= 1 $p < 0.001$). También hay inhibición de frutos maduros hacia frutos de nodos vecinos cercanos ($\chi^2= 134.362$ gl=1 $p < 0.001$), pero no hacia frutos de nodos vecinos lejanos ($\chi^2= 54.291$ gl=1 $p < 0.001$) (fig. 7). A nivel de espiga en frutos maduros también se observó inhibición ($\chi^2= 9.680$ gl= 1 $p < 0.001$).

Discusión

En *G. lupuloides*, parece no existir una limitación por polen en el éxito de maduración de los frutos. Según Arista (*et al*, 1999), el número de frutos por racimo aumenta después de la polinización manual. En este estudio comprobamos que la cantidad de frutos desarrollados por las diferentes partes de la espiga no coincide con el número de flores y las visitas de insectos en las diferentes partes de la espiga. Debería desarrollarse más frutos en el ápice, contrario a lo observado (fig. 1, 2, y 3). La probabilidad de polinización en las flores basales fue menor, así que su transformación en fruto debió ser reducida, esto no coincide con lo observado (fig. 1, 2 y 3).

El aborto de frutos tampoco se debe a una inhibición de los frutos en un mismo nudo. Si hubiera competencia por recursos, la proporción de frutos sobrevivientes decrecería con el aumento de los mismos (Stephenson 1981), lo que implicaría un menor número de frutos por nudo de lo esperado, contrario a lo observado (fig. 6 y 7). La inhibición tampoco se debe a una repartición de recursos por parte de la planta que favorezca a ciertas espigas, por que no se observaron espigas que tuvieran nodos con más frutos que otras.

La inhibición y el aborto de frutos parece ocurrir en los frutos de nodos vecinos cercanos y en frutos inmaduros hacia nudos vecinos lejanos, que ni parece estar influenciado por una limitación por recursos. Se observó que hay un fuerte efecto maternal que está afectando la distribución de frutos, debido a las diferencias encontradas en las espigas. Posiblemente la planta este favoreciendo con recursos a unas espigas más que a otras. Según Guitian (1993), en una espiga con recursos limitados los frutos jóvenes compiten, y solo una pequeña parte llega a desarrollarse. Por lo tanto la competencia entre frutos cercanos por recursos va ser muy intensa, lo que impide el crecimiento de frutos en las cercanías.

En conclusión, las diferencias observadas entre el número de flores producidas y frutos desarrollados en *G. lupuloides*, no se debe a una polinización deficiente. Se observa una competencia por recursos entre frutos de diferentes nodos y por consecuencia una inhibición a nivel de frutos hacia sus vecinos. Lo cual puede estar ocurriendo por una repartición desigual de recursos de la planta madre a las diferentes espigas.

Referencias

- Arista, M., P. Ortiz., S. Talavera. 1999. Apical pattern of fruit production in the racemes of *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinaceae): role of pollinators. *American Journal of Botany*. 86(12): 1708-1716.
- Ehrlén, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? A reserve- ovary model. *American Naturalist*. 138: 918-933.
- Fenster, C.B. 1991. Effect of male pollen donor and female seed parent on allocation of resources to developing seeds and fruit in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). *American Journal of Botany*. 78: 13-23.
- Guitian, J. 1993. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produce more flowers than fruits. *American Journal of Botany*. 80: 1305-1309.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.

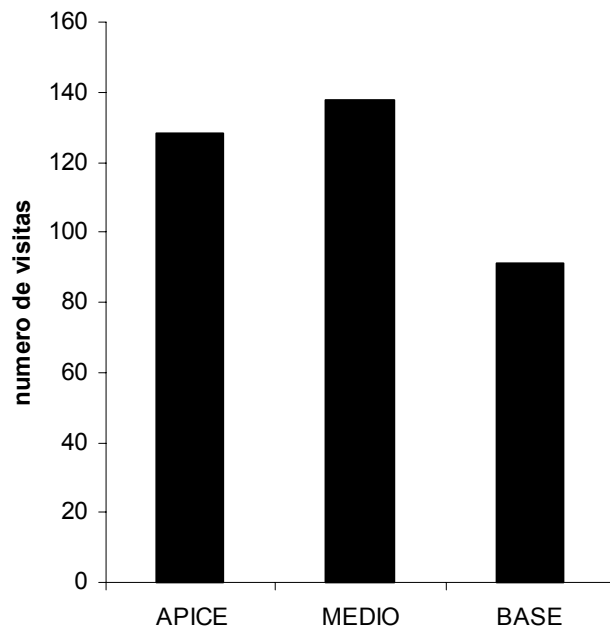


Figura 1. Número de visitas de los insectos a las diferentes partes de la espiga.

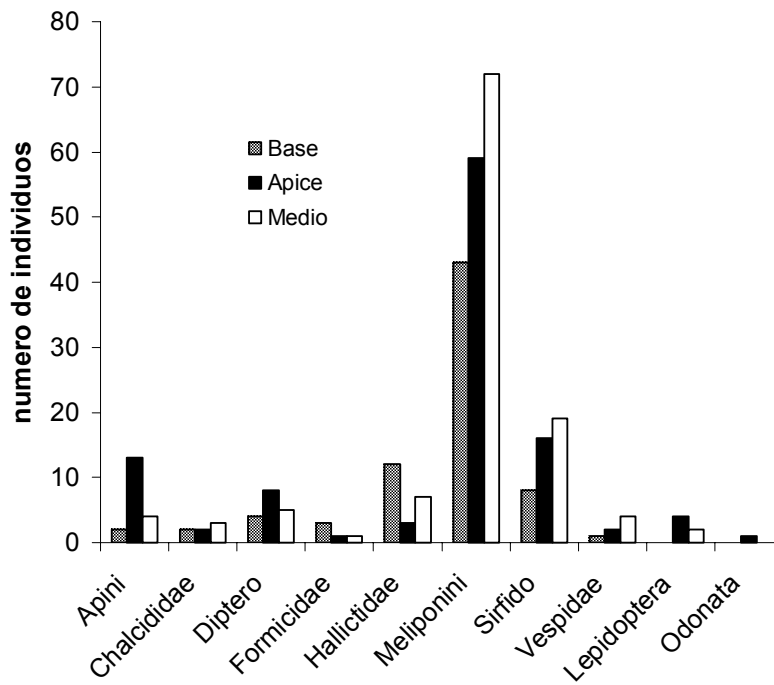


Figura 2. Número de individuos según taxa, clasificados por la posición en la espiga.

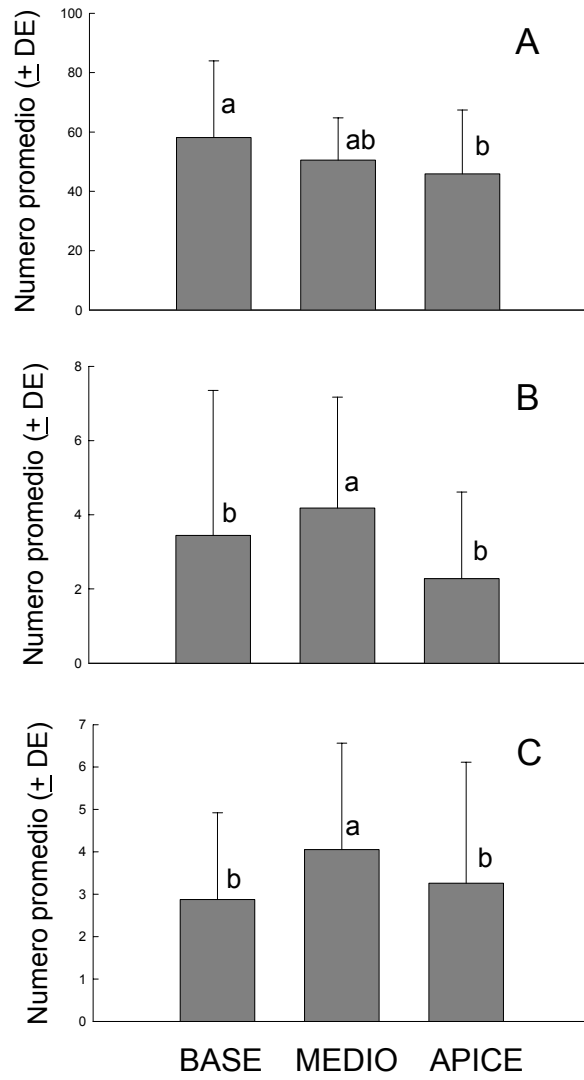


Figura 3. Promedio de flores (A), frutos inmaduros (B) y frutos maduros (C), encontrados en las diferentes partes de la espiga.

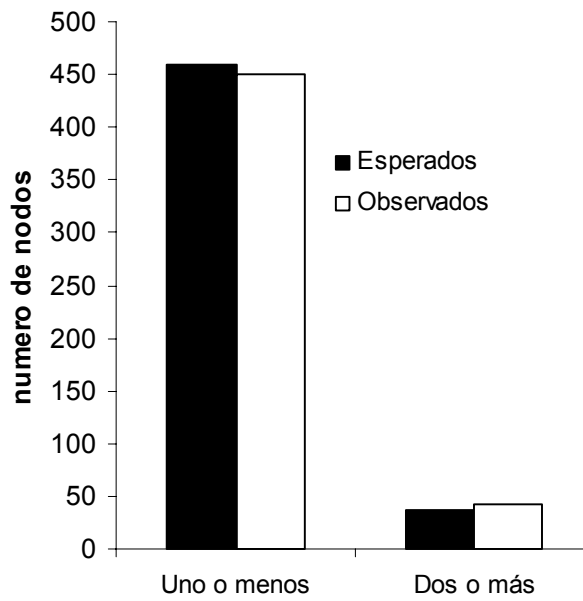


Figura 4. Numero de nodos encontrados con dos o tres frutos inmaduros. Los valores esperados fueron sacados por la probabilidad de que una flor se convirtiera a fruto elevado al cuadrado.

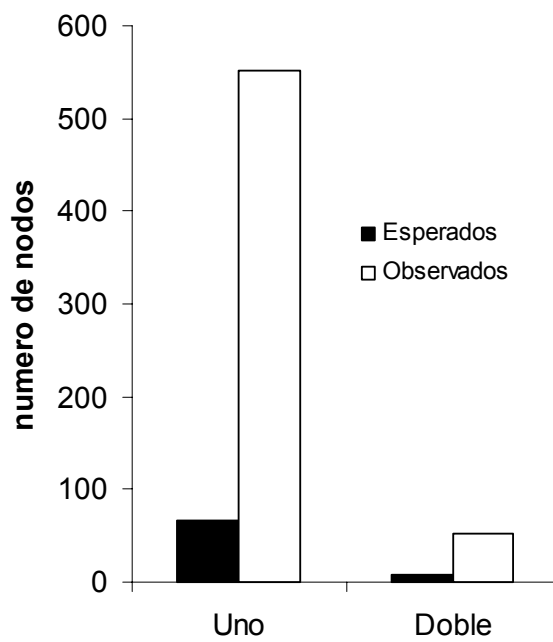


Figura 5. Numero de nodos encontrados con dos o tres frutos maduros. Los valores esperados fueron sacados por la probabilidad de que una flor se convirtiera a fruto elevado al cuadrado.

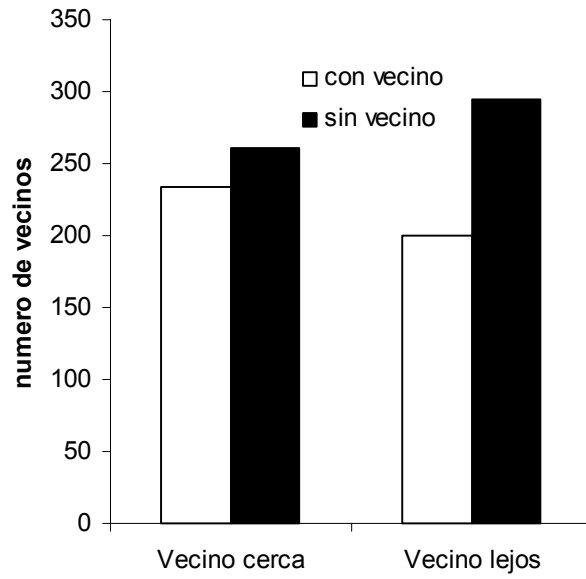


Figura 6. Número de frutos inmaduros con o sin fruto en el nodo vecino cercano y lejano.

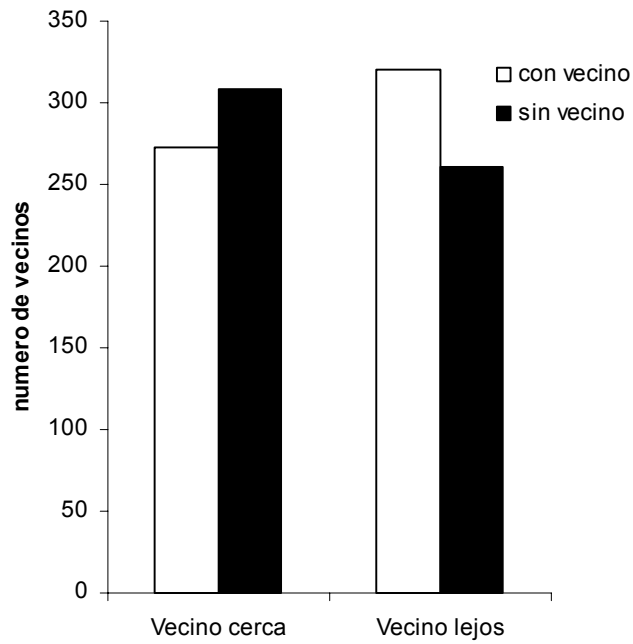


Figura 7. Número de frutos maduros con o sin fruto en el nodo vecino cercano y lejano.

Utilización de una herramienta en Ecología del Paisaje, para determinar la diversidad en bentos acuáticos, para tres quebradas en Golfito

Thiago Cotta Ribeiro

Coordinador: Gerardo Umaña

La ecología de paisaje tiene su enfoque principal en los patrones espaciales y en los procesos relacionados a él. Ella está enfocada a contestar preguntas sobre la utilización de la tierra y de su manutención (Jongman, 1995), para determinar la distribución de los organismos, en función de los patrones ambientales (Kerr, 2001). Con la utilización de esta nueva herramienta, los científicos son capaces de predecir distribuciones de especies, por la creación de modelos geográficos, computadorizados (Guisan, 2000). Estos modelos son cada vez más utilizados en proyectos para predecir la dinámica de peces por la influencia de la pesca (Rice, 2000) y patrones de sucesión en bosques (Bakker, 1996). En los Países Bajos (Holanda) por ejemplo, investigaciones utilizando la ecología del paisaje, proporcionaron información para el planeamiento físico a nivel local, regional y nacional. En Holanda, la mayoría de las provincias desarrollaron programas de mapeo y monitoreo. Estos programas involucraron investigaciones en aguas subterráneas, vegetación y fauna. Los datos fueron utilizados para el planeamiento de actividades humanas, como recreación, transporte, verificar contaminaciones y predecir efectos de la extracción de aguas subterráneas (Jongman, 1995).

Turner (2001) en su trabajo, habla de la interacción entre patrones espaciales y procesos ecológicos que son causas y consecuencias de la heterogeneidad espacial a lo largo de una escala. En el estudio de ecología del paisaje, la escala es extremadamente relevante, la escala, sin embargo no es una propiedad del paisaje solo, pero es algo generado por los muestreos del paisaje. El paisaje es algo dinámico en el espacio-tiempo, esta dinámica es marcada por el flujo de energía, material, de nutrientes, entre especies y los componentes naturales del ambiente. Estos procesos pueden ser observados a varios niveles de escalas y así crear el mosaico del paisaje (Blaschke, 2000).

Ante al creciente interés que las técnicas de la ecología del paisaje están teniendo por su potencial como herramienta para la producción de efectos ambientales, se consideró importante examinar la utilidad que pueden ofrecer al estudio de la distribución de organismos, cuya composición responde a cambios en el medio, como por ejemplo la calidad del agua, patrón del parche, etc. (Turner, 2001).

Estas técnicas de estudios ecológicos, pueden por ejemplo ser aplicadas al estudio de patrones de diversidad de organismos acuáticos bentónicos. Los bentos acuáticos son importantes componentes de los ecosistemas de agua dulce. Por ejemplo contribuyen en la biodegradación facilitando el proceso de fragmentación del detrito que cae en el río contribuyendo así, en el mantenimiento del ciclo de nutrientes en el sistema y a la vez también sirven como alimento para otros organismos (Esteves 1998). En los ríos, su papel es aún más importante. Toda vez que existen sitios que muchas veces no ofrecen condiciones favorables para el desarrollo de grandes cantidades de algas, haciendo que la proporción de la productividad primaria / respiración, sea inferior a 1, los insectos desarrollan un importante papel en la disponibilidad de los nutrientes al sistema al procesar la materia orgánica de origen alóctono (Hynes, 1970).

Este trabajo tiene como objetivo principal, aplicar una de las herramientas de estudio desarrolladas por la ciencia de la ecología del paisaje, para determinar cuales son las principales relaciones existentes entre los patrones espaciales y los patrones bióticos, principalmente entre la diversidad de los parches y diversidad de bentos acuáticos. El trabajo fue realizado en tres quebradas de Golfito, Costa Rica.

Materiales y Métodos

El trabajo fue realizado en tres quebradas, Gamba, Cañaza y Lechería. Localizadas en Golfito, Costa Rica.

Para aplicar las técnicas de ecología de paisaje, es necesario recolectar la información a un formato “raster”, es decir, ordenados en filas y columnas, para cada uno de los cuales se cuantifican las variables de interés. Con el fin de lograr este efecto se hizo uso de un armazón con tubo de pvc 1/2 de pulgada en forma de un cuadro de 1 m² de área interna, subdividido en 25 cuadrículas de 20 cm². En cada cuadrícula se registró el tipo de sustrato (clasificado en hojas, canto, guijarro, grava, arena y limo), profundidad máxima, el oxígeno disuelto, la temperatura y la velocidad de la corriente. Después, por un período de 15 min, se realizó la colecta de los insectos, en cada una de las cuadrículas. Cada cuadrícula fue revisada cuidadosamente con ayuda de un colador.

Para escoger al azar donde colocar el cuadrante, se tiró una piedra para atrás. Esto tiene la intención de evitar algún sesgo a favorecer algún tipo de sustrato.

Los insectos fueron identificados hasta género con la ayuda de claves taxonómicas. Fueron realizados tres puntos de muestreo en Gamba y Cañaza y dos en Lechería.

Para aplicar las técnicas de ecología de paisajes, es necesario clasificar las cuadrículas de acuerdo a sus características, para esto se definieron categorías arbitrarias para cada variable de la siguiente manera:

Cuadro 1: Categorías de cada variable de acuerdo con la descripción del sustrato.

Variable	Categoría	Descripción
Sustrato	1	Bloques, Cantos Rodados, sin hojarasca.
Sustrato	2	Bloques, Cantos Rodados, con hojarasca.
Sustrato	3	Guijarros o más fino, sin hojarasca.
Sustrato	4	Guijarros o más fino, con hojarasca.
Profundidad máxima	1	0 cm o fuera del agua.
Profundidad máxima	2	Mayor a 0, pero menor a 7.5 cm.
Profundidad máxima	3	Mayor de 7.5 cm.
Velocidad de corriente	1	Nula, igual a 0.
Velocidad de corriente	2	Mayor de cero, pero menor de 1.2 millas/hora.
Velocidad de corriente	3	Mayor de 1.2 millas/hora.

Los valores de las categorías se unieron en el orden: Sustrato Profundidad Velocidad (Ejemplo: 121: Sustrato = 1; Profundidad = 2; Velocidad = 1). Cada combinación de los tres parámetros utilizados ayudan a describir los diferentes tipos de hábitats en el río. De esta manera, se obtiene un número de 36 combinaciones posibles, de las cuales observaron solamente 22 para

los tres ríos visitados. Se ordenaron las combinaciones de las tres variables y se les asignó un número de acuerdo al cuadro 2, con el fin de facilitar el manejo de los datos.

Cuadro 2: Código de las combinaciones de las tres categorías.

Combinación de categorías	Código de la combinación	Número de cuadrículas en total de esa combinación
111	1	3
121	2	17
122	3	5
123	4	1
131	5	22
132	6	26
133	7	8
211	8	8
221	9	24
222	10	2
231	11	18
232	12	14
233	13	1
321	14	10
322	15	1
331	16	10
332	17	7
333	18	1
421	19	14
422	20	1
431	21	3
432	22	4

A cada cuadrícula se le asignó el código de la combinación que le correspondía y a cada parcela se le calcularon los índices de ecología del paisaje utilizando el programa FRAGSTAT (Turner, 2001).

Estos índices miden la complejidad, fragmentación y distribución espacial de los tipos de hábitat para los organismos acuáticos. Luego se compararon los índices de los patrones espaciales con los datos de diversidad, riqueza de especies y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos, buscando establecer por medio de análisis de correlación no paramétrica, si existe alguna relación entre la heterogeneidad de hábitats en el río y la composición del bentos en el río.

Resultados

Entre quebradas, para las medidas de velocidad, temperatura y oxígeno, no se observaron ninguna diferencia significativa ($p > 1$).

En el cuadro 3 están representados los bentos encontrados en las quebradas. Las ordenes de los organismos acuáticos identificadas incluyen: Heteroptera, Zygoptera, Trichoptera, Odonata,

Plecoptera, Ephemeroptera, Diptera, Crustacea, Araneae, Coleoptera siendo que las especies más abundantes fueran: *Syncharis sp.*, *Farrodes sp.* y *Thraulodes sp.* Sendo que 18 especies en la Cañaza, 11 en Gamba y 25 en la Lechería. De estas, 10 especies, fueran apenas vistas en la Cañaza, 4 apenas en la Gamba y 13 apenas en la Lechería.

Con relación a los índices de diversidad de especies y de parches de Shannon, la quebrada la Lechería presentó el mayor índice, mientras que la Gamba presentó la mayor diversidad de parches de Shannon, pero sin embargo, las diferencias en la variación de las diversidades de especies entre los ríos no presentaron diferencias significativas ($F_{2,3}= 2.73$, $p= 0.21$).

No se encontró una correlación significativa entre la diversidad de parches de Shannon y la diversidad de especies de Shannon, pero sin embargo, hubieron otras correlaciones significativas, como por ejemplo entre la densidad de especies (#de spp/ cm^2) y el número de parches y con la forma promedia del hábitat, diversidad de parches de Simpson y entre la diversidad de especies de Shannon con el tamaño del parche (Cuadro 4). Los diversos índices determinados por el programa, pueden ser observados en el cuadro 5.

Discusión

La relación entre la diversidad animal y la diversidad del hábitat ya fue investigada por diversos científicos como Kerr, (2001) que demostró en su trabajo que más 90% de la variación en la diversidad de mariposas en Canadá, es explicado por la heterogeneidad del ambiente. Abbott (1976) comparó la estructura del hábitat en plantas y la diversidad de artrópodos y aves. Él encontró una correlación positiva entre la diversidad de artrópodos y diversidad de pájaros y en la diversidad de los estratos horizontales de hojas con la diversidad de pájaros, en Australia. Braithwaite *et al.* (1983), estudió la relación entre el hábitat de bosque con relación a la densidad de las diferentes especies de árboles que poseen diferentes calidades de hojas, y la densidad y riqueza de ocho especies de marsupiales, en Gales del sur. Espinoza (2004), por ejemplo demostró que hay una significativa relación entre los parámetros ambientales y la distribución de las especies de peces en la quebrada La Cañaza en Golfito.

Las quebradas poseen una estructura bastante semejante en relación a algunas calidades físico/químicas como el oxígeno, temperatura velocidad de la corriente y temperatura, pero la presencia y ausencia de algunas especies en determinada quebrada, puede ser un indicio de que existan otros factores que determinen el patrón de distribución de estas especies, que no fueron consideradas en el presente trabajo.

La correlación existente entre la densidad de organismos con el número de parches existentes, puede ser un reflejo de un posible aumento o disminución de la capacidad soporte del ambiente, en virtud de la existencia o no de más o menos parches, que por su vez, tienen influencia sobre los recursos disponibles, regulando así la densidad de los organismos.

Los datos procesados por el programa FRAGSTATS, no presentaron relación significativa entre la diversidad de especies y la diversidad de parches. Quizás este resultado fue un efecto relacionado con el tamaño del cuadrante utilizado. Tal vez, las diferencias del sustrato encontradas, no afectan los requerimientos básicos para la presencia o no de los individuos de forma significativa, y de esta forma afecta la disponibilidad de nichos para las especies menos competitivas, comprometiendo así, la diversidad de los organismos. Si un cuadrante considerablemente mayor hubiera sido utilizado, quizás sería posible encontrar un resultado significativo entre la relación de la diversidad del sustrato y diversidad de organismos.

Referencias

- Abbott, I. 1976. Comparisons of habitat structure and plant, arthropod and bird diversity between mainland and island sites near Perth, Western Australia. *Aust. J. Ecol.* 1: 275-280.
- Bakker, J.P.; Olf, H.; Willems, J.H.; Zobel, M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 7: 147–156 p.
- Braithwaite, L. W.; Dudzinski, M. L., and Turner, J. 1983. Studies on the arboreal marsupial fauna of eucalypt forests being harvested for wood pulp at Eden, NSW. II. Relationship between the fauna density, richness and diversity, and measured variables of the habitat. *Australian Wildlife Research.* 10: 231-47.
- Espinoza, M. 2005. Falta el título. Curso Biología de Campo, Costa Rica 2005. páginas
- Esteves, F. A. 1998. Fundamentos em Biología. Ed. Interciencia. Rio de Janeiro, Brasil. 601p.
- Fao/DVWK. 2002. Design dimensions and monitoring. FAO, Ed. Food and Agriculture Foundation. Rome.
- Guisan A. Zimmermann E.N.; 2000 Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling.* 135: 147–186p.
- Hynes, H.B.N., 1970. *The Ecology of Running Waters.* Toronto Canada. University of Toronto Press.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak, and O. F. R. Van Tongeren, editors. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology.* Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Kerr J. T. ; T. R. E. Southwood. 2001. Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. PNAS. Vol. 98 n. 20.11365–11370 p.
- Rice J. C. 2000. Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *Journal of Marine Science.* 57: 682–688 p.
- Turner, M. G., Gardner, R. H., O'Neill, R. V. 2001. *Landscape ecology.* Ed. Springer. 116 p. Columbia, Inglaterra lugar. 401 p.

Cuadro 3. Lista de especies de insectos acuáticos en 3 ríos de Golfito

Orden	Especie	Cañaza	Gamba	Lechería
Araneae	Araneae	3		
Coleoptera	Anchytarsus sp.		1	1
	Elmidae			7
	Macrelmis sp			1
Crustacea	Psephenops sp.		1	5
	Decapoda			1
	Macrobrachium	8		1
Diptera	Syncharis	71		20
	Chironomidae			5
	Hexatoma	1		
Ephemeroptera	pupa	2		
	Tipulidae			2
	Baetidae	2		1
	Baetis sp			1
	Dactylobaetis sp			1
	Farrodes sp.	12		
	Leptohyphes	2		1
	Leptophlebiidae	1		
	Paracloeodes sp			1
	Terpides sp.		2	
	Thraulodes sp.	11	3	24
	Tricorythodes	1		2
Heteroptera	Farrodes sp. sp.		8	
	Microvelia sp			1
Odonata	Anisoptera desc.		1	
	Palaemnema sp.		2	1
	Perigomphus	5		
	Philogenia sp.		1	
	Polythoridae			1
Plecoptera	Zygoptera			1
	Anacroneuria sp			3
Trichoptera	Chimarra	1		
	Glossosomatidae	1	4	
	Hydropsychidae		1	5
	Hydroptila	1		
	Leptonema sp	3	3	3
	Macronema	1		
	Phylopotamidae			2
	Trichoptera			3
Zygoptera	Argia	1		
	Hetaerina	3		
	Heteragrimum	1		
	Palaemnema	5		
Total general		136	27	94

Cuadro 4: Valores del índice de correlación no paramétrica de Spearman entre los diferentes índices de ecología de paisaje calculados con FRAGSTATS y con los índices biológicos de diversidad. Las siglas de cada índice corresponden con el Cuadro 1, en negrita se resaltan las correlaciones con un error tipo I menor al 5%. Riqueza de parches relativa (RPR), índice del parche más grande (LPI), diversidad de parches de Shannon (SHDI), forma promedio del paisaje (MSI), índice de forma del paisaje (LSI), número de parches (NP), densidad de parches (PD), tamaño promedio de parche (MPS), coef. var. del tamaño del parche (PSCV), dimensión fractal logarítmica doble (DLFD), dimensión fractal promedio (MPFD), distancia vecino más cercano promedio (MNN), diversidad de parches de Simpson (SIDI), diversidad de parches de Simpson modificada (MSDI) Riqueza de parches (PR) Densidad de riqueza de parches (PRD), no. de especies(NSPP), densidad de no. especies (DNSPP), abundancia total (ABUND), diversidad de especies de Shannon (HBIOL), equitatividad de especies de Shannon (JBIOL).

	LPI	NP	PD	PSCV	LSI	MSI	DFLD	MPFD	MNN	SHDI	SIDI	MSDI	PR	PRD	RPR	NSPP	DNSPP	ABUND	HBIOL
NP	-0.84																		
PD	0.09	0.14																	
PSCV	0.00	0.37	0.37																
LSI	-0.75	0.89	0.03	0.49															
MSI	0.20	-0.26	-0.83	-0.20	0.03														
DFLD	0.26	-0.14	-0.06	0.06	0.23	0.58													
MPFD	0.28	-0.39	-0.70	-0.39	-0.09	0.94	0.71												
MNN	0.35	-0.03	0.49	-0.14	-0.14	-0.14	0.38	0.03											
SHDI	-0.99	0.89	0.03	0.14	0.83	-0.26	-0.20	-0.33	-0.31										
SIDI	-0.90	0.94	0.09	0.26	0.94	-0.14	0.06	-0.21	-0.09	0.94									
MSDI	-0.90	0.94	0.09	0.26	0.94	-0.14	0.06	-0.21	-0.09	0.94	1.00								
PR	-0.80	0.82	0.21	0.33	0.58	-0.58	-0.65	-0.74	-0.33	0.82	0.70	0.70							
PRD	0.40	-0.35	0.79	0.09	-0.53	-0.79	-0.36	-0.66	0.26	-0.35	-0.44	-0.44	0.00						
RPR	-0.80	0.82	0.21	0.33	0.58	-0.58	-0.65	-0.74	-0.33	0.82	0.70	0.70	1.00	0.00					
NSPP	0.09	-0.44	-0.29	0.03	-0.12	0.26	0.13	0.28	-0.74	-0.09	-0.24	-0.24	-0.25	-0.05	-0.25				
DNSPP	0.65	-0.84	-0.09	0.00	-0.58	0.20	0.18	0.28	-0.35	-0.64	-0.72	-0.72	-0.62	0.31	-0.62	0.81			
ABUND	-0.06	-0.37	-0.43	-0.26	-0.03	0.43	0.32	0.52	-0.60	0.03	-0.09	-0.09	-0.33	-0.26	-0.33	0.91	0.64		
HBIOL	0.17	-0.09	0.09	0.77	0.09	-0.09	-0.14	-0.27	-0.60	-0.09	-0.14	-0.14	0.15	0.18	0.15	0.56	0.52	0.20	
JBIOL	0.12	0.37	0.54	0.66	0.14	-0.49	-0.29	-0.64	0.37	-0.03	0.09	0.09	0.39	0.35	0.39	-0.65	-0.41	-0.89	0.26

Cuadro 5: Valores de los índices de ecología de paisaje para cada cuadrícula colocada en cada río. Para calcular los índices se utilizó el programa FRAGSTATS (referencia del libro). (Este cuadro debe ir antes del cuadro anterior)

Incides de Análisis del Paisaje	Cañaza 1	Cañaza 2	Gamba 1	Gamba 2	Lechería 1	Lechería 2
Índice del Parche más grande (LPI)	20	40	26	28	36	40
Número de Parches (NP)	19	7	21	14	11	13
Densidad de parches (PD)	950	700	1050	1400	1100	1300
Tamaño promedio de parche (MPS)	0.11	0.14	0.1	0.07	0.09	0.08
Coef. Var. del Tamaño del parche (PSCV)	94.87	85.79	117.71	92.69	97.65	124.84
Índice de Forma del Paisaje (LSI)	3.08	2.15	3.01	2.5	2.3	2.6
Forma promedio del Paisaje (MSI)	1.18	1.26	1.11	1.08	1.1	1.14
Dimensión fractal logarítmica doble (DLFD)	1.51	1.47	1.43	1.46	1.43	1.67
Dimensión fractal promedio (MPFD)	1.04	1.06	1.02	1.02	1.02	1.03
Distancia vecino más cercano promedio (MNN)	25.8	30	28.1	39.6	20	36.2
Diversidad de parches de Shannon (SHDI)	2.03	1.38	1.95	1.85	1.81	1.73
Diversidad de parches de Simpson (SIDI)	0.85	0.71	0.83	0.8	0.76	0.77
Diversidad de parches de Simpson modificada (MSIDI)	1.91	1.25	1.76	1.61	1.43	1.46
Riqueza de parches (PR)	9	5	10	9	9	8
Densidad de riqueza de parches (PRD)	450	500	500	900	900	800
Riqueza de parches relativa (RPR)	40.91	22.73	45.45	40.91	40.91	36.36
No. De especies(NSPP)	18	10	7	7	22	10
Densidad de No. Especies (DNSPP)	9	10	3.5	7	22	10
Abundancia total (ABUND)	90	46	11	16	76	18
Diversidad de especies de Shannon (HBIOL)	2.7046	2.5169	2.7322	2.4056	3.5883	2.856
Equitatividad de especies de Shannon (JBIOL)	0.6486	0.7577	0.9732	0.8569	0.8047	0.8597

Abundancia de Anfibios y Reptiles en relación a la disponibilidad de agua

Matthias Dehling

Coordinadores: Federico Bolaños, Guido Saborío y Sofía Rodríguez

Densidades de poblaciones dependen de muchos factores, tales como recursos disponibles o variación en presión de depredadores. Diferencias entre densidades probablemente son causadas por condiciones locales del microambiente o la época del año. Diferencias mínimas en hábitat pueden afectar a densidades (Duellman & Trueb, 1994).

Como las densidades reflejan la disponibilidad de recursos y la intensidad de depredación, densidades de poblaciones pueden presentar fluctuación considerable de año en año y de sitio en sitio (Zug et al., 2001; Scott, 1976; Heinen, 1992, Schlaepfer & Gavin, 2001).

Muchos anfibios y reptiles son muy dependientes de la disponibilidad de agua y muchos aspectos de su vida, i.e. la actividad o estructura de población, están influidos por variaciones entre las temporadas (Savage, 2002; Höbel, 1994; Eterovick & Sazima, 2000).

El objetivo de este trabajo es averiguar si o no hay una diferencia en la abundancia de varias especies de anfibios y reptiles en lugares con disponibilidad diferente de agua.

Materiales y Métodos

Este trabajo se realizó durante los días 25 a 27 de enero del año 2005 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Costa Rica, en la zona conocida como El Naranjal (8° 39' N, 83° 9' O). Se hizo tres transectos de 150 m de largo y aproximadamente 5 m de ancho que se dividió en cuadrículas de 10 metros de largo y de cuales se encontraron dos en la Quebrada del Naranjal y uno en la Fila del Naranjal. La Fila consta de un bosque primario con mucha hojarasca, árboles grandes, cobertura densa y poca agua (Hilje, 2001). En la Quebrada se tomó muestras en dos sectores: un transecto se hizo en la parte alta del río donde éste todavía llevaba agua y otro en la parte baja donde el cauce ya estaba seco. Ambos sectores son mucho más abiertos que el bosque.

El 25 se recorrió los 2 transectos de la quebrada, el 26 el del bosque y el 27 de nuevo los de la quebrada. A lo largo de los transectos se capturó todos los anfibios y reptiles que se encontraban y se anotó los datos siguientes: especie, número de cuadrícula y tamaño estándar (longitud hocico-ano). Los datos de los años 2001 y 2003 se obtuvo de Hilje (2001) y Barquero (2003).

Para analizar los datos se utilizó análisis de varianza, índices de Shannon-Weaver (logaritmo natural, base 2,718). Se comparó promedios de: abundancia de la herpetofauna durante los años, la abundancia por año por sitio y abundancia y tamaño estándar de las especies más comunes por año y por hábitat.

Resultados

En este muestreo se identificó 180 individuos de 14 especies (6 spp. de anfibios, 8 de reptiles; cuadro 2). Los 13 individuos de *Eleutherodactylus spp.* sin duda no representan una especie distinta sino pertenecen a una de las 4 especies de *Eleutherodactylus* que se encontraron en el bosque y por eso no están contados como especie.

El bosque fue el sitio más diverso ($H_s=1,50$) y con mayor número de individuos por cuadrícula ($\bar{O}=4,2 \pm 1,82$). El sitio menos diverso fue la quebrada sin agua ($H_s=1,00$ para el primer y $H_s=0,91$ para el segundo muestreo) mientras que la quebrada con agua fue el sitio con menos individuos por cuadrícula ($\bar{O}=1,47 \pm 1,19$ y $1,80 \pm 1,93$, respectivamente) (cuadro 1).

Los sitios más similares entre sí fueron las quebradas ($SI_J=0,6$ para el primer muestreo, $0,42$ para el segundo y $0,44$ tomando en cuenta todas las especies de los dos muestreos) seguido por el bosque y la quebrada sin agua ($SI_J=0,36$; $0,33$ y $0,41$, respectivamente) y el bosque y la quebrada con agua ($SI_J=0,15$; $0,167$ y $0,142$, respectivamente).

Para comparar los datos de los tres años se hizo caso de todo el muestreo de 2001 (un muestreo en cada sitio) mientras que en 2001 y 2003 solamente se tomó en cuenta el primer muestreo (la primera (única en el caso del bosque) vez en cada sitio). La abundancia media fue la más alta en el año 2001, seguido por 2005 y 2003 ($F_{2, 375} = 14.148$, $p < 0.001$). La abundancia media fue más alta en el bosque que en la quebrada sin (2.) y la con agua (3.) ($F_{2, 375} = 31.029$, $p < 0.001$). Al comparar los datos para la especie más común de todos los años (*E. stejnegerianus*), se ve que su abundancia va disminuyendo con el valor más alto en el año 2001 y el valor más bajo en 2005 ($F_{2, 165} = 7.369$, $p = 0.001$). Esta especie tiende a ser más abundante en el bosque (1.) y la quebrada sin agua (2.) que en la quebrada con agua ($F_{2, 165} = 7.369$, $p = 0.080$). El tamaño estándar de *E. stejnegerianus* fue un poco mayor en 2001 (16,61mm) que en 2005 (16,10) con un promedio mucho más bajo en el año 2003 (13,775) ($F_{2, 65} = 7.229$, $p = 0.001$). No había relación entre el tamaño medio de *E. stejnegerianus* y el hábitat ($F_{2, 65} = 1.433$, $p = 0.246$).

Eleutherodactylus stejnegerianus fue la especie más abundante en cada uno de los sitios con excepción del segundo muestreo de la quebrada con agua donde *Ameiva festiva* fue más abundante (cuadro 2) y considerando todos los *Eleutherodactylus spp.* del bosque como esta especie. En 2003 *E. stejnegerianus* fue la especie más abundante en todos los sitios, mientras que en 2001 *Eleutherodactylus fitzingeri* fue la especie más abundante en las quebradas. Solo se encontró 2 individuos de *E. fitzingeri* durante el muestreo de este año (uno en cada sector de la quebrada).

Discusión

Al comparar los tres años se nota que los sitios más diversos son distintos en cada año siendo la quebrada sin agua el sitio más diverso en 2001, la quebrada con agua en 2003 y el bosque en 2005. Además el sitio con más individuos por cuadrícula fue el bosque en 2001 y en 2005, mientras que en el año 2003 fue en la quebrada sin agua.

Eso puede indicar que las condiciones meteorológicas fueron más parecidas entre 2005 y 2001 que entre uno de los dos años y 2003. Barquero (2003) sospechó que la época seca de 2001 hubiera sido más húmeda que la de 2003 remitiéndose en los datos obtenidos en ambos años. Durante el mes de enero de 2005 llovió bastante en Golfito, indicando que el tiempo no fue tan seco como en otros años (Bolaños, com. pers.). Sin embargo faltan los datos meteorológicos exactos para confirmar estas suposiciones.

En cuanto a las especies encontradas se ve que el bosque tiende a ser el sitio más uniforme durante los años (cambio β según Wilson y Shmida (SI_{WS}) = $0,636$ para 2005/2003, $0,400$ para 2005/2001 y $0,428$ para 2003/2001) los diferencias casi totalmente debidos a la gran cantidad de especies encontradas en 2005 (10 en comparación a 6 en 2001 y 5 en 2003) de cuales algunas son especies menos frecuentemente encontradas (*Micrurus*, *Porthidium*, *N. capito*), seguidos por la quebrada sin agua ($SI_{WS} = 0,500$; $0,500$; $0,555$, respectivamente) y la quebrada con agua (SI_{WS}

=0,500; 0,667; 0,750, respectivamente). No tomando en cuenta los sitios, los cambios entre los años (SI_{WS} =0,474 para 2005/2003; 0,500 para 2005/2001 y 0,611 para 2003/2001, respectivamente) parecen más estable que algunos de los cambios dentro de los sitios. Esto puede indicar que la composición de la herpetofauna es menos afectada por la estacionalidad que la distribución, es decir que especies que son más dependientes del agua y que se reúnen en sitios que permanecen húmedos durante la época seca pueden todavía estar en sus sitios usuales (i.e. el bosque) en tiempos con más lluvia cuando estos lugares siguen estando lo suficiente húmedos. Pero estas suposiciones hay que tratarlas con cuidado ya que el tiempo de la búsqueda por sitio por año fue muy corto y por eso fácilmente las diferencias en cuanto a la presencia o ausencia de especies pueden ser grandes. Además los muestreos durante los tres años difieren entre sí en cuanto a la área recorrida por sitio (extremos: 29 cuadrículas en la quebrada con agua contra 9 en la sin agua en el primer muestreo de 2003) y la manera en la que se mostró (un solo muestreo en 2001, dos muestreos en 2003 y 2005, el segundo solamente en la quebrada y 15 días después del primero en 2003, y a continuación al primero en 2005).

En todos los años se tomó los datos mas o menos cerca al comienzo de la época seca que en Golfito dura de diciembre hasta marzo. Sería interesante tomar datos de la diversidad de la herpetofauna tanto más tarde en la época seca como en la época lluviosa para poder comparar si existe una diferencia en la abundancia entre las dos épocas, fenómeno reportado en varias lugares con resultados distintos (Marques et al., 2000; Toft, 1980a; Toft, 1980b). Además sería interesante tomar muestras de artrópodos terrestres que sirven como alimento para los anfibios y reptiles y cuyo abundancia puede también afectar a la abundancia de aquellos (Toft, 1980a; Toft, 1980b).

Referencias

- Barquero, M. 2003. Diversidad y abundancia de la herpetofauna en sitios con distinta disponibilidad de agua. en Bolaños, F.(ed.) Curso Biología de Campo 2003. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. pp. 9-13
- Duellman, W. & L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press. London
- Eterovick, P.C. & I. Sazima. 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat and predation. *Amphibia-Reptilia* 21:439-461
- Heinen, J.T. 1992. Comparisons of the Leaf Litter Herpetofauna in Abandoned Cacao Plantations and Primary Rain Forest in Costa Rica: Some Implications for Faunal Restoration. *Biotropica* 24(3): 431-439
- Hilje, B. 2001. Efecto de la disponibilidad de agua sobre la diversidad de la herpetofauna. En Bolaños, F.(ed.): Curso de Biología de Campo 2001. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. pp. 63-66
- Höbel, G. 1999. Notes on the natural history and habitat use of *Eleutherodactylus fitzingeri* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 20: 65-72
- Krebs, Ch.J. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamín/Cummings. Menlo Park
- Marques, O.A.V., A. Eterovic & W. Endo. 2000. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 22: 103-111
- Nentwig, W., S. Bacher, C. Beierkuhnlein, R. Brandl & G. Grabherr. 2004. *Ökologie*. Spektrum Verlag. Heidelberg.

- Savage, J. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas. The University of Chicago Press. Chicago
- Schlaepfer, G. & T.A. Gavin. 2001. Edge Effect on Lizards and Frogs in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology* 15(4) 1079-1090
- Scott, N.J.. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica* 8(1): 41-58
- 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 Panamanian Litter Frogs and Their Prey: A Comparison of Wetter and Drier Sites. *Oecologia* 47, 34-38
- Zug, G.R., L.J. Vitt & J.P. Caldwell. 2001. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press. San Diego

Cuadro 1: Comparación de los 3 sitios recorridos en los 2 muestreos de 2005. Se muestra número de individuos, promedio de individuos por cuadrícula y desviación estándar, número de especies, diversidad (Hs) y equidad (E)

	Muestreo				
	1			2	
	Con agua	Sin agua	Bosque	Con agua	Sin agua
Cuadrículas	15	15	15	15	15
# individuos	22	26	63	27	42
Ind/cuadr. \bar{X}	1,47	1,73	4,20	1,80	2,80
Desviación estándar	1,19	1,58	1,82	1,93	1,93
# especies	5	5	10	4	6
Hs	1,23	1,00	1,50	1,26	0,91
Hmax	1,61	1,61	2,30	1,39	1,79
Equidad E	0,77	0,62	0,65	0,91	0,51

Cuadro 2: Especies encontradas durante los dos muestreos de 2005.

	Muestreo					Total
	1			2		
	Con agua	Sin Agua	Bosque	Con agua	Sin Agua	
<i>Ameiva festiva</i>	4	3	0	11	1	19
<i>Leposoma southi</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Norops capito</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Norops limifrons</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Norops polylepis</i>	4	3	22	4	8	41
<i>Micrurus sp.</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Porthidium porrasi</i>	0	0	2	0	0	2
<i>Dendrobates granuliferus</i>	0	0	0	3	0	3
<i>Eleutherodactylus crassidigitus</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Eleutherodactylus fitzingeri</i>	1	0	0	0	1	2
<i>Eleutherodactylus ridens</i>	0	0	4	0	0	4
<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	12	18	14	9	30	83
<i>Eleutherodactylus sp.</i>	0	0	13	0	0	13
<i>Physalaemus pustulosus</i>	0	1	2	0	1	4
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	0	0	2	0	1	3
	22	26	63	27	42	180

Cuadro 3: Numero de individuos por especie encontrado durante los 3 muestreos entre 2001 y 2005.

Especie	2001	2003	2005	Total
Reptiles				
<i>Ameiva festiva</i>	5	4	19	28
<i>Basiliscus basiliscus</i>	0	1	0	1
<i>Leposoma southi</i>	0	1	1	2
<i>Lepidoblepharis xanthostigma</i>	2	0	0	2
<i>Norops aquaticus</i>	1	0	0	1
<i>Norops capito</i>	0	1	2	3
<i>Norops limifrons</i>	2	0	1	3
<i>Norops polylepis</i>	12	26	41	79
<i>Norops sp.</i>	0	2	0	2
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	2	1	3	6
<i>Bothrops asper</i>	0	3	0	3
<i>Porthidium porrasi</i>	0	0	2	2
<i>Coniophanes fissidens</i>	0	1	0	1
<i>Micrurus sp.</i>	0	0	1	1
Anfibios				
<i>Dendrobates granuliferus</i>	0	1	3	4
<i>Bufo acoinae</i>	0	2	0	2
<i>Eleutherodactylus crassidigitus</i>	10	1	1	12
<i>Eleutherodactylus fitzingeri</i>	67	19	2	88
<i>Eleutherodactylus ridens</i>	5	1	4	10
<i>Eleutherodactylus stejnegerianus</i>	60	134	83	277
<i>Eleutherodactylus sp.</i>	0	0	13	13
<i>Physalaemus pustulosus</i>	0	0	4	4
<i>Smilisca sordida</i>	0	1	0	1
Total general	166	199	180	545

Reacción de las termitas (Isoptera: *Nasotitermes* sp) ante diferentes tipos de estímulos

Mario Espinoza

Coordinador: Daniel Briceño

El comportamiento defensivo en termitas ha evolucionado a lo largo del tiempo, para asegurar la supervivencia de la colonia ante diferentes tipos de amenazas. La amenaza de un depredador que afecte a la colonia, consiste mayormente en ataques por hormigas, pero también otros organismos utilizan a las termitas como fuentes de alimento (Cornelius y Grace 1995).

Las termitas soldados son una casta morfológicamente distinta que se especializa en la defensa de la colonia ante ataques (Cornelius y Grace 1997). La defensa que usan los soldados varía de especie a especie, pero cada una está adaptada al ambiente y a los depredadores que se exponen a la colonia. Se ha pensado que la defensa especializada de las termitas soldados, ha evolucionado principalmente, en respuesta al ataque por hormigas (Traniello 1981; Deligne *et al.* 1981; Mill 1983).

Las termitas soldado del género *Nasotitermes* poseen cabezas más anchas que utilizan para lanzar un líquido pegajoso, inmovilizando la posible amenaza que afecta la colonia (Oster y Wilson 1978). Los soldados, además, tienen grandes mandíbulas que utilizan para la defensa. En algunos casos los soldados sujetan las hormigas que intentan atacar a la colonia, utilizando sus mandíbulas y rompiendo su propio integumento, para inmovilizar a la hormiga (Bordereau *et al.* 1997)

Las feromonas también juegan un papel importante en la organización defensiva de la colonia. La ventaja de la identificación de especies por señales químicas se debe a que algunas especies de hormigas y otras especies de termitas ayudan a la colonia de termitas al proveer de nutrientes ricos en nitrógeno, mejorando la defensa del nido (Jaffe *et al.* 1995). Sin la identificación de las especies, los soldados de la colonia atacarían todo organismo extraño que entra en el nido, esto resultaría en la pérdida de las ventajas mencionadas.

En este estudio se determinó la reacción de las termitas del género *Nasotitermes* ante diferentes tipos de estímulos que afectan a la colonia. Estos estímulos incluían introducir una hormiga, una termita de la misma colonia, una termita de otra colonia y una hormiga y termita juntas, en cada termitero. Al exponer el nido de termitas a diferentes tratamientos que afecten a la colonia y contar el número de termitas soldado en un tiempo determinado, se puede evaluar como responden la colonia ante diferentes estímulos. Se esperaría que al exponer una hormiga dentro del nido, la reacción de la colonia sería aumentar el número de soldados que protejan al nido.

Materiales y Métodos

Este estudio se realizó en una plantación de palma africana, durante el mes de Enero del 2005, en la zona de Río Claro. En la plantación, los nidos de termitas eran muy abundantes y estaban localizados en la base del árbol.

Para estudiar la reacción de las termitas ante diversos estímulos, se escogieron 30 nidos de termitas con diferentes dimensiones. Se utilizó un lápiz mongol para realizar una perforación de 2 cm de profundidad en cada nido. Una vez que se hacía la perforación, a cada termitero se

aplicaron 5 tratamientos. Los tratamientos estaban separados cada 5 cm uno de otro. El tratamiento 1 constituía el control, en donde únicamente se hacía la perforación, en el tratamiento 2 se le adicionaba una hormiga *Atta* sp., en el tratamiento 3 se le adicionó una termita soldado y una hormiga, en el tratamiento 4 se le adicionó una termita soldado del mismo nido, y finalmente en el tratamiento 5 se le adicionó una termita de otro nido. Antes de cada uno de los tratamientos en los que se introdujo un organismo (hormiga o termita) al termitero, se destripaba la cabeza para que liberara una feromona capaz de ser percibida por las termitas soldado del nido.

Para evitar sesgos en cuanto a la aplicación de los tratamientos se alternó el número del tratamiento con el cual se iniciaba en cada termitero. Se midió la reacción de las termitas, contando el número de termitas que salían del nido a los 10 y a los 60 s. También se estimó la velocidad con la que salen las termitas en ambos tiempos. Entre cada tratamiento se esperó un tiempo apropiado para que todas las termitas volvieran a ingresar al termitero y no afectaran los tratamientos posteriores.

Para estudiar las posibles relaciones que existían entre el número de termitas que reaccionaban a los 10 y 60 s, se tomaron las siguientes dimensiones físicas del termitero: ancho, largo, profundidad y el volumen.

En el análisis estadístico se aplicó un Análisis de Varianza (ANDEVA) de mediciones repetidas, en donde se estudio el efecto de los diferentes tipos de tratamientos y el tiempo a los 10 y 60 s. La relación entre las medidas físicas del termitero y el número de individuos que reaccionaban en ambos tiempos se estudió mediante pruebas de correlación de Pearson.

Resultados

Los nidos de termitas mostraron un patrón similar en cuanto al número de termitas que respondían a diferentes estímulos. En los primeros 10 s se puede observar que el número de termitas soldados que salen ante el estímulo de peligro no varía entre los tratamientos ($F_{(4, 108)} = 0.842$, $p > 0.05$). De igual manera, se trato de ver si existían diferencias en ambos tiempos, y se encontró que tampoco habían diferencias ($F_{(1, 27)} = 0.252$, $p > 0.05$; Fig. 1). La interacción de tratamientos y tiempo tampoco mostró ninguna diferencia ($F_{(4, 108)} = 0.605$, $p > 0.05$).

Al estudiar la velocidad de reacción de las termitas a los distintos tratamientos y a diferentes tiempos se encontró que no había ningún efecto del tratamiento en ambos tiempos ($F_{(4, 108)} = 0.919$, $p > 0.05$). Es decir las termitas no mostraban diferencias en cuanto a la reacción ante diferentes estímulos. Sin embargo si se encontró que había una gran diferencia en cuanto al tiempo ($F_{(1, 27)} = 171.57$, $p < 0.0001$). A los 10 s la velocidad de reacción de las termitas era mayor que a los 60 s (Fig. 2). No se encontró que la interacción de tratamiento y tiempo fueran diferentes en la velocidad de reacción ($F_{(4, 108)} = 0.908$, $p > 0.05$).

Al relacionar las dimensiones físicas de los termiteros con el tiempo de reacción a los 10 y 60 s, se encontró que existía una correlación directa entre el ancho, profundidad y volumen del panal a los 60 s, y únicamente el ancho se correlacionaba con el tiempo de reacción a los 10 s (Cuadro 1).

Discusión

Las termitas soldado se encargan de la defensa y protección del termitero. Cuando ocurre un disturbio en el nido, las termitas soldados se comunican mediante feromonas que envían a la colonia, produciendo una señal de alerta (Jaffe et al. 1995). Diferentes estímulos en el nido parecen no afectar la reacción de las termitas. Se observó que aunque estadísticamente no

hubieran diferencias, el tratamiento en donde se introducía una hormiga en el nido generó el mayor número de individuos soldado. La hormiga que se introdujo, representa un organismo extraño, capaz de producir una señal de peligro al termitero que resulta en la salida de una gran cantidad de soldados, asegurando la zona del impacto hasta que acabe el peligro (Cornelius y Grace 1995).

Otros tratamientos como agregar una termita del mismo nido o de otra colonia, también producen una reacción similar. Al comunicarse mediante señales químicas, cuando se introduce la termita muerta del mismo nido, esta libera una feromona que envía una señal de peligro al resto de la colonia. Del mismo modo al introducir la termita de otra colonia, la reacción que se espera es similar, debido a que representa una señal química de un organismo extraño al nido, y por lo tanto produce una señal de peligro ante el termitero (Deligne *et al.* 1981; Traniello 1981).

La velocidad de reacción tampoco parece tener un efecto importante en la reacción de las termitas ante los diferentes estímulos. Las termitas soldados responden de igual forma ante el peligro al que se expone su nido (Cornelius y Grace 1995). Es posible que la perturbación humana al perforar el nido fue la reacción normal de las termitas y que tuviera un efecto sobre los tratamientos a los que se expuso posteriormente. La diferencia en cuanto a la velocidad de reacción de las termitas en ambos tiempos, tanto a los 10 s y a los 60 s, se debe a que en un menor tiempo, la colonia responderá ante el peligro enviando un mayor número de soldados que aseguran la zona del disturbio. A los 60 s hay una disminución en la cantidad de soldados que se encuentran fuera del nido, posiblemente porque han percibido que el peligro ha pasado y no es necesario seguir enviando más termitas.

Cuando se estudio la posible relación entre las dimensiones del termitero y los tiempos de reacción, se encontró que sólo ciertas dimensiones de los nidos se correlacionan con el tiempo de reacción a los 60 s. Esto podría ser debido a que en nidos de mayor tamaño, hay un mayor número de compartimentos, y al producir un disturbio en el nido, habrán más termitas soldado respondiendo al peligro (Oster y Wilson 1978).

En conclusión las colonias de termitas tienen varias castas, en donde la casta de termitas soldado se encargan de la defensa y protección del nido ante diferentes estímulos. Se encontró que las termitas soldados responden de igual forma ante los distintos tratamientos. Sin embargo en el tratamiento en donde se introdujo una hormiga se observó un mayor número de termitas soldados que respondieron ante una posible amenaza de peligro. También se encontró que existían diferencias en cuanto a la velocidad de reacción que mostraban las termitas en ambos. En un tiempo menor se observó una mayor cantidad de individuos/s que aseguraban el disturbio hasta que este hubiera pasado. Finalmente, se encontró que ciertas medidas del tamaño del termitero se correlacionan débilmente con el número de individuos a los 60 s.

Referencias

- Bordereau, C., A. Robert, V. Van Tuyen, y A. Peppuy. 1997. Suicidal defensive behavior by frontal gland dehiscence in *Globitermes sulphureus* Haviland soldiers (Isoptera). *Insectes Sociaux* 44: 289-297
- Cornelius, M.L., y J.K. Grace. 1995. Laboratory evaluations of interactions of three ant species with the Formosan Subterranean Termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 26: 291-298
- Cornelius, M.L., y J.K. Grace. 1997. Effect of termite soldiers on the foraging behavior of *Coptotermes formosanus* in the presence of predatory ants. *Sociobiology* 29: 247-254

- Deligne, J., A. Quennedey y M.S. Blum. 1981. The enemies and defense mechanisms of termites. *Social Insects* vol.2
- Jaffe, K., C. Ramos, y S. Issa. 1995. Trophic interactions between ants and termites that share common nests. *Ann. Am. Entomol. Soc.* 24: 328-333
- Mill, A.E. 1983. Behavioral and toxic effects of termite defensive secretions on ants. *Physiological Entomology* 8:413-418
- Oster, G.F, y E.O. Wilson. 1978. *Caste and Ecology in the social insects*. Princeton University Press. 529p.
- Traniello, J.F.A. 1981. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organizing foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 78:1976-1979.

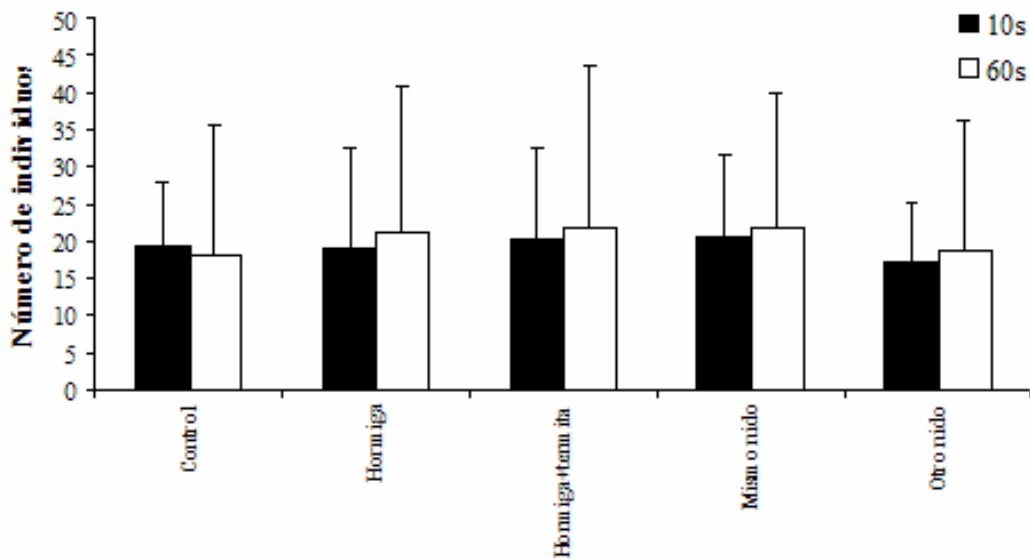


Figura 1. Número de termitas que reaccionaban a los distintos tratamientos a los 10 y a los 60s, en una plantación de palma.

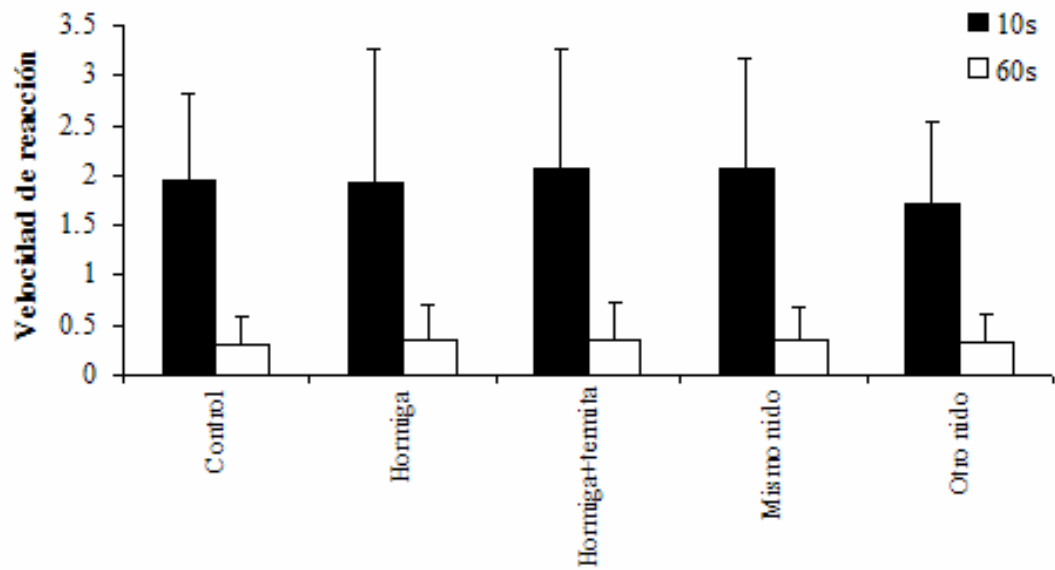


Figura 2. Velocidad de reacción (número de individuos/s) de las termitas ante los distintos tipos de tratamientos a los 10 y 60 s, en una plantación de palma.

Cuadro 1. Correlaciones de las dimensiones físicas de los nidos de termitas con el tiempo de reacción a los 10 y 60 s, en una plantación de palma, Golfito 2005.

<i>Dimensiones (cm)</i>	<i>10 s</i>	<i>p</i>	<i>60 s</i>	<i>p</i>
Ancho	0.52	0.035	0.57	0.012
Largo	0.37	0.445	0.28	1.0
Profundidad	0.44	0.166	0.56	0.014
Volumen	0.60	0.016	0.56	0.018

Aborto de botones florales y ovarios en un árbol de *Ceiba pentandra* (Bombacaceae)

Mauricio Fernández Otárola

Coordinadores: Paul Hanson y Jorge Lobo

El aborto de estructuras vegetales, especialmente de aquellas partes relacionadas con la reproducción es un hecho ampliamente estudiado en un gran número de especies. Debido a razones muy diversas, ya sea propias de las condiciones de una planta, su interacción con otras especies o factores ambientales, una gran cantidad de las estructuras reproductivas sufren una abscisión temprana, reduciendo el potencial reproductivo de la planta (Stephenson 1981).

El parasitismo es una causa común de abortos, principalmente de frutos y semillas, en una gran cantidad de especies (Stephenson 1981). Existen grados de alta especificidad entre especies de insectos y plantas y los coleópteros son uno de los agentes más importantes en este aspecto. En cuanto a la familia Curculionidae, varios de sus géneros tienen especies consideradas como plagas de cultivos y su grado de especificidad en algunos casos no es tan alto siendo sus hospederos varias plantas de especies muy relacionadas (Burke 1976, Burke y Woodruff 1980).

Dentro de la familia Bombacaceae existen varias especies que son utilizadas como hospederos para el desarrollo de varias especies de curculiónidos. Ejemplos de estas son *Ceiba* sp. en la que se desarrolla *Loncophorus fusiformis* (no se informa en que estructura lo hace). Otro ejemplo es *Anthonomus santarosae* que se desarrolla en botones florales de *Bombacopsis quinata* (Clark y Burke 1986).

El objetivo del presente trabajo consiste en determinar el impacto del parasitismo por parte de larvas de curculiónidos desconocidos y moscas sobre la floración de *Ceiba pentandra* en términos de sus estructuras florales.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en un área aledaña al Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, durante el mes de enero del 2005. Se recolectaron botones florales y ovarios, ambos abortados por un árbol de *Ceiba pentandra* ubicado en la zona de la Lechería a orillas del río del mismo nombre y aproximadamente a dos kilómetros de Golfito centro.

Se colocaron bolsas plásticas sobre el suelo que cubrían un área de 7.5 m² distribuidos bajo el árbol, para recolectar los botones caídos durante una noche (botones nuevos). Las bolsas se colocaron al atardecer y su contenido fue recolectado al día siguiente por la mañana, para un total de 15 horas de muestreo. Además se recolectó botones “viejos”, o sea, caídos en días anteriores, pero sin saber el tiempo exacto desde que la caída sucedió. Para esto, se tomo una muestra de los botones que se encontraban bajo las bolsas plásticas colocadas, garantizando de esta forma que no incluyeran botones recién caídos.

De los botones y ovarios recolectados se seleccionó una muestra al azar los cuales fueron disectados en búsqueda de larvas o huevos de curculiónidos y moscas. A cada botón se le midió el diámetro máximo y la longitud saliente de los pétalos con respecto al cáliz para estimar su estado de desarrollo, así como el número de larvas que presentaban. No se cuantificó el tamaño de los ovarios. Los botones y ovarios se clasificaron en cinco categorías de daño según las larvas que presentaran: curculiónido, mosca, ambos, ninguno o sano y daño desconocido. Para el

análisis se realizaron pruebas de chi cuadrado para la comparación de las frecuencias de los datos en las categorías estudiadas.

Resultados

En este estudio pudimos estimar que los botones y los ovarios son atacados por dos especies diferentes de curculiónidos. Esto se basa en diferencias aparentes en la longitud de las setas, forma de mandíbulas y coloración de las larvas, sin embargo, estas características no fueron cuantificadas o medidas.

Al comparar los botones caídos nuevos y viejos se encontró que existe una diferencia significativa en la importancia que presenta cada categoría de daño ($G=16.712$, $gl=3$, $p=0.001$, fig. 1a). Esta diferencia se da principalmente en las categorías “curculiónidos” y “ambos”. Los botones viejos presentaron una mayor frecuencia dentro de la categoría ambos, mientras que la categoría curculiónidos disminuye en los botones viejos. Sin embargo, se demuestra que el principal parásito inductor del aborto de los botones son las larvas de curculiónidos y que las moscas no son un agente importante en este aspecto.

Con respecto a los ovarios, se encontró una diferencia apenas significativa entre las categorías de daño según la edad o tiempo de haber sido abortados ($X^2= 9.56$, $gl= 4$, $p= 0.0485$, fig. 1b). La mayoría de los ovarios fueron abortados por razones no debidas al parasitismo (“sanos” fue la categoría más importante) y los curculiónidos y moscas parecen tener un efecto similar en el aborto de estas estructuras.

Los botones nuevos nunca presentaron más de una larva de mosca, en cambio los viejos tuvieron como promedio 2 ± 2 (DE) con ámbito entre 1 y 6 larvas. Para los curculiónidos en todos los casos menos uno, solo se encontró una larva de curculiónido por estructura.

Discusión

En muchos grupos de coleópteros existe una gran especificidad por el lugar en el cual las hembras realizan la oviposición, ya sea hacia una especie vegetal hospedera en particular o hacia una estructura en esta (Burke 1976). Debido a esto es posible que a pesar de que el botón (en este caso la zona de las anteras) y el ovario estén muy cercanos formando parte de una estructura única (la flor), exista un uso diferencial o selectivo por dos especies de curculiónidos para realizar la oviposición.

Los botones abortados presentan un aumento en el parasitismo de moscas conforme pasa el tiempo, hecho que es evidenciado en el aumento de la categoría “ambos” y “moscas” en los botones viejos (fig. 1a). Esto apoya la idea de que las moscas son un oportunista más que un parásito atacando a los botones luego de que caen y probablemente no provocan el aborto. Por esta razón disminuye el porcentaje de botones viejos con únicamente larvas de curculiónidos.

En el caso del daño encontrado en los ovarios, la principal causa de aborto no tiene que ver con algún tipo de parasitismo, sino posiblemente con características propias del árbol como la disponibilidad de recursos, u otras como la proporción de flores que fueron fertilizadas (fig. 1b). El árbol estudiado se encuentra en una zona abierta aunque no demasiado lejos del bosque. Sin embargo, existen estudios de árboles de varias especies de bombacaceas fuera de bosques que tienen una menor visita por parte de ciertos murciélagos nectarívoros, que son su principal agente polinizador (Quesada *et al.* 2003, 2004). De esta forma, podría aumentar la cantidad de

ovarios abortados debido a esta causa. Otros factores o condiciones climáticas pueden influir en la cantidad de abortos o caída accidental de estructuras florales (Stephenson 1981).

Las larvas de curculiónidos en los ovarios tienen un efecto mucho menor induciendo abortos en comparación con el que presentan en los botones. Su importancia total es muy similar o igual a la presentada por las larvas de moscas, las cuales, al contrario de lo observado para los botones, parecen ser un agente inductor de aborto al encontrarse en una alta proporción en los botones recién caídos, lo que indica que el parasitismo se está dando en las ramas del árbol (fig. 1b).

El hecho de que se presente una sola larva de curculiónido por botón (no se dispone del dato para los ovarios) puede deberse a algún tipo de señal química dejada por la primera hembra para indicar su oviposición en un botón dado y evitando que otra lo haga posteriormente, eliminando de esta forma la competencia por el recurso alimenticio y el espacio. En el caso de las moscas, la oviposición de varios huevos en una estructura o lugar específico es lo normal o típico del grupo, repitiéndose en este caso. Además, las larvas o huevos pueden pertenecer a más de una especie de mosca (hecho evidente al observar sus características), sumándose su número y su efecto.

Referencias

- Burke, H.R. 1976. Bionomics of the Anthonomine weevils. *Annu. Rev. Entomol.* 21:283-303
- Burke, H.R. y R.E. Woodruff. 1980. The pepper weevil (*Anthonomus eugenii* Cano) in Florida (Coleoptera: Curculionidae). *Fla. Dept. Agr. Consumer Serv., Entomol. Circ.* 219:1-4
- Clark W.E. y H.R. Burke. 1986. A new neotropical species of *Anthonomus* (Coleoptera:Curculionidae) associated with *Bombacopsis quinata* (Bombacaceae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 88(2):320-327
- Quesada, M., K.E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara, J.A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406
- Quesada, M., K.E. Stoner, J.A. Lobo, Y. Herrerías-Diego, C. Palacios-Guevara, M.A. Mungía-Rosas, C.A. O.-Salazar y V. Rosas-Guerrero. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica*, 36(2):131-138
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279

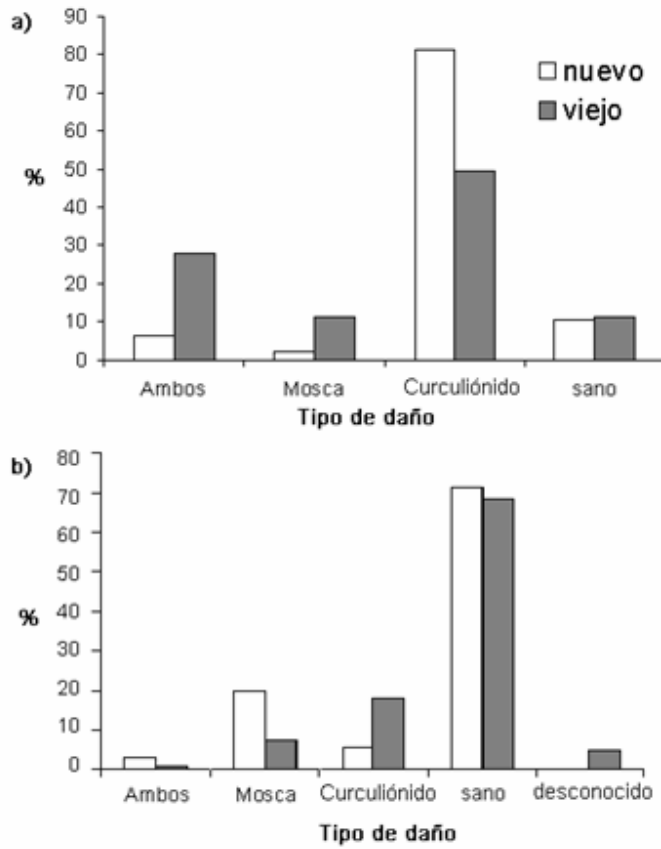


Figura 1. Tipo de daño mostrado por los a) botones y b) ovarios abortados según su edad o momento de caída (botones: nuevos n=48, viejos n=71; ovarios: nuevos n=35, viejos n=121).

Estudio de la Diversidad arbórea utilizando tres parcelas permanentes en los bosques de La Gamba y El Naranjal

María Gabriela Gei

Coordinadores: Roberto Cordero, Jorge Lobo y Rodolfo Ortiz

El bosque húmedo y lluvioso tropical es un sistema dinámico donde la polinización, la disseminación y la germinación forman parte de la experiencia diaria, así como la muerte y caída de grandes árboles de dosel (Asquith en Guariguata et al. 2002). Sin embargo, se sabe que la transformación de los bosques tropicales que resulta de las actividades humanas es una de las principales causas por las que la diversidad biológica se está perdiendo en el mundo (Kattan en Guariguata et al. 2002). Es por esto que entender la dinámica de los bosques es fundamental en muchos aspectos de la ecología del bosque tropical (Bawa & McDade 1994).

Las selvas tropicales húmedas son ecosistemas que albergan un gran número y diversidad de especies. Estos sistemas son formaciones naturales compuestas de un mosaico de parches de formas y tamaños heterogéneos y en distintas fases de regeneración natural. La búsqueda de las causas que originan y mantienen la diversidad de especies tropicales ha motivado el interés por su estudio, tanto entre naturalistas como entre ecólogos desde hace ya poco más de un siglo (Godóñez-Ibarra & López-Mata 2002).

El objetivo principal de este estudio consistió en realizar una caracterización del bosque en Golfito en términos de composición florística y diversidad de especies arbóreas abarcando un área mayor a las que se habían estudiado anteriormente y que reflejara con cierta confianza la población de la comunidad vegetal de la zona. Se establecieron tres parcelas permanentes de 0.1 hectárea con el fin de darles seguimiento a los individuos que allí se encuentran a través del tiempo. Se pretende además determinar la distribución espacial de todos los individuos con un DAP (diámetro al nivel del pecho) superior o igual a 5 centímetros; establecer un inventario de las especies presentes y calcular su índice de importancia ecológica.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El trabajo de campo para este estudio se realizó en el bosque de La Gamba, cerca de la quebrada y en la fila; y en el bosque del Naranjal, ambos localizados en la Reserva de Vida Silvestre Golfito, en Puntarenas, Costa Rica. Según el sistema de Holridge, estos bosques de bajura están definidos como tropicales muy húmedos (Hartshorn 1991), y se caracteriza por presentar una precipitación anual de 4256 mm (Jiménez y Soto 1985).

El estudio se llevó a cabo durante los días 7, 8 y 9 de enero del 2005. Se estableció en cada uno de los tres sitios de muestreo una parcela permanente de 50 x 20 metros (0.1 ha). Cada parcela se dividió en diez subparcelas de 10 x 10 metros. En cada subparcela, se midió con una cinta métrica el diámetro al nivel del pecho (DAP) de cada uno de los árboles que tuvieran un DAP superior o igual a 5 cm. Se realizó un inventario de todas las especies medidas y se ubicó cada árbol según las coordenadas X Y dentro de la subparcela.

Para calcular el índice de importancia de cada especie se utilizaron las fórmulas de área basal, densidad relativa, dominancia relativa, frecuencia, frecuencia relativa y diversidad relativa (Balslev et al. 1987). Para cuantificar la diversidad de especies se utilizó el índice de diversidad

de Shannon-Wiener así como el índice de Sorensen para determinar la similitud entre las comunidades.

Resultados

Se encontró un total de 97 especies arbóreas distribuidas en 79 géneros y 33 familias (Cuadro 1). El esfuerzo de muestreo realizado en términos de las tres parcelas (0.3ha) se aproxima bastante a la estabilización de la curva de número de especies por área para la zona Sur (Janzen 1991) (Figura 1).

Se encontró el mismo número de familias de plantas en las tres parcelas inventariadas; sin embargo, la parcela que se encuentra cerca de la quebrada La Gamba demostró ser más diversa y presentó una mayor equidad (Cuadro 2). En el cuadro 3 podemos ver que las dos parcelas que son más similares son las dos que se encuentran en la zona de La Gamba, cerca de la quebrada y en la fila. Además, las dos parcelas que se asemejan en menor grado son la de la fila de La Gamba y la del bosque del Naranjal

Las categorías diamétricas están representadas de manera muy semejante (Figuras 2, 3 y 4) aunque en la parcela de la fila de La Gamba hay pocos individuos en la categoría de DAP de 5 a 9.99 cm (Figura 3).

Tomando en cuenta el conjunto de las tres parcelas, la especie arbórea dominante fue *Ireartea deltoidea* seguida del “nazareno” (*Peltogyne purpurea*). En la parcela que se encuentra cerca de la quebrada La Gamba, la especie dominante fue la palma *Welfia Georgia*, en la parcela que se encuentra en la fila La Gamba, la palma *Ireartea deltoidea* mientras que en el bosque El Naranjal lo fue el “baco” *Brossimum utile*.

Discusión

Algunos autores han establecido que los estudios en vegetación deben realizarse sobre un área mínima de 25 ha. (Dallmeier 1992). Sin embargo, también se ha desarrollado la técnica de muestreo de 0.1 hectáreas para estandarizar estudios en diferentes partes del mundo (Gentry 1988). Además, podemos considerar que el esfuerzo de muestreo en tan corto tiempo podría reflejar bastante bien la composición de la comunidad vegetal de la zona de Golfito (Figura 1).

Los géneros con mayores índices de importancia ecológica en el conjunto de las tres parcelas así como en la parcela de la quebrada y la fila La Gamba son palmas. Además, podemos observar que los individuos predominan en las categorías diamétricas inferiores a 20 cm. Esto sugiere que estamos en presencia de un bosque bastante joven o secundario en crecimiento. Pero no se debe descartar la posibilidad de que esto se deba al tipo de vegetación natural y no al resultado de alteraciones (Pérez 2003).

La especie que tiene los mayores valores de área basal es *Peltogyne purpurea* con solamente 6 individuos pero que domina un 28% del área cubierta por árboles (Cuadro 7). Esto revela parte de la importancia ecológica y de conservación del Refugio de Vida Silvestre de Golfito pues es una especie considerada como amenazada. Más específicamente en el bosque El Naranjal, la especie más importante fue *Brossimum utile* que efectivamente es un árbol de tamaño considerable, mientras que en el muestreo que se realizó dos años antes en la misma parcela, dominó *Lacmellea panamensis*. Pero no se deben descartar el aporte que hacen a la diversidad las especies representadas por pocos individuos y que su poca representatividad podría reflejar límites en el establecimiento de plántulas cerca de un individuo de su misma especie (Connell *et al.* 1984).

Bosques que difieren solo en la composición de especies, como en este caso, pueden presentar diferencias contundentes en cuanto a la productividad y las tasas de ciclaje de nutrientes (Lambers 1998). Existen hipótesis sobre los procesos ecológicos que podrían explicar por qué la coexistencia de tantas especies de árboles tropicales es posible. Dichas hipótesis se resumen en cuatro categorías basadas en: heterogeneidad ambiental en el espacio y tiempo, heterogeneidad ambiental producida por disturbios naturales, presión de los consumidores y tasas de formación de especies competitivamente similares (Godóñez-Ibarra & López-Mata 2002). En efecto, la riqueza de especies de las comunidades vegetales neotropicales generalmente aumenta con la fertilidad de los suelos y la precipitación (Gentry 1988). El aumento en la productividad en suelos más ricos hace posible una repartición y especialización de nichos más finas aumentando así la β -diversidad. También se deben tomar en cuenta el papel que desempeñan los disturbios naturales en la conformación de los mosaicos de vegetación y en la generación de las condiciones heterogéneas relevantes para la dispersión, la germinación, el establecimiento y el crecimiento de plántulas en los claros formados en el dosel de la selva.

Se recomienda contemplar a futuro, un área de muestreo similar o mayor a la abarcada en el presente estudio que incluya la altura de los individuos y que confirme las tendencias de distribución de la vegetación observadas. Además, es importante dar seguimiento a los individuos aquí inventariados y prestar atención al estudio de su crecimiento, mortalidad y regeneración de esta población arbórea.

Referencias

- Asquith N.M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: Guariguata M. R. y G. H. Kattan (comp). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica. Pp. 645.
- Balslev H. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain in Amazonian Ecuador. *Opera Botánica* 92: 37-57.
- Connell, J.H., J.G. Tracey & L.J. Webb. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecol. Monogr.* 54:141-164.
- Dallmeier, F. 1992. Methods for long-term biodiversity inventory plots in protected tropical forest. *MAB Digest* 6. UNESCO. Paris.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 75: 1-34.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas: Introducción. En: D.H. Janzen (ed). *Historia natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp. 123.
- Janzen D.H. (ed). 1991. *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Pp. 133-150.
- Jiménez, J.A. & 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.
- Kattan G.H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En: Guariguata M. R. y G. H. Kattan (comp). 2002. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica. Pp. 645.
- Lambers, H., F.S. Chapin III & T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, Berlin. Pp. 7.

- Godóñez-Ibarra O. & L. López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto Nacional de Biología*. Universidad Autónoma de México. Serie Botánica 73(2): 283-314.
- McDade L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespeneide y G.S. Hartshorn (eds). 1994. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, EEUU. Pp. 390.
- Pérez, L.P. 2003. Distribución espacial de las principales especies arborescentes del bosque El Naranjal, utilizando parcelas permanentes. Bolaños, F. (ed.). *Curso Biología de campo*. UCR. Costa Rica. Pp. 41-49.

Cuadro 1. Composición en Familias, Géneros y Especies de árboles de DAP>5cm en tres parcelas permanentes en la Reserva de Vida Silvestre Golfito. Enero 2005.

	Quebrada La Gamba	Fila La Gamba	El Naranjal	Total
# Familias	24	24	24	33
# Géneros	40	33	35	79
# Especies	45	37	42	97

Cuadro 2. Estimación de la Heterogeneidad y Equidad según el índice de Shannon-Wiener, calculado con logaritmo en base 2, para todos los árboles de DAP>5cm en tres parcelas permanentes en la Reserva de Vida Silvestre Golfito. Enero 2005.

	Quebrada La Gamba	Fila La Gamba	El Naranjal
N	101	100	129
S	24	24	24
H'	5.21	3.66	4.59
H'max	4.58	4.58	4.58
J'	1.14	0.79	1.001
N'	37.1	12.64	24.14

Cuadro 3. Índice de similitud de Sorensen para las especies arbóreas presentes en tres parcelas permanentes del bosque de Golfito. Enero 2005.

	Quebrada La Gamba	Fila La Gamba	El Naranjal
Quebrada La Gamba	1		
Fila La Gamba	0.3902	1	
El Naranjal	0.2299	0.2025	1

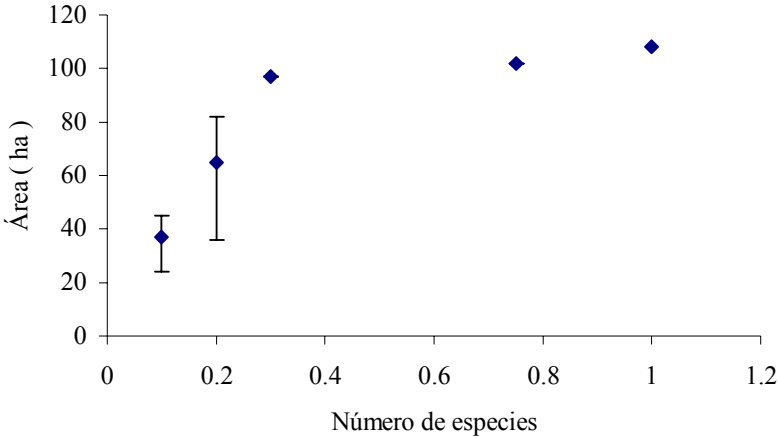


Figura 1 Esfuerzo del muestreo realizado en tres parcelas permanentes en la Reserva de Vida Silvestre Golfito en comparación con otros bosques de la Zona Sur (Janzen 1991). Golfito, enero 2005.

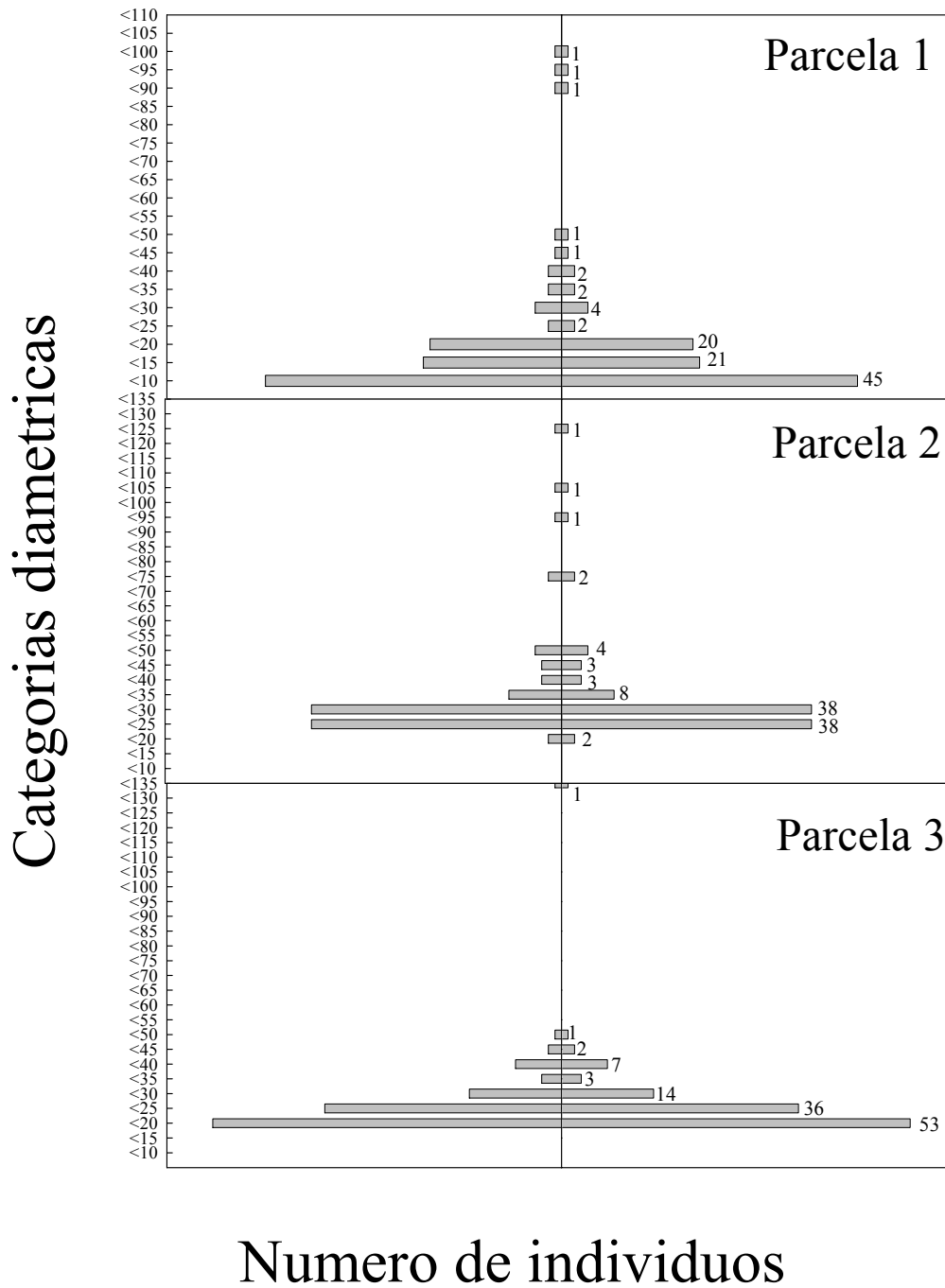


Figura 2. Distribución de categorías diamétricas de los árboles presentes en las parcelas permanentes de la Quebrada La Gamba (parcela 1), la Fila La Gamba (parcela 2) y el Naranjal (parcela 3).

Cuadro 4. Datos de área basal, densidad relativa, frecuencia, diversidad relativa e índice de importancia ecológica para las diez especies más importantes muestreadas en la parcela permanente de la Quebrada La Gamba. Golfito, enero 2005.

Especie	# Individuos	DAP promedio	Área basal	Densidad relativa	Dominancia relativa	Frecuencia	Frecuencia relative	Índice de Importancia
<i>Welfia georgii</i>	9	0.12	0.012	8.911	5.655	6	6.977	21.542
<i>Pausandra trianae</i>	8	0.11	0.01	7.921	4.677	5	5.814	18.412
<i>Micropholis melinoniana</i>	2	0.31	0.019	1.980	8.788	2	2.326	13.094
<i>Guarea grandifolia</i>	4	0.1	0.004	3.960	1.801	4	4.651	10.413
<i>Carapa guianensis</i>	4	0.1	0.004	3.960	1.794	4	4.651	10.406
Myrtaceae	2	0.29	0.013	1.980	6.005	2	2.326	10.311
Myristicaceae	1	0.47	0.017	0.990	7.985	1	1.163	10.138
<i>Socratea exorrhiza</i>	3	0.13	0.004	2.970	2.003	3	3.488	8.462
<i>Pouteria</i>	1	0.41	0.013	0.990	5.970	1	1.163	8.123
<i>Duroia costarricensis</i>	2	0.19	0.0007	1.980	3.160	2	2.326	7.465
Subtotal 10 sp								
Más importantes	36	2.23	0.097	35.64	47.838	30	34.884	118.365
Subtotal otras sp	65	4.700	0.114	64.36	52.162	56	65.116	181.635
Total	101	6.930	0.223	100	100	86	100	300

Cuadro 5. Datos de área basal, densidad relativa, frecuencia, diversidad relativa e índice de importancia ecológica para las diez especies más importantes muestreadas en la parcela permanente de la Fila La Gamba. Golfito, enero 2005.

Especie	# Individuos	DAP promedio	Área basal	Densidad relativa	Dominancia relativa	Frecuencia	Frecuencia relativa	Índice de Importancia
<i>Ireartea deltoidea</i>	46	0.130	0.1450	45.54	29.67	10	16.95	92.16
<i>Grias cauliflora</i>	3	0.334	0.0622	2.970	12.73	3	5.085	20.79
<i>Lauraceae sp3</i>	1	0.88	0.0616	0.990	12.61	1	0.000	15.29
<i>Sapindaceae sp2</i>	1	0.795	0.0503	0.990	10.29	1	1.695	12.98
<i>Otoba novogranatensis</i>	2	0.432	0.0336	1.980	6.870	2	3.390	12.24
<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>	4	0.141	0.0086	3.960	1.756	3	5.085	10.80
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	3	0.156	0.0092	2.970	1.883	3	5.085	9.938
<i>Gloeospermum diversipetalum</i>	4	0.083	0.0023	3.960	0.462	3	5.085	9.507
<i>Castilla tunu</i>	1	0.588	0.0275	0.990	5.630	1	1.695	8.315
<i>Carapa guianensis</i>	1	0.579	0.0267	0.990	5.459	1	1.695	8.144
Subtotal 10 sp más importantes	66	4.117	0.4270	65.347	87.360	28	45.763	200.164
Subtotal otras sp	35	3.671	0.0627	34.653	12.820	31	52.542	100.016
Total	101	7.788	0.4887	100	100	59	100	300.180

Cuadro 6. Datos de área basal, densidad relativa, frecuencia, diversidad relativa e índice de importancia ecológica para las diez especies más importantes muestreadas en la parcela permanente del Naranjal. Golfito, enero 2005.

Especie	# Individuos	DAP promedio	Área basal	Densidad relativa	Dominancia relativa	Frecuencia	Frecuencia relative	Índice de Importancia
<i>Brosimum utile</i>	2	0.71	0.1404	1.5267	28.9016	2	2.1739	32.6022
<i>Ficus obtusifolia</i>	1	1.24	0.1214	0.7634	24.9856	1	1.0870	26.8359
<i>Ireartea deltoidea</i>	21	0.08	0.0137	16.031	2.8171	7	7.6087	26.456
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	17	0.09	0.0122	12.977	2.5115	6	6.5217	22.010
<i>Lacmellea panamensis</i>	11	0.17	0.0306	8.3969	6.3054	6	6.5217	21.224
<i>Compsooneura sprucei</i>	10	0.10	0.0092	7.6336	1.8947	8	8.6957	18.2240
<i>Virola</i>	4	0.18	0.0182	3.0534	3.7443	4	4.3478	11.1455
<i>Talisia</i>	6	0.12	0.0072	4.5802	1.4802	4	4.3478	10.4082
<i>Symphonia globulifera</i>	3	0.23	0.0145	2.2901	2.9942	3	3.2609	8.5451
<i>Dendropanax arboreus</i>	3	0.22	0.0131	2.2901	2.7010	3	3.2609	8.2520
Subtotal 10 sp más importantes	78	3.14	0.3805	59.5420	78.3357	44	47.8261	185.7038
Subtotal otras sp	53	4.49	0.1052	40.4580	21.6643	48	52.1739	114.2962
Total	131	7.62	0.4858	100	100	92	100	300

Cuadro 7. Datos de área basal, densidad relativa, frecuencia, diversidad relativa e índice de importancia ecológica para las diez especies más importantes muestreadas en tres parcelas permanentes del bosque de Golfito. Enero 2005.

Especie	# Individuos	DAP promedio	Área basal	Densidad relativa	Dominancia relativa	Frecuencia	Frecuencia relative	Índice de Importancia
<i>Ireartea deltoidea</i>	70	0.076	0.0495	21.0210	6.3625	20	8.4034	35.7869
<i>Peltogyne purpurea</i>	6	0.5241	0.2227	1.8018	28.6393	6	2.5210	32.9621
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	21	0.0147	0.0017	6.3063	0.2171	10	4.2017	10.7251
<i>Lauraceae sp3</i>	1	0.88	0.0616	0.3003	7.9250	1	0.4202	8.6455
<i>Welfia georgii</i>	9	0.1769	0.0226	2.7027	2.9111	6	2.5210	8.1348
<i>Sapotaceae</i>	1	0.795	0.0503	0.3003	6.4680	1	0.4202	7.1884
<i>Dendropanax arboreus</i>	5	19.99	0.0265	1.5015	3.4035	5	2.1008	7.0058
<i>Compsooneura sprucei</i>	10	0.0010	0.0000	3.0030	0.0001	8	3.3613	6.3645
<i>Lacmellea panamensis</i>	11	0.0013	0.0000	3.3033	0.0002	6	2.5210	5.8245
<i>Pausandra trianae</i>	8	0.0951	0.0068	2.4024	0.8685	5	2.1008	5.3718
Subtotal 10 sp más importantes	142	22.5563	0.4416	42.6426	56.7954	68	28.5714	128.0094
Subtotal otras sp	191	9.1179	0.3360	57.3574	43.2046	170	71.4286	171.9906
Total	333	31.6739	0.7776	100	100	238	100	300

Comparación de la diversidad de murciélagos entre un borde de bosque y una zona semiurbana

Ana Gloria Guzmán Mora

Coordinador: José Manuel Mora

En Costa Rica se observan cerca de 109 especies de murciélagos pertenecientes a 9 familias lo que comprende un 11% de la diversidad de especies de murciélagos existente en el mundo (Mora 2000). Al encontrarnos dentro de la zona tropical es de esperarse que la diversidad de murciélagos sea mayor, se cree que esto se debe a que en los trópicos existe una mayor disponibilidad y de tipos de alimento (La Val y Rodríguez 2002)

Sin embargo, la diversidad presente esta disminuyendo debido a la destrucción de ecosistemas generada por las actividades humanas de tal manera que tanto la estructura y composición de las comunidades como el comportamiento de las especies de un sitio se ven afectadas (Bernard y Brook 2003 y López 2000).

Para algunas especies de murciélagos la fragmentación del bosque y la formación de zonas abiertas pueden implicar una restricción en el uso del hábitat mientras que para otras pueden no verse afectadas o por el contrario se pueden adaptar con cierto grado de facilidad a los cambios en el medio (La Val y Rodríguez 2002). De esta forma, se considera que en general los murciélagos son de gran importancia tanto como polinizadores y dispersores de distintas especies de plantas principalmente de bosque secundario y también en la depredación de otros organismos (García et al 2000). Debido a esto se consideran fundamentales en el desarrollo de distintas poblaciones de plantas y árboles con lo que cumplen un rol importante en la regeneración del bosque (Heithaus et al 1975 y Fleming y Sosa 1994)

Debido a la importancia ecológica de estos organismos en la relación a nivel de bosque y las zonas alteradas, el objetivo de este estudio es determinar si existen diferencias en la composición de especies entre un borde de bosque y una zona semiurbana y si esta se relaciona con el hábito alimenticio de las especies.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en los días 11 y 12 de enero del 2005, en dos sitios dentro de la localidad de Golfito, Puntarenas. El día 11 se visitó el primer sitio que comprendía un borde de bosque en la región del Naranjal. El día 12 se trabajó el segundo sitio (Manglar), este se ubicaba en una región semiurbana y abierta por donde corre un riachuelo hasta alcanzar la orilla del Manglar de Llano Bonito.

En los sitios se colocaron redes de niebla, 3 de 12m, 1 de 9m y 1 de 6m. para la captura de los murciélagos. Las redes se abrieron de las 6:00 hasta las 8:00pm, durante este tiempo se hicieron revisiones de las redes cada 30 min. para atrapar a los individuos. Cada murciélago capturado se identificó a nivel de especie y se determinó el sexo.

Para los datos obtenidos se realizaron gráficos descriptivos de cada lugar y se comparó mediante un chi-cuadrado la relación de gremios entre los sitios. Además se estimó la diversidad de los sitios calculando el índice de Shannon-Weiner usando el logaritmo base 2 y posteriormente se compararon utilizando una prueba T de diversidad.

Resultados

En total entre ambos sitios se capturaron 60 individuos, la primera noche en el Naranjal se capturaron 50 individuos pertenecientes a 5 especies mientras que el segundo día en el Manglar se atraparon 10 individuos pertenecientes a 6 especies (Cuadro 1).

Según la composición de especies de cada sitio, se observó un dominio de las especies frugívoras en el borde de bosque (Fig 1) mientras que para la zona abierta se observó una menor cantidad de frugívoros y un mayor número de insectívoros (Fig 2), sin embargo esta diferencia no fue significativa (χ^2 : 2, gl: 1, p: 0.157) En esta prueba no se tomó en cuenta el nectarívoro *Micronycteris schmidtorum* pues fue el único representante del gremio en ambos sitios .

Al comparar los valores de diversidad entre Naranjal y la zona del Manglar se determinó que los valores de H' : 1.45 y H' : 2.32 son significativamente distintos (t: -2.64, gl: 15.04, $p < 0.05$) con una variación de 0.03 y 0.08 respectivamente.

Discusión

El que se capturará un mayor número de murciélagos en el Naranjal puede deberse a que las especies se encuentran con mayor frecuencia en hábitats no alterados donde se encuentra una mayor diversidad de árboles y disponibilidad de recursos (López 2000). Por otra parte las especies capturadas en el sitio son principalmente especies que necesitan el refugio del bosque y de una mayor abundancia de flores y frutos pues dependen casi exclusivamente de este tipo de alimentos (La Val y Rodríguez 2002).

Por ejemplo, las especies de *Carollia* observadas en el sitio son especies típicas de zonas de crecimiento secundario donde son fundamentales para la dispersión de especies pioneras como *Piper* y *Cecropia* (Mora 2000). De igual forma, los individuos de las especies de *Artibeus* consumen frutos y se considera que son dispersores importantes en especial de plantas y árboles de *Ficus sp* (Janzen y Wilson 1991)

En contraste se observó una mayor diversidad en la zona del Manglar lo que puede estar relacionado con una mayor disponibilidad de otros recursos como los insectos. En el sitio al haber una vegetación mucho menos densa y una mayor influencia humana (edificaciones, luces) permite una mayor afluencia y desarrollo de insectos generando un recurso abundante para los murciélagos (La Val y Rodríguez 2002 y Mora 2000). En este caso, dentro de las especies observadas, *Rhogeessa tumida*, *Rhynchonycteris naso* y *Saccopteryx bilineata* son principalmente insectívoras capaces de aprovechar la abundancia de las zonas alteradas y que tienen, además, la capacidad de utilizar las edificaciones humanas como sitios de descanso y refugio (La Val y Rodríguez 2002). Por otra parte se vieron especies frugívoras (*Uroderma bilobatum*, *Artibeus jamaicensis* y *Glossophaga soricina*) que también pueden estar utilizando frutos ubicados en las cercanías o consumiendo insectos como complemento de su dieta (Janzen y Wilson 1991 y Mora 2000).

A pesar de estas diferencias, en otros estudios realizados en la zona no se han observado diferencias en la abundancia de recursos entre los diferentes microhábitats (Hernández 1998) por lo que la presencia o ausencia de las especies entre las zonas puede deberse solamente que no fueron capturadas. En otro caso, en el estudio de López (2000) algunas de las especies capturadas en la zona abierta son las especies que en el presente estudio se observaron en la zona boscosa, lo que puede evidenciar que las especies son capaces de movilizarse entre los parches de bosque y las zonas abiertas sin dificultad.

Relacionado con lo anterior, se sabe que la movilidad de las distintas especies de murciélagos varía no solo por sus características morfológicas sino también debido a la búsqueda de alimento o de refugio, por ejemplo las que se alimentan de especies pioneras pueden desplazarse más debido a que su recurso se encuentra agregado y en distancias variables (Bernard. y Brook. 2003). De esta forma se puede hacer referencia que las especies son capaces de utilizar el bosque como refugio y las zonas alteradas como sitios de forrajeo (Saborio 2000 y López 2000)

En conclusión, se puede decir que aunque los sitios se pueden analizar como hábitats distintos, debido a las características ecológicas y las observaciones de otros estudios se deberían tomar como un conjunto en el que se desenvuelven estos organismos formando parte esencial en los procesos de dispersión y regeneración del bosque. Por otra parte se puede plantear un estudio a largo plazo en el que se mida la producción de frutos, abundancia de insectos y disponibilidad de sitio de refugio entre las zonas que confirme que existe una separación de las especies o que en realidad cada uno de los hábitats se encuentran altamente interconectados

Referencias

- Bernard, E. y M. Brook. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35(2):262-277.
- Fleming, T. y V. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75(4):845-851
- García, Q., J. Rezende y L. Aguiar. 2000. Seed dispersal by bats in a disturbed area of Southern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 48(1):125-128.
- Heithaus, R., T. Fleming y P. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in the seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854.
- Hernández, P. 1998. Coexistencia de la comunidad de murciélagos frugívoros de la Reserva Forestal Golfito, Puntarenas: Análisis de factores de segregación ecológica. En: D. Briceño, J. Lobo y K. Stoney (Ed). *Curso de Biología de Campo*. Universidad de Costa Rica (Mimeografiado)
- Janzen, D.H. y D.E. Wilson. 1991. Mamíferos. En D. H. Janzen (Ed) *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 822p
- La Val, R. K. y B. Rodríguez. 2002. *Murciélagos de Costa Rica*. Ed. INBIO. Heredia, Costa Rica. 320p
- López, L. 2000. Selección de frutos y dispersión de semillas por murciélagos frugívoros. En: F. Bolaños y J. Lobo. *Curso Biología de Campo*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica (Mimeografiado) 257p
- Mora, J. M. 2000. *Mamíferos silvestres de Costa Rica*. EUNED San José, Costa Rica. 220p
- Saborío, G. 2000. Aves y murciélagos presentes en las cercanías de un fragmento de bosque y su importancia como dispersores. En: F. Bolaños y J. Lobo. *Curso Biología de Campo*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (Mimeografiado) 257p.

Cuadro 1. Especies de murciélagos y número de individuos por especie capturados en los dos sitios de estudio.

Familia	Especie	Manglar	Naranjal
Emballonuridae	<i>Rhynchonycteris naso</i>	2	0
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	1	0
Phyllostomidae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	1	0
	<i>Artibeus watsonii</i>	0	2
	<i>Carollia brevicauda</i>	0	2
	<i>Carollia castanea</i>	0	30
	<i>Carollia perspicillata</i>	0	15
	<i>Glossophaga soricina</i>	1	0
	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	0	1
	<i>Uroderma bilobatum</i>	1	0
Vespertilionidae	<i>Rhogeessa tumida</i>	4	0
Total general		10	50

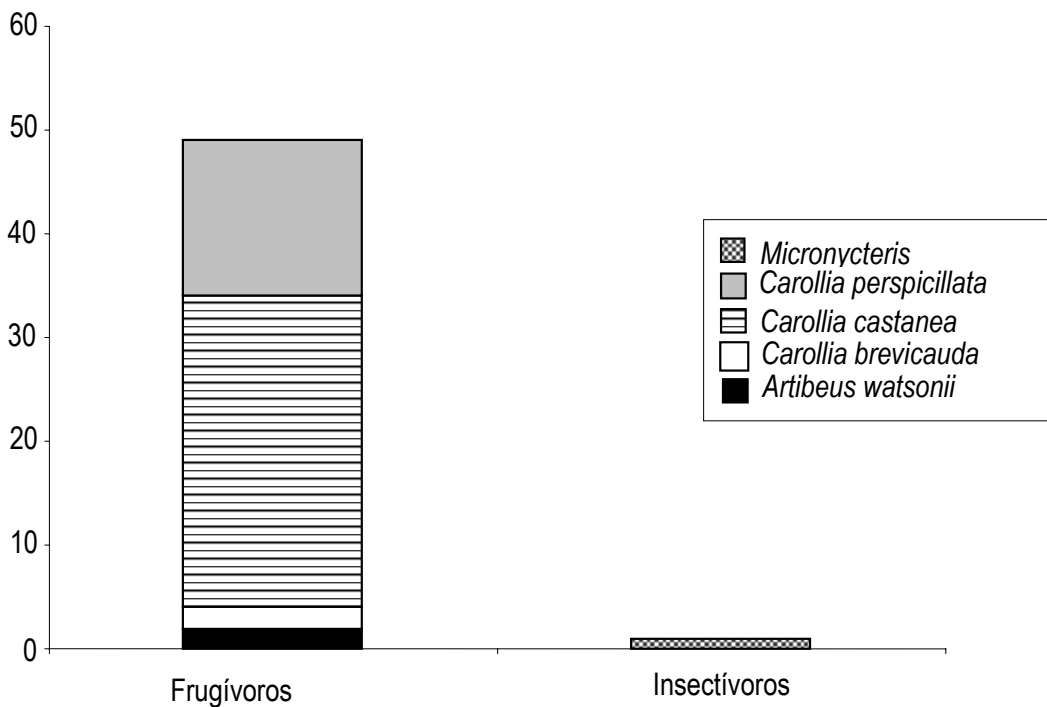


Figura 1. Composición de especies por gremios alimenticios en el Naranjal

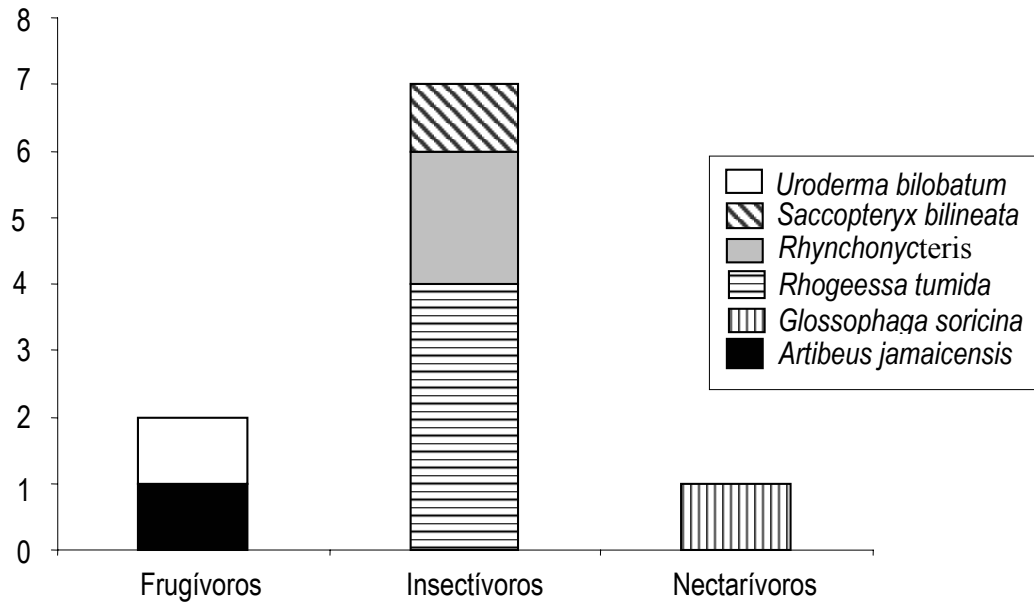


Figure 2. Composición de especies por gremios alimenticios en la zona Suburbana

Posibles factores que afectan la mortalidad de reinas de la hormiga *Azteca* spp. (Formicidae) en plantas de *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia*

Daniela Lizano Quesada

Coordiador: Paul Hanson

Algunas plantas han desarrollado mecanismos para atraer hormigas y defenderse por medio de ellas contra la herbivoría, y la asociación se vuelve obligada para ambas partes (Yu & Davidson 1997).

La asociación hormiga-planta más conspicua en los trópicos corresponde a la que se da entre las hormigas del género *Azteca* y árboles de *Cecropia* spp., principalmente en zonas bajas y húmedas, donde los árboles de *Cecropia* spp. se encuentran en grandes cantidades en claros (Uhl et al. 1981; Brokaw 1987).

Este tipo de mutualismo entre estos dos organismos implica una etapa inicial de atracción de la hormiga por parte de la planta. Esta, posee en la base de sus peciolos, estructuras llamadas trichilia que contienen cadenas de 1-2 mm de glicogeno llamadas cuerpos mullerianos (Rickson 1971), que sirven de recurso primario para las primeras hormigas huéspedes (Longino 1991).

El género *Azteca* es neotropical, con varias especies representándolo, todas arbóreas (Emery 1893, 1896, 1912, Forel 1929, Carroll 1983).

Después de los vuelos nupciales, las nuevas reinas buscan las plantas de *Cecropia* para iniciar sus colonias. Hacen un hoyo en el prostoma (punto preformado en cada uno de los entrenudos de la planta) y entran al entrenudo tapando el hueco con pedazos de la pared del mismo, que posteriormente se cierra con el paso del tiempo dejando a la reina encerrada adentro. En este tiempo la reina produce el primer grupo de obreras sin dejar el entrenudo, de esta manera, se establecen varias colonias pequeñas en diferentes entrenudos de la planta (Longino 1989a, Davidson et al. 1991, Choe and Perlman 1997)

Sin embargo, se ha denotado una alta mortalidad de reinas en la etapa de plántulas de los árboles de *Cecropia*, para lo cual se han realizado estudios en los que se analizan varias posibilidades, entre estas, enemigos naturales como avispas parasitoides, moscas y nemátodos (Longino 1991). Sin embargo muchos de los detalles se desconocen aún. Se argumenta una relación de competencia de las reinas con larvas de curculiónidos (escarabajos), así como el factor planta, relacionado con el área superficial de los entrenudos. El presente trabajo tiene como objetivo determinar los posibles factores más influyentes en la alta mortalidad de reinas en plántulas de *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia* en zonas claras de bosque de bajura, en Golfito, Costa Rica.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó el día 8 de enero de 2005 en el Refugio Natural de Vida Silvestre Golfito, en el sector de La Gamba.

Se colectaron especímenes de *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia* en estado de plántula (aproximadamente 1 m de alto) y se llevaron al laboratorio para realizar el conteo respectivo de entrenudos de la planta y de reinas en cada uno de ellos. Se midió la longitud de cada entrenudo y se tomaron en cuenta las siguientes características del contenido de los entrenudos en cada planta: Número de reinas vivas (**RV**), Número de reinas muertas (**RM**),

"Basura" (desechos de pared del entrenudo) (**B**) (este factor puede indicar que éste entrenudo fue comido), Presencia de Larvas de curculiónidos ("picudos") (**P**), Obrera (s) (**O**), Presencia de hormigas de otro género (**H**), y Desechos (**C**) distintos a restos de pared.

Estos datos se analizaron por medio de estadística descriptiva (distribuciones de frecuencias absolutas y relativas (%)). Se determinó la presencia de nemátodos, ya fuese sobre hormigas o sobre "basura". Se calculó el área superficial por entrenudo con base en el diámetro del mismo y su longitud. Se establecieron categorías de área de entrenudo y se compararon los promedios de reinas vivas y muertas por planta según el área superficial, aplicando una prueba de t student para cada especie.

Resultados

Para *Cecropia obtusifolia* se determinó el contenido de un total de 202 entrenudos en 12 plántulas, obteniéndose los datos mostrados en la Figura 1. Se denota una mayor cantidad de entrenudos vacíos.

Los promedios de reinas vivas contra muertas para las 12 plántulas denotaron que no existe diferencias significativas entre ellos ($t= 0.596$, $gl= 11$, $p=0.563$).

Para *C. obtusifolia* se encontraron diferencias en el promedio de reinas vivas o muertas al categorizar los entrenudos según su área superficial.

($t= -2.14$, $gl= 11$, $p=0.03$)

Se analizaron 74 entrenudos de *Cecropia insignis*, correspondientes a 7 plántulas colectadas (Fig 2), encontrándose una mayor cantidad de "picudos" y reinas vivas. No se encontraron hormigas de otro género en estas plántulas.

Para esta especie de plántula, no se denotaron diferencias significativas al categorizar según el área superficial, entre los promedios de reinas vivas y muertas ($t=-0.22$, $gl=11$, $p=0.83$).

Al determinar la presencia o ausencia de nemátodos y su ubicación, se pudo denotar que siempre se encontraron asociados con hormigas del género *Azteca* o basura de hormigas, ninguna combinación con otro tratamiento.

No se logró determinar qué organismo produjo los desechos que no corresponden a restos de pared del entrenudo, por lo que este carácter no se tomó en cuenta a la hora de realizar el análisis.

Discusion

Los entrenudos que corresponden a la parte superior contienen reinas vivas. Conforme van bajando puede decrecer la cantidad de reinas vivas por entrenudo, lo cual evidencia fallas repetitivas en el establecimiento de las colonias. Las reinas se pueden ver atacadas por parasitoides, que deben ser localmente abundantes (Wheeler 1942), esto puede afectar la mortalidad de las reinas. El papel de los nemátodos aún es desconocido (Hanson com pers.), pero se denotó que nunca estuvieron asociados a basura de otros organismos, sino a la basura de las hormigas, como a las hormigas mismas, por lo que se podrían realizar más estudios para determinar qué tipo de relación se establece en este caso.

En algunas áreas, la colonización por parte de varias reinas en un mismo entrenudo se da, de allí que fuese posible contar varias reinas en un mismo entrenudo. Cuando las colonias comienzan a sobrevivir mientras la planta crece, se da una reducción en el número de colonias, hasta que una llega a dominar (Choe and Perlman 1997), sin embargo, este dato no se observó en el experimento dado que se trató únicamente con plántulas.

Cecropia obtusifolia posee un crecimiento apical mayor y más rápido que *Cecropia insignis* (Burger 1977), de allí que las diferencias en el promedio de reinas vivas y muertas segl área superficial fuesen significativas, en donde hay una mayor cantidad de reinas muertas en *C. obtusifolia*. Posiblemente las plántulas de *Cecropia obtusifolia* se ven más tempranamente colonizadas por hormigas *Azteca* spp. que las plántulas de *C. insignis*, por lo que en el momento del análisis probablemente las plántulas de *C. obtusifolia* se encontraban en etapas tardías de colonización en donde disminuye el número de reinas (Choe and Perlman 1997), mientras que en *C. insignis* se encontraban en este momento más reinas vivas, lo cual puede indicar una colonización más temprana.

No se logró establecer relaciones entre los contenidos debido a que se pasaron por alto algunos contenidos en el conteo de varias plántulas, por lo que los datos resultaron incompletos para su análisis. Sin embargo se recomienda tomar en cuenta todos los contenidos posibles en cada entrenudo para así poder relacionar la presencia de estos contenidos con la mortalidad de las reinas en esta etapa.

Referencias

- Brokaw, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19.
- Burger, W. 1977. Flora Costaricensis, Family #52, Moraceae. *Fieldiana, Botany* 40:94-215.
- Carroll, C. R. 1983. *Azteca* (hormiga *Azteca*, *Azteca* ants, *Cecropia* ants). Pages 691-693 in D. H. Janzen, editor. *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Choe, J. C., and D. L. Perlman. 1997. Social conflict and cooperation among founding queens in ants (Hymenoptera: Formicidae). Pp. 392-406 in J. C. Choe and J. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Davidson, D. E., Snelling, R. R., and Longino, J. T., 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21: 64-73.
- Emery, C. 1893. Studio monografico sul genere *Azteca* Forel. *Memorie della Royal Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna* (5)3:119-152.
- Forel, A. 1929. *The social world of the ants* (C. K. Ogden, Trans.). Albert and Charles Boni, New York.
- Hanson, Paul. 2005. Comunicación personal. Golfito, Costa Rica.
- Longino, J. T. 1989a. Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. *Biotropica* 21:126-132.
- Longino, J. T. 1991a. *Azteca* ants in *Cecropia* trees: taxonomy, colony structure, and behavior. Pages 271-288 in C. Huxley and D. Cutler, editors. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Rickson, F. R. 1971. Glycogen plastids in Mullerian body cells of *Cecropia peltata* - a higher green plant. *Science* 173:344-347.
- Uhl, C., K. Clark, H. Clark, and P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *Journal of Ecology* 69:631-649.
- Wheeler, W. M. 1942. Studies of neotropical ant-plants and their ants. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* 90:1-262.

Yu, D.; D. Davidson. 1997. Experimental studies of species-specificity in *Cecropia*-Ant relationships. *Ecological Monographs* 67(3): pp 273-294. Ecological Society of America, USA.

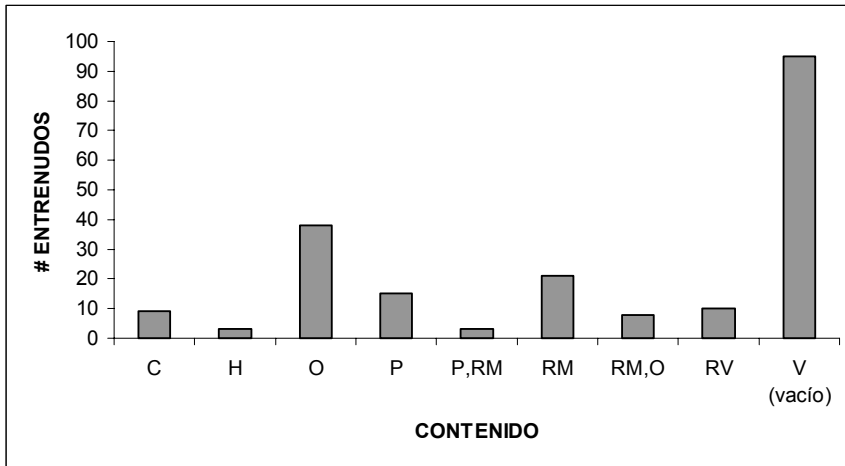


Figura 1. Cantidad de entrenudos por contenido encontrado en éstos para plántulas de *Cecropia obtusifolia*

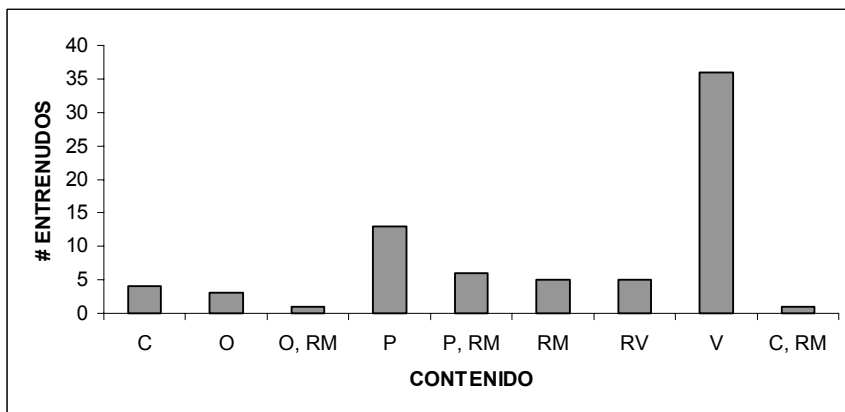


Figura 2. Cantidad de entrenudos por contenido encontrado en éstos para plántulas de *Cecropia insignis*

Estudio del desarrollo de gambas en tres especies de árboles: *Carapa guianensis*, *Peltogyne purpurea* y *Virola sp* y su relación con la pendiente del terreno

Adriana Pérez Zúñiga

Coordinador: Jorge Lobo

Las raíces de ciertos árboles conocidas como gambas son generalmente largas en algunos ambientes tropicales. La aparición y forma de gambas en algunas especies es un carácter fijo, mientras que en otras especies son relativamente variables (Warren et al 1988). La caracterización de gambas es también una forma de clasificar especies (Gentry 1993).

Se han dado muchas teorías acerca del por qué y cómo se forman este tipo de raíces. Muchas teorías asumen que estrés fisiológico en ambientes muy húmedos fuerzan al crecimiento de raíces aéreas (Clair et al 2003), otros han sugerido que estas raíces evitan que las enredaderas suban a lo largo del tronco o que reducen la competencia ocupando un espacio disponible.

También se sugiere que están determinadas por restricciones mecánicas en algunas partes de la base del tronco. Sin embargo ninguna de estas hipótesis se ha demostrado completamente ya que existen pocos trabajos que han hecho demostraciones empíricas. Se ha sugerido que las pendientes del terreno causan un mayor estrés en los árboles para mantenerse en pie, ya que la fuerza de gravedad no es perpendicular al suelo (Clair et al., 2003).

El objetivo de este trabajo es estudiar el desarrollo de gambas en árboles de *Carapa guianensis*, *Peltogyne purpurea* y *Virola sp*, de acuerdo a algunas características morfológicas de los mismos y a la vez estudiar si la pendiente del terreno tiene un efecto en este desarrollo.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó los días del 24 al 26 de enero del año 2005. Se tomaron en cuenta árboles de *Carapa guianensis*, *Peltogyne purpurea* y *Virola sp* encontrados al azar en lo alto y bajo de la fila de la Gamba, Golfito.

Para determinar si el número de gambas y el área total de las mismas por árbol tienen relación con el del mismo tamaño del árbol y la inclinación de la pendiente, en cada uno se midió el DAP, con un clinómetro se midió la inclinación de la pendiente en grados, se estimó la altura del árbol a partir de medir la distancia de una persona al árbol, y desde este punto, con un Range Finder se media la distancia a la parte superior de la copa del árbol (fig 1). A partir del DAP se obtuvo el área transversal del árbol a la altura del pecho (área basal). Para cada gamba se midió: altura máxima, alturas cada 50 cm de de lejanía, longitud de la base de cada gamba (fig 2), y se estimó el área de cada gamba. La dirección de la pendiente y el grado de inclinación de la misma pueden causar efectos en el desarrollo de gambas, para estudiar esto se midió la dirección de la pendiente y de cada gamba con una brújula, anotando los grados de cada una respecto al Norte magnético. A partir de estas mediciones se medía la lejanía en grados de la dirección de la gamba respecto de la de la pendiente, a esto se le llamó dirección relativa, la cual entre mayor es el número, la dirección de crecimiento de la gamba se encuentra más opuesta a la de la pendiente.

Para saber si existe relación entre el tamaño del árbol y la pendiente en el desarrollo de las gambas por árbol. De esta forma, se analizó la relación del área total de gambas por árbol y del

número de gambas por árbol con respecto a: la pendiente, la especie, la interacción especie-pendiente, el área basal (para área total de gambas) o DAP (para # gambas) y la altura del árbol.

Para estudiar si la dirección relativa de la gamba a la pendiente influye en el desarrollo de las mismas, las características evaluadas fueron: el área, altura máxima y longitud de la base de cada gamba. Para cada una de estas tres características se realizaron Análisis de Covarianza con respecto a: altura del árbol, área basal (en el caso de la primer característica) y DAP (para las dos últimas), pendiente y dirección relativa de la gamba con respecto a la dirección de la pendiente.

Resultados

En total se muestrearon 49 árboles, de los cuales 16 eran de *C. guianensis*, 12 de *P.purpurea* y 7 de *Virola sp.*

El desarrollo del ancho del tronco según la altura del árbol está relacionado de manera lineal en *C.guianensis* y en *Virola sp.*, mientras que en *P.purpurea* es exponencial (fig 3). Esto podría decir que al principio del desarrollo, en *P.purpurea*, no hay un gran desarrollo de altura y al pasar el tiempo llega a un punto en donde ese desarrollo de la altura del árbol es mayor. Para el caso de las otras dos especies, el crecimiento altitudinal es igual a lo largo del tiempo.

Al comparar la presencia y ausencia de gambas según el DAP y la altura del árbol en las tres especies, se puede observar en el caso de *P. purpurea* se empieza a desarrollar gambas a más temprana edad que en otras dos especies, así presenta gambas desde un poco más de 0.1m de DAP y en árboles algo menores a 10m de altura (fig 4). Mientras que en el caso de *C. guianensis* las gambas no están presentes en árboles menores a 0.2m de DAP y con alrededor de 20m de altura (fig 5), y para *Virola sp* se dan valores muy semejantes a esta última especie (fig 6).

Se encontraron relaciones positivas significativas entre el área total de gambas por árbol y el área transversal del árbol a la altura del pecho ($F=14.249$, $p=0.000$) y su altura ($F=72.229$, $p=0.000$). No se encontraron relaciones significativas de esta variable según la especie ($F=0.075$, $p=0.928$) ni la pendiente ($F=0.067$, $p=0.798$) ni la interacción de cada especie con la pendiente ($F=0.407$, $p=0.669$) ($R^2=0.766$, $gL=5/43$, $p<0.001$).

Para el número de gambas por árbol, se encontraron diferencias significativas con la pendiente ($F=4.659$, $p=0.037$) y el DAP ($F=21.048$, $p<0.000$) no se encontraron diferencias entre especies ($F=0.455$, $p=0.637$) ni en la interacción de la pendiente según la especie ($F=1.502$, $p=0.235$) ($R^2=0.503$, $gL=6/41$, $p<0.001$).

En el área de cada gamba dio una relación significativa con el área basal del árbol, la altura del árbol y la pendiente, pero no dio relación significativa con la dirección relativa, que es, respecto a la de la pendiente (Cuadro 1) ($R^2=0.358$, $F=26.668$, $gL=4/170$, $p<0.001$). Sin embargo para la altura máxima de cada gamba solo dio diferencias significativas con el área basal y la altura del árbol, no así con la pendiente ni su dirección relativa a la de la misma (Cuadro 2) ($R^2=0.254$, $F=14.53$, $gL=4/171$, $p<0.001$). Semejante a lo que sucede con la altura máxima de cada gamba, pasa con el largo de las gambas ($R^2=0.293$, $F=17.724$, $gL=5/171$, $p<0.001$) (Cuadro 3).

Discusión

El hecho de encontrar relaciones significativas entre el tamaño de las gambas (altura máxima, largo y área de cada gamba) y el tamaño del árbol (área basal y altura del árbol), se explica en que el estrés mecánico aumenta al aumentar la altura del árbol, esto ya debido a factores físicos como viento y gravedad (Clair et al 2003). Además se espera que árboles más

viejos tengan gambas mayores, ya que estas presentan crecimiento lateral del parénquima con los años y ya han experimentado estrés (suelos suaves, húmedos, tensión mecánica) que pudo influenciar el desarrollo de gambas, en otros períodos (Chapman et al 1998, Ennos 1993). Otro factor es el crecimiento de la copa del árbol que aumenta el requerimiento de raíces para sostener su peso (Nicoll y Ray 1993). El haber encontrado diferencias en la presencia de gambas según el DAP y la altura del árbol en las tres especies, y fue la única relación que dio significativa con respecto a la pendiente. Por lo tanto, el encontrar diferencias significativas entre el número de gambas según la pendiente, pero no entre el tamaño de las gambas y la pendiente, se puede deber a que ese estrés mecánico que sufren los árboles por gravedad es mayor en pendientes más altas, y la forma en que los árboles solucionan este problema es aumentando el número de gambas y no aumentando su tamaño, esto se vio en otro estudio realizado por Clair et al (2003).

El que la relación de las especies con el número de gambas o el área de las mismas por árbol no sean significativamente diferente, puede deberse a que las tres especies escogidas desarrollan las gambas de manera similar, sin embargo es muy probable que se deba a insuficiencia de datos.

El desarrollo de gambas no dio relación significativa con la dirección de la pendiente y puede indicar que deben haber otras variables que influyen más el desarrollo de cada una de las gambas. Algunas de esas variables pueden ser la humedad del suelo (Ennos 1993) o el viento (Warren et al 1998).

Referencias

- Chapman, C.A, Kaufman, Ly L. J.Chapman. 1998. Buttresses formation and directional stress experienced during critical phases of tree development. *J. Trop. Ecol.* 14: 341-349
- Clair . B, Fournier, M., Prevost. M.F., Beauchene. J and S. Bardet. 2003. Biomechanics of buttressed trees: bending strains and stresses. *American Journal of Botany.* 90:1349-1356.
- Coutts. M.P., Nielsen,C.C.N. and B.C. Nicoll. 1999. The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil Publisher: Springer Science+ Business Media B.V., Formerly Kluwer Academic Publishers B.V.* 217(1-2): 1-15.
- Ennos, A.R. 199. The function and formation of buttresses. *Trends in Ecology and Evolution.* 8: 350-351.
- Nicoll, B.C. y D. Ray. 1996. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. 16: 891-898.
- Warren, S.D., Blach, H.L., Eastmond, D.A. y W.H. Whale. 1998. Structural function of buttresses of *Tachigalia versicolor* . *Ecology.* 69(2): 532-536.

Cuadro 1. Resultados de ANCOVA para la relación del área de cada gamba con el tamaño del árbol y características de la pendiente

Variable	T	p
Pendiente	-2.868	0.005
Dirección gamba relativa	0.854	0.394
Altura	5.587	0.000
Área basal	4.079	0.000

Cuadro 2. Resultados de ANCOVA para la relación de la altura máxima de cada gamba con el tamaño del árbol y características de la pendiente

	T	p
Pendiente	-1.209	0.228
Dirección gamba relativa	-0.288	0.774
Altura	4.162	0.000
DAP	3.378	0.001

Cuadro 3. Resultados de ANCOVA para la relación del largo de cada gamba con el tamaño del árbol y características de la pendiente

Variable	T	P
Pendiente	-0.727	0.468
Dirección gamba relativa	1.772	0.087
Altura	3.707	0.000
DAP	4.358	0.000

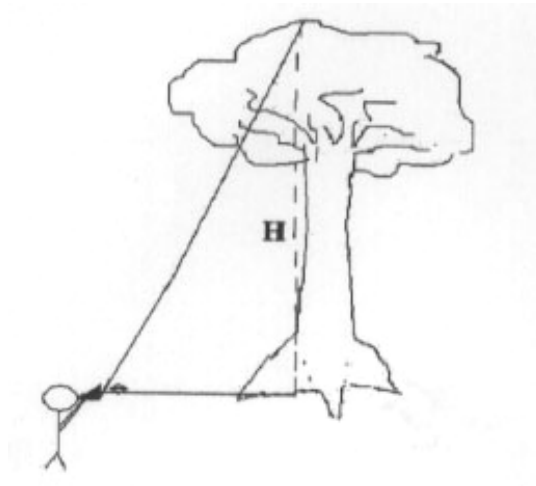


Figura 1. Mediciones realizadas con un Range Finder (líneas continuas) para estimar la altura del árbol.

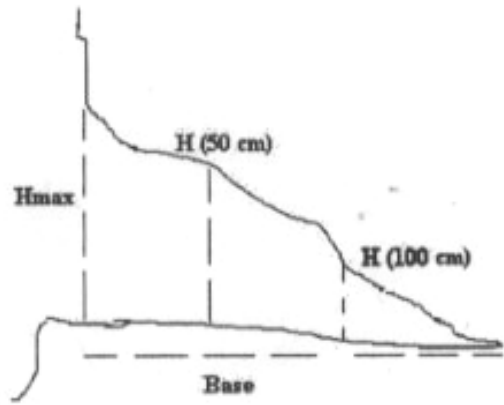


Figura 2. Mediciones realizadas en cada gamba en las tres especies de árboles estudiadas.

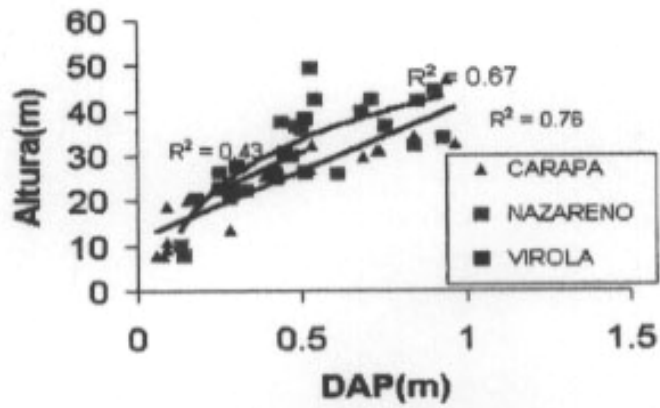


Figura 3. Crecimiento de tres especies de árboles: *Carapa guianensis*, *Peltogyne purpurea* (Nazareno) y *Virola sp* según su DAP (m) y altura (m).

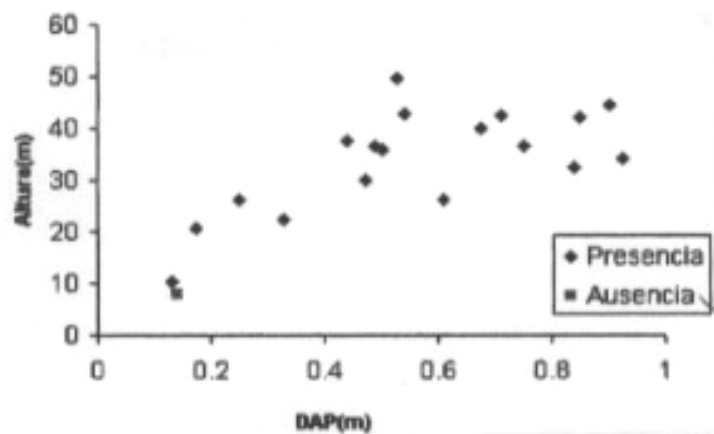


Figura 4. Presencia y ausencia de árboles de *Peltogyne purpurea* según el diámetro (m) y altura del árbol (m).

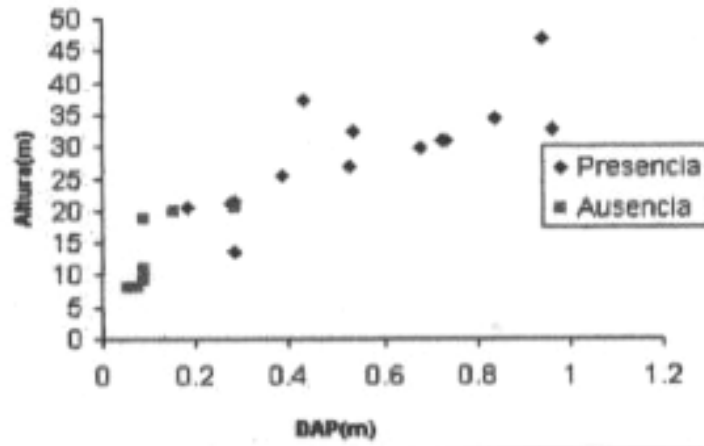


Figura 5. Presencia y ausencia de árboles de *Carapa guianensis* según el diámetro (m) y altura del árbol (m).

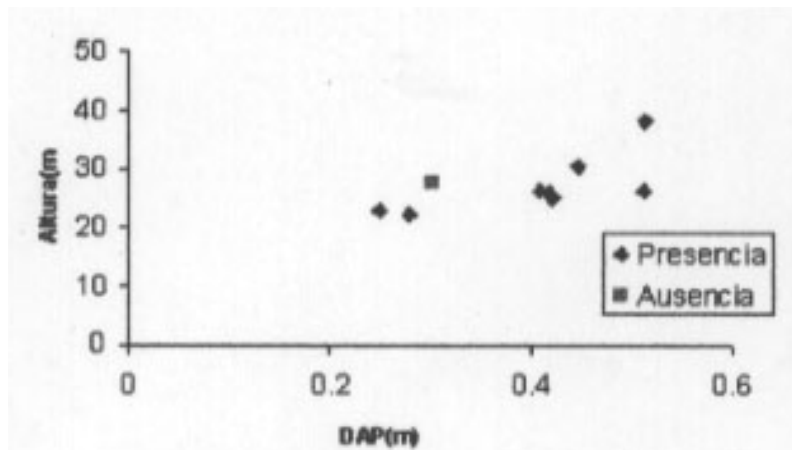


Figura 6. Presencia y ausencia de árboles de *Virola sp* según el diámetro (m) y altura del árbol (m).

Utilización como refugio y alimento de las hojas de *Myocarpa longipes* (Urticaceae) por parte de orugas de una especie de la familia Pyralidae

Mauricio Roverssi Alvarado

Coordinador: Paul Hanson

Aunque la mayoría de las mariposas de la familia Pyralidae son generalistas en su planta hospedera de su etapa larval (Borrór y White 1970), la especie estudiada en este trabajo parece que evolucionó para ser muy específica de *Myocarpa longipes* (Urticaceae). Esta especie de árbol es muy abundante en zonas abiertas, orillas de los caminos, a los lados de quebradas y en el borde del bosque (Quesada 1997)

La orugas utilizan hojas de *Myocarpa longipes* (Urticaceae) para producir una especie de refugio enrollando la hoja desde los bordes hacia adentro y en sentido paralelo a la vena central. La hoja enrollada es asegurada con seda para evitar que colapse y la larva vive y se alimenta dentro de este tipo de “cápsula” formada por la hoja. Muchas veces se pueden observar hojas que además de la hoja enrollada presentan cortes perpendiculares a la vena central de la hoja y que varían en el tamaño del corte. Al abrir las cápsulas se observó rastros de herbívora en los bordes internos de la hoja. Este trabajo pretende describir varios aspectos de la estructura de estas cápsulas y relacionarlas con la etapa larval en que se encuentra la oruga en mariposas con 5 estadios larvales (Jessop 1990).

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó en Golfito, en la zona conocida como la Lechería. En esta zona se recolectaron 62 hojas que presentaran la lámina enrollada por la larva de mariposas. De estas solo 25 hojas presentaban orugas. En el laboratorio se tomaron los siguientes datos de cada hoja: el largo de la cápsula (cm.), cuando la hoja presentaba además de la cápsula un corte en la hoja se tomaba el dato de si este cortaba la vena central, la parte de la hoja se exponía hacia fuera de la cápsula si era el envés o el haz, el número de vueltas de la capsula. En las hojas que se encontraban larvas se clasificó cada larva en 5 etapas larvales según el tamaño de la cabeza.

Los datos del largo de la cápsula y el número de vueltas se relacionaron con las 5 etapas larvales por medio de la correlación de Pearson (r). Los datos del número de vueltas, el corte de la vena central y de la exposición de la hoja (envés o haz) se analizaron con la prueba de Chi cuadrado para observar si existen diferencias entre las etapas larvales con respecto a cada una de estas variables.

Resultados

El largo de la capsula fue en promedio 9.8 ± 5 .cm. ($n=62$), no se encontró correlación entre el largo del la cápsula y la etapa larval ($r= 0.143$, $p= 0.494$, $n=25$). Se encontró una correlación positiva entre el número de vueltas de la rollo y la etapa larval ($r=0.609$, $p=0.001$, $n=25$). Las etapas IV y V presentan un mayor número de vueltas que las etapas de la I y III ($X^2=15$, $g.l.=4$, $p=0.047$) (Fig. 1). La etapa II se empieza a cortar más halla de la nervadura central, en la etapa III la mayoría de larvas cortan más halla de la nervadura, y las etapas IV y V todas presentan cortes y estas diferencias son significativas ($X^2=17.89$, $g.l.=4$, $p=0.0012$) (Fig. 2). Las larvas de todas la etapas a excepción de las larvas de la etapa V tienden a exponer el haz de la hoja en

lugar del envés ($X^2=27$, g.l.=12, $p=0.007$) (Fig. 3). Para las hojas en que no se encontró larvas se observó que presentaban pocas vueltas de la capsula ($X^2=53.67$, g.l.=4, $p=0.0001$) (Fig. 4)

Discusión

La planta le brinda a la larva no solo alimentación, sino que utiliza la hoja enrollada como refugio. Es posible asumir entonces que con forme la larva avanza en tamaño con respecto a sus etapas larvales es más vulnerable a depredación, pero también es más capaz de modificar su ambiente para su protección. Los datos muestran al parecer que conforme la larva avanza en su desarrollo larval, es más capaz de realizar cambios más complejos a su microambiente. Así aumenta el número de vueltas, esto implica que debe cortar más la hoja. Esto explicaría que las etapas más grandes corten la hoja más allá del nervio central.

Parece ser que para formar la cápsula es más fácil enrollar la hoja dejando el haz expuesto, esto por la misma estructura física de la hoja. Así las primeras etapas larvales aprovechan esta condición de la hoja para facilitar el enrollamiento de la hoja. La última etapa parece que tienen la fuerza necesaria para poder envolver la hoja exponiendo el envés, aunque se desconoce la función de esto y si realmente no es más que un efecto aleatorio.

Se encontró un mayor número de rollos sin larva (37 de 62) lo que podría ser una evidencia indirecta de que las larvas están migrando de una hoja a otra, lo que podría ocurrir porque se le está acabando el alimento o el espacio (lo que realmente son lo mismo en este caso). Se ha observado en otras especies que la migración aumenta la tasa de mortalidad y que generalmente ocurre en los últimos estados (Le Masurier, 1994).

Referencias

- Borror, D. J. y White, R. E. 1970. A Field Guide to Insects America north of Mexico. Houghton Mifflin Company. 404p.
- Jessop, N. M. 1990. Zoología. Invertebrados. McGraw Hill-Interamericana de España. 294p.
- Le Masurier, A. D. 1994. Cost and Benefits of Eggs Clustering in Piers Brassicaceae. *Journal of Animal Ecology*. 63(3) 677-685.
- Quesada, F. J. 1997. Árboles de la Península de Osa. INBIO. 411p.

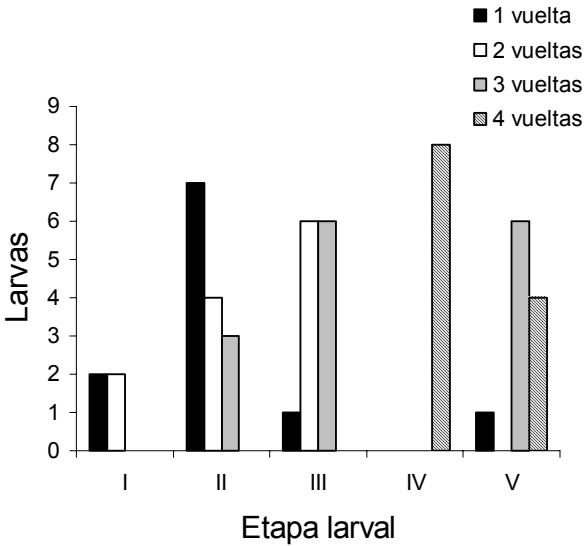


Figura 1: Número de larvas que presentaron 1, 2 , 3 o 4 vueltas de enrollamiento de la hoja al formar la capsula según etapa del desarrollo larval.

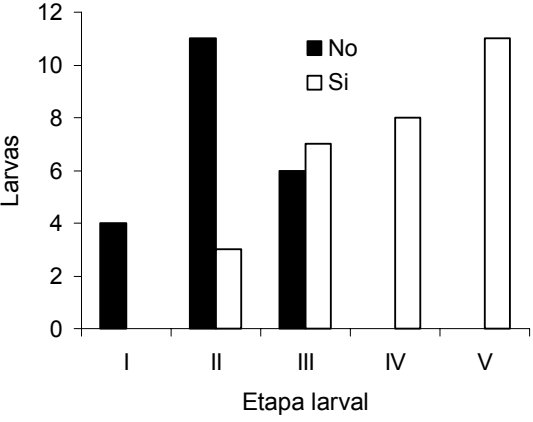


Figura 2: Número de larvas que cortaron la hoja más halla de la nervadura central según etapa del desarrollo larval

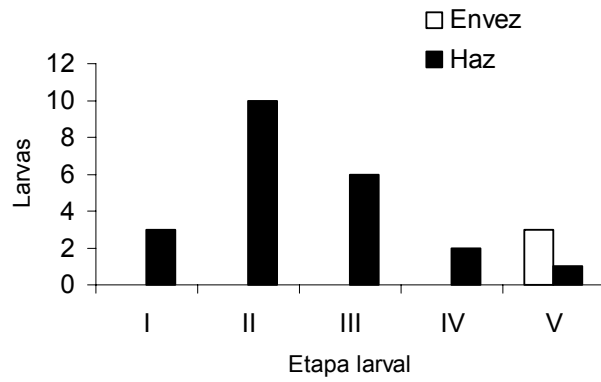


Figura 3: Número de larvas que exponen el envez o el haz de la hoja al formar la cápsula según etapa larval

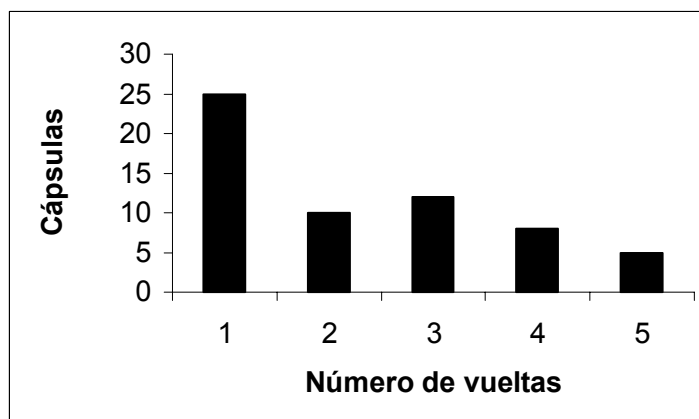


Figura 4: Cantidad de capsulas según número de vueltas de enrollamiento para las hojas en que no se encontró larva

Efecto de la marea y de la red en la composición y abundancia del zooplancton marino en el Golfo Dulce

Ronald Iván Sánchez Argüello

Coordinador: Álvaro Morales

El plancton son organismos acuáticos tales como animales que viven suspendidos en la columna de agua dependiendo de las corrientes para ser transportados y a su vez son la base de las cadenas tróficas acuáticas (Barnes 1996). De acuerdo a su tamaño el zooplancton puede clasificarse como meso, macro y megazooplancton, también de acuerdo a su modo de vida se clasifica como holozooplancton (ciclo de vida completo) y merozooplancton (vida transitoria como las larvas de crustáceos o huevos de peces).

Los organismos zooplanctónicos son capaces de migrar verticalmente encontrándose desde unos cuantos mm de superficie del agua hasta los 1000 m de profundidad a lo largo del día (Raymont 1983), por ejemplo es conocido que organismos como los copépodos, larvas de invertebrados, decápodos y otros tienen capacidad de agruparse o distribuirse según la condición física, química y biológica (Stubblefield *et al* 1985). La mayoría de los animales planctónicos de todos los océanos son crustáceos que están bien representados desde las costas hasta las profundidades abisales (Jordana y Campoy 1980)

Los diseños de muestreo en la ecología del zooplancton evalúan variaciones cualitativas y las relaciona con variaciones concomitantes del medio como lugar, fecha, hora, profundidad, y al mismo tiempo se miden características del ambiente bajo estudio. En estos estudios el método comúnmente utilizado para la obtención de muestras indudablemente es la red en donde el tamaño del poro es la característica más importante puesto que el rango de tamaño de los organismos retenidos está en función directa con el tamaño del poro de la red. Otro aspecto importante en pesca es la velocidad de arrastre que determina en muchos aspectos el tipo y estado de integridad del zooplancton porque en velocidades altas se aumenta la presión de filtración, deterioro de material y rotura de la red, pero en redes lentas de 200 y 500 μm de poro se utilizan velocidades lentas de un nudo y en redes de 1000 μm de poro se usan velocidades de dos y tres nudos. (Boltovskoy 1981)

Así pues, los cambios cualitativos y cuantitativos ocurren en las comunidades planctónicas principalmente por cambios estacionales debido a la dinámica de las mareas, en donde las especies tolerantes a diferentes condiciones pueden aumentar notablemente en número de individuos y dominar un microhabitat formando un parche. (Margalef 1997) El objetivo general de este trabajo es determinar la composición y abundancia del zooplancton marino en tres sitios del Golfo Dulce.

Materiales y Métodos

El muestreo se llevó a cabo durante los días 18, 19 y 20 de enero del 2005 en el Golfo Dulce, Golfito, Puntarenas. En el estudio se comparó el zooplancton marino en 3 sitios: Boca de Golfito, Boca del Manglar Purruja y frente al Muelle. Antes de cada muestreo se medía la temperatura superficial con un termómetro, la penetración de la luz con un disco Secchi y la nubosidad.

Para cada sitio se realizaron dos muestreos uno en marea subiendo (Alta) y otro en marea bajando (baja). A su vez en cada sitio por marea se realizó un arrastre horizontal con una red de 200 μ m de poro durante 3 minutos en una distancia de 82.1 metros y con otra de 500 μ m de poro durante 5 minutos en una distancia de 136.8 metros, ambos recorridos con una velocidad promedio de un nudo.

Las muestras colectadas se fijaban con formalina (5 %), después cada muestra se fraccionó con un separador Folsom hasta obtener una muestra representativa que no fuera más de 1/32 de la muestra original. Posteriormente se clasificaban los individuos presentes en las alícuotas de acuerdo al taxa y se agrupaban en ocho categorías: copépodos, Zoeas (Larvas crustáceos), Larvas de camarón, Quetognatos, *Limacina* (pteropodo), *Cuvierina*, Ictioplancton (Huevos, larvas y adultos de peces) y otros (resto de taxas). El conteo total de cada taxa se dividió según el número de fraccionamientos para obtener el valor absoluto, luego se calculó el volumen multiplicando la distancia de arrastre por el área de la boca del poro, finalmente se obtuvo la concentración dividiendo el valor absoluto entre el volumen para obtener individuos por m³.

En el análisis estadístico se efectuó un Análisis de Varianza factorial sin repeticiones para comparar las concentraciones de cada taxa entre los tres sitios, entre las dos mareas y entre los dos poros de red; posteriormente con el número de individuos contados se estimó la diversidad con el índice de Shanon (logaritmo en base dos) y luego se realizó un análisis de conglomerados con el índice de Morisita para observar las similitudes entre los sitios, mareas y redes.

Para determinar la similitud en la distribución de los principales grupos de zooplancton se utilizó un análisis de conglomerados con el índice de morisita.

Resultados

Las condiciones ambientales en cuanto a la temperatura fueron semejantes en los tres días de muestreo. En los tres sitios de muestreo la nubosidad presentó variaciones durante los arrastres, mientras que la penetración de la luz en la Boca de Golfito y en la Boca del manglar Purruja fue variable (Cuadro 1).

En total se identificaron y cuantificaron un total de 10625 individuos siendo los copépodos el grupo más abundante seguido de los quetognatos y del pterópodo *Limacina sp.*. En la figura 1 aparecen las concentraciones de los principales grupos encontrados de organismos. Zoeas es un estadio de larvas de crustáceo. Ictioplancton que incluye los huevos y larvas de peces. La categoría Otros incluye organismos como Apendicularias, Stomapoda, sifonóforos, hidromedusas, ostrácodos, larvas de cangrejo tales como nauplios y salpas, cladóceros, poliquetos, gastópodos como *Clione*, bivalvos, cnidarios, amphípodos, radiolarios, larvas de ophiureas y equinopluteos.

Al comparar los métodos de muestreo, se observó que con la red de 200 μ m de poro se concentran más organismos zooplanctónicos que con la red de 500 μ m (F= 4696254.083, GL=1,7, P=0.015); por otro lado, en marea baja la concentración de organismos fue similar con respecto a marea alta (F=111053.280, GL=1,7, P=0.636) y en cuanto a los arrastres efectuados entre los tres sitios se obtuvieron concentraciones de organismos similares (F= 28645.966, GL= 2,7, P=0.939) (cuadro 2).

En cuanto a la diversidad se observó que en la Boca del Manglar Purruja en marea baja con la red de 500 μ m se obtiene la mayor diversidad y equidad mientras que Frente al Muelle en marea baja con la red de 500 μ m se presenta la menor diversidad y equidad (Cuadro 3). Cabe

destacar que en la composición y abundancia del zooplancton, el arrastre realizado en Boca del Manglar Purruja en marea baja con la red de 200 μ m está separado de los demás arrastres con las diferentes redes (Figura 2).

El análisis de conglomerados mediante el índice de morisita (Fig. 3) indica que los pterópodos del género *Limacina* tuvieron una distribución diferente al resto de organismos, también zoeas, las larvas de camarón y los quetognatos. En el cuadro 4, se observa que los copépodos fueron más abundantes en los arrastres con la red de 200 μ m de poro y pocos en la red de 500 μ m. Las larvas de camarón, el pterópodo *Limacina sp* y el estadio Zoeas fueron abundantes en la boca del manglar Purruja, en los arrastres durante marea baja. Así mismo los quetognatos fueron frecuentes durante la marea alta principalmente en los sitios cercanos a los asentamientos humanos como Boca del Manglar Purruja y frente al Muelle. En la Boca de Golfito en ambas mareas, al realizar los arrastres con la red de 500 μ m dominaron las larvas de cangrejo pero con la red de 200 μ m dominan los ostra codos.

Discusión

Los copépodos son los organismos más abundantes del plancton, y este patrón ya ha sido observado en otros muestreos realizados en el Golfo Dulce (Wangelin y Wolf 1996), y en los sitios muestreados (May y Arias 1995), aunque los muestreos hayan sido con red de diferente tamaño de poro. Así mismo los copépodos forman un eslabon trófico entre el fitoplancton y los grandes depredadores como los peces siendo de esta manera una importante fuente de alimento (Jordana y Campoy 1980) y probablemente son un recurso alimenticio muy importante en el Golfo Dulce.

En cuanto a las diferencias en las concentraciones entre las redes, es posible que se deba al tamaño del poro puesto que este es inversamente proporcional a la abundancia del zooplancton, esto se da porque los individuos más móviles se escapan mayormente entre las mallas con poros más grandes, además que la comunidad de zooplancton marino de Golfito es dominada por especies de tamaño pequeño, lo cuál puede suceder por dos razones: que el aprovechamiento del recurso no es eficaz porque puede existir predominancia de fitoplancton muy pequeño y que los depredadores del zooplancton prefieren presas más grandes conllevando a que los organismos de menor tamaño se vean favorecidos (Hopcroft *et al* 1998).

Las similitudes de las concentraciones entre las mareas y entre los sitios podría deberse a que condiciones microclimáticas como la temperatura fue similar para los tres sitios y que la penetración de luz con la excepción de la Boca del Manglar Purruja fue similar para los otros sitios. Además que no se tomaron en cuenta otros parámetros que podrían haber contribuido a la explicación de tal resultado como es la salinidad, la cantidad de oxígeno disuelto, las velocidades de las corrientes, la dureza del agua y otros tipos de arrastre como verticales.

En cuanto a los patrones encontrados por los análisis de similitud, la disimilitud de la Boca del Manglar Purruja en marea baja con la red de 200 μ m con respecto a los otros sitios era dada probablemente a que se encontrara dos parches zooplanctonicos: uno de *Limacina* y otro de larvas de camarón, los cuáles no se encontraron en los otros sitios durante los arrastres.

En lo que respecta a la diversidad, es posible que la mayor diversidad de organismos encontrados en la Boca del Manglar Purruja en marea baja con la red de 200 μ m se deba a que las condiciones microclimáticas como penetración

Puede apreciarse frente al muelle con la red de 200 μ m de poro que se capturó mayormente en marea alta talvez porque el zooplancton más pequeño esta entrando desde el interior oceanico

hacia la zona costera. El resultado de muestreo fue diferente entre las redes de 200 y 500 μm . Por su parte las diferencias encontradas entre las mareas se explica en que el mar es una masa dinámica y los organismos deben adaptarse a las condiciones para sobrevivir, en el caso de que el éxito de captura fue mayor en marea baja se explica porque los organismos eran arrastrados desde los manglares en donde se encontraban asentados hacia mar adentro.

Referencias

- Barnes, R. 1996. Zoología de invertebrados. 6° edición. McGraw-Hill Interamericana. México. 1114 p.
- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata- Argentina. 936 p.
- Hopcroft, R., J. Roff y D. Lombard. 1998. Production of tropical copepods in Kingston Harbour, Jamaica: The importance of small species. *Marine Biology* 130: 593-604.
- Jordana, R. y A. Campoy. 1980. Vida Marina. Ediciones Universidad de Navarra S.A., España. 300p.
- Margalef, R. 1997. Turbulence and Marine life. *Scientia marina* 61: 109-123.
- May, L. y V. Arias. 1995. Composición del zooplancton del Golfo Dulce, Golfito. En F. Bolaños (ed). *Curso Biología de Campo*. Universidad de Costa Rica. (mimeografiado). 224p.
- Raymont, J. 1983. Plankton and productivity in the oceans. 2° edición. Vol II. Pergamon Press. Gran Bretaña. 824 p.
- Stubblefield C, C. Lascara y M. Vecchione. 1985. Vertical Distribution of zooplancton in a shallow turbid estuary. *Marine Science* 27: 93-104.
- Von Wangelin, M. y M. Wolff. 1996. Comparative biomass spectra and species composition of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44, Suppl. 3: 135-155.

Cuadro 1 Promedio de condiciones físico-químicas por día para las dos mareas según los sitios muestreados.

Condición	Boca Manglar Purruja		Frente al Muelle		Boca Golfito	
	Baja	Alta	Baja	Alta	Baja	Alta
Marea	Baja	Alta	Baja	Alta	Baja	Alta
Profundidad. Disco Secchi (m)	2,5	3.75	4.1	4.1	2.0	2.4
Temperatura agua (°C)	31.2	31	31.5	31	31	30.5
Nubosidad	15/16	¼	7/8	0	5/8	0

Cuadro 2 Concentraciones de individuos/m³ con las dos mareas en los tres sitios de muestreo

Sitio	Marea	Red	Total
Boca Manglar Purruja	Baja	200	2289.55
Boca Manglar Purruja	Baja	500	107.52
Boca Manglar Purruja	Alta	200	298.58
Boca Manglar Purruja	Alta	500	61.25
Frente al Muelle	Baja	200	923.88
Frente al Muelle	Baja	500	175.54
Frente al Muelle	Alta	200	1859.52
Frente al Muelle	Alta	500	61.12
Boca Golfito	Baja	200	1518.53
Boca Golfito	Baja	500	263.83
Boca Golfito	Alta	200	1044.82
Boca Golfito	Alta	500	426.91

Cuadro 3 Estimación de la heterogeneidad y equidad según el índice de Shanon-Weiner para los sitios de muestreo de acuerdo a la marea y al poro de red

Sitio	S	N	H'	H'max	J
Boca Manglar Purruja marea baja con red 200µm	13	1363	2.65	3.70	0.72
Boca Manglar Purruja marea baja con red 500µm	15	811	2.49	3.90	0.63
Boca Manglar Purruja marea alta con red 200µm	18	711	2.58	4.17	0.62
Boca Manglar Purruja marea alta con red 500µm	14	462	2.05	3.81	0.54
Frente al Muelle marea baja con red 200µm	15	1100	1.98	3.90	0.51
Frente al Muelle marea baja con red 500µm	8	662	1.86	3.00	0.62
Frente al Muelle marea alta con red 200µm	15	1107	2.16	3.90	0.55
Frente al Muelle marea alta con red 500µm	10	461	2.23	3.32	0.67
Boca Golfito marea baja con red 200µm	15	904	2.26	3.90	0.57
Boca Golfito marea baja con red 500µm	12	995	2.32	3.58	0.65
Boca Golfito marea alta con red 200µm	14	1244	2.37	3.81	0.62
Boca Golfito marea alta con red 500µm	12	805	2.21	3.58	0.62

Cuadro 4 Abundancia de organismos por categoría, según el sitio, marea y poro de la red.

Sitio	Boca Manglar Purruja				Frente al Muelle				Boca de Golfito			
	Baja		Alta		Baja		Alta		Baja		Alta	
Red	200	500	200	500	200	500	200	500	200	500	200	500
Copépodos	266	247	164	134	745	426	528	170	530	525	629	437
Cuvierina	17	10	256	24	45	84	110	21	138	100	172	67
Ictioplancton	58	22	120	25	90	28	69	106	53	28	128	20
Larvas de Camarón	75	334	16	43	6	13	9	34	26	138	127	123
Limacina	610	0	24	2	22	2	47	1	8	16	5	0
Otros	206	115	34	24	132	10	68	15	104	131	100	97
Quetognatos	58	23	78	175	52	53	268	99	45	57	83	61
Zoeas	73	60	19	35	8	46	8	15	0	0	0	0

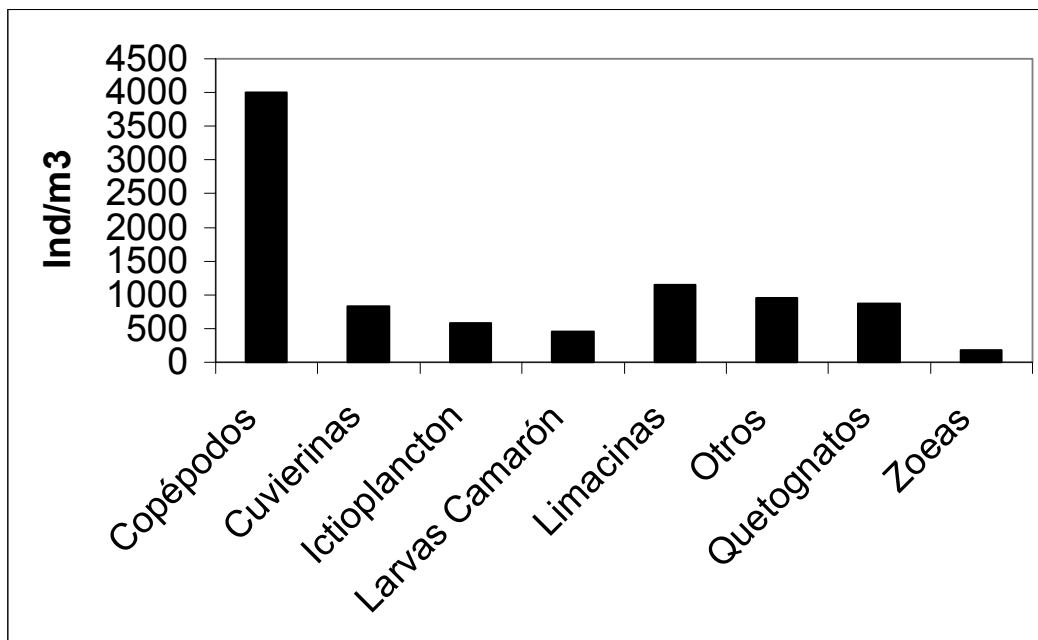


Figura 1 Concentración de organismos en los muestreos de Golfito, enero 2005.

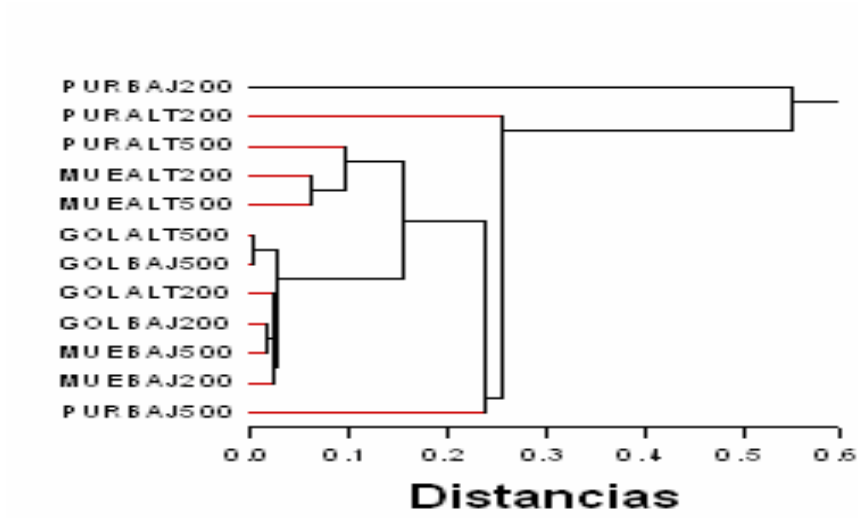


Figura 2. Agrupamiento de los diferentes sitios, mareas y redes, según el índice de similitud de Morisita. Pur=Boca Manglar Purruja, Gol=Boca Golfito, Mue= Frente al muelle, Baj.=Marea Baja, Alt.= Marea Alta. 200 y 500= Tamaño del poro (μm)

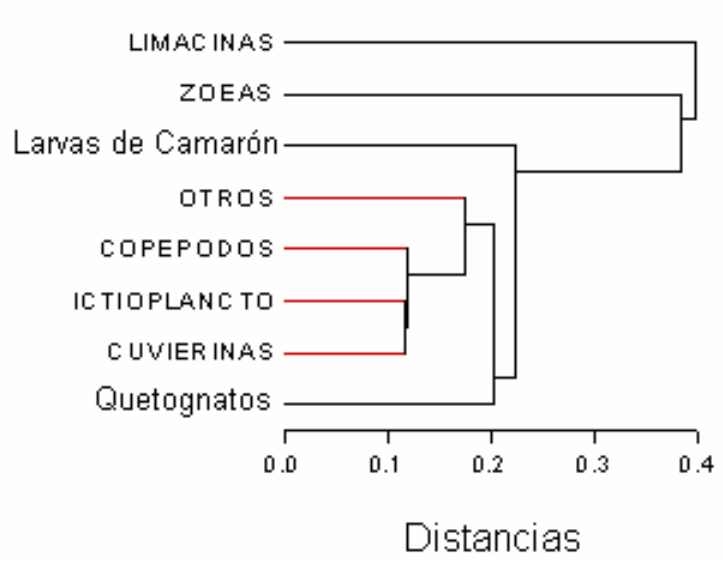


Figura 3 Análisis de conglomerados con el índice de morisita mediante el método de vecino cercano, para comparar la distribución de las abundancias de los diferentes taxis

Distribución, preferencia de percha y territorialidad de dos especies de *Hetaerina* sp. (Odonata: Calopterygidae)

María Gabriela Solano Q.

Coordinador: William Eberhard

Los odonatos, llamados también libélulas o caballitos del diablo, son insectos grandes, excelentes voladores, diurnos, hemimetábolos, cuyo período larval es acuático, empleando desde dos meses hasta tres años en su desarrollo hasta adultos, según la especie y el clima. En su estado adulto viven desde pocos días hasta tres meses (Roldán 1986). Tanto los adultos como sus larvas, son carnívoros y se alimentan de todo tipo de insecto u organismo que puedan atrapar (Esquivel 1985).

Los adultos, viven en pozos, pantanos, márgenes de lagos y corrientes lentas y poco profundas; por lo regular, rodeados de abundante vegetación acuática sumergida o emergente. Viven en aguas limpias o ligeramente eutrofizadas (Roldán 1986). Aunque por lo general prefieren la luz del sol, hay suficientes especies adaptadas a los sitios sombreados, así que los arroyos y los charcos completamente dentro del bosque, tienen su propio conjunto de especies (Paulson 1982).

Los miembros de la familia Calopterygidae, se reconocen por ser medianos en su tamaño, y está representado, en todo el mundo, solamente por el género *Hetaerina*, (Forster 1999). Usualmente se posan en la punta de las hojas con el cuerpo inclinado hacia adelante, en dirección al agua (Esquivel 1985). Las hembras de *Hetaerina* sp., se alimentan cerca o poco retiradas de la quebrada, realizan el desove en el agua, en hojas o en flores que maltratan con la boca dentro del agua. Por otro lado, los machos, son territoriales, se mantienen en su sitio repeliendo la invasión de otros machos. Defiende el lugar donde la hembra quiere poner los huevos y ahí copula (Eberhard com. per). La mayoría de las especies están cercanamente asociadas con su hábitat como larva y generalmente se encuentran cerca de este en cualquier etapa de su vida (Forster 1999).

A pesar de que *Hetaerina*, es un género de amplia distribución en América (Williamson 1923 en Rojas 1985), se sabe poco acerca de la preferencia por perchas, movilidad y comportamiento agresivo intraespecífico (Alfaro 1999), y se conoce muy poco o nada sobre interacciones entre especies de este género. Es por esta razón que el objetivo de este trabajo, consiste en estudiar la distribución, preferencia de percha, territorialidad, y observar por medio de dos tratamientos si el macho está dispuesto a atacar o a huir al enfrentarse con otro macho. También se observó el tamaño de la longitud del ala de las dos especies estudiadas.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó el día 7 de enero del 2005, en un sector de la Quebrada La Cañaza, Refugio de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas, Costa Rica, entre las 8:00 a.m. y 12:30 p.m. El grupo de trabajo se dividió en dos subgrupos y se definió un punto cero, a partir del cual el subgrupo A trabajó en un transecto de 180m de largo río abajo, mientras que el subgrupo B trabajó en un transecto de 140m de largo río arriba. Ambos transectos fueron marcados con cinta cada 5m a partir del punto cero.

Una persona de cada subgrupo se encargó de estimar la disponibilidad de los tipos de perchas presentes a lo largo de su transecto, siguiendo esta clasificación: sobre el río, cerca del río (menos de 1 metro), lejos del río (más de un metro) y a la vez clasificando estas perchas según la altura: bajo (cuando la percha se encontraba de la cintura para abajo, a menos de un metro), alto (cuando la percha se encontraba de la cintura para arriba, a más de un metro). Las otras dos personas del subgrupo se encargaron de capturar las libélulas con redes entomológicas, anotando la morfoespecie, basándose en la parte posterior del abdomen, (en los órganos del contacto sexual), sexo, hora de captura, longitud del ala, tipo de percha. A cada individuo capturado se le asignó un número y un tipo de letra (según el transecto: A o B), para esto se utilizó tinta china, para observar la distribución entre las dos especies.

Para ver la territorialidad y la disponibilidad de atacar o huir por parte del macho, se capturó a 3 individuos, un macho de *H. occisa*, otro de *H. titia* y una hembra. Se mataron y con un cabello se amarraron a un palo de bambú; de esta forma, se pudo realizar dos tratamientos. El tratamiento 1, consistió en que al encontrar a un macho de *Hetaerina sp* perchando, se le acercó la hembra y posteriormente el macho de *H. occisa*. Acabado este paso, se procedió con el tratamiento 2, en el cual se acercaron a los machos de ambas especies, cada uno por aparte. Cada acercamiento se hizo de manera tal que simulara que la libélula estaba viva, además cada uno fue por un tiempo total de un minuto. Esto se realizó con el fin de observar la reacción de la libélula tratada.

Con respecto a las recapturas, se recorrieron ambos transectos una vez que se terminó la caracterización de cada individuo y se capturó nuevamente a los individuos que se observaron. Si estos no estaban identificados, se anotaban todos los datos correspondientes y se marcaban, si por el contrario ya estaba marcado se anotaba el segmento en donde fue capturado y el tipo de percha en la que se encontraba, para también medir de esta forma la territorialidad.

Se utilizaron pruebas de X^2 para determinar si existe preferencia por parte de los machos y hembras hacia el tipo de percha, también se utilizó para observar diferencia en la preferencia de los machos hacia las perchas, sobre, cerca, lejos del río y las preferencias del nivel en general, a una determinada percha y distancia del agua. Se utilizó una prueba G, para determinar las diferencias de distribución de las dos especies a lo largo del transecto, el cual fue dividido en cuatro segmentos de 80m cada uno para observar diferencias en la distribución. También se utilizó, para observar territorialidad según las diferentes respuestas ante los tratamientos y para comparar el tamaño del ala según el sexo de *H. occisa* (Zar, 1996).

Resultados

Se marcó un total de 33 individuos, sólo *H. occisa* presentó machos y hembras, de igual forma, fue de esta especie de la que se obtuvieron más capturas y recapturas (Cuadro 1). A pesar de que la mayoría de los machos prefieren más las perchas que se encontraban sobre el agua, no hay tendencia significativa que presente diferencias en el tipo de percha donde éstos se encuentran ($X^2= 5.11$, $gl= 2$, $p= 0.077$) (Fig 1). Los machos también prefieren perchas que se encuentren a un nivel alto, sin embargo, tampoco se muestra una tendencia significativa hacia este nivel por parte de los machos ($X^2= 0.077$, $gl= 1$, $p= 0.780$) (Fig 2).

Por otro lado, las hembras mostraron una preferencia hacia las perchas situadas más cerca del agua, sin embargo, es de esperar que la tendencia de éstas sea a encontrarse más en sitios sobre el agua. ($X^2= 4,849$, $gl= 2$, $p= 0.077$) (Fig 3). También mostraron una preferencia hacia niveles más altos ($X^2= 5,024$, $gl= 1$, $p= 0.024$) (Fig 4).

Al dividir los 320m en cuatro segmentos de 80m cada uno, sí se encontraron diferencias en la distribución ($G= 10.65$, $gl= 3$, $p= 0.014$) (Cuadro 2). Con respecto a los tratamientos realizados para observar la territorialidad y la disponibilidad a atacar o huir por parte del macho, se obtuvo diferentes respuestas según el tratamiento realizado (acercar hembra y macho o acercar dos machos), ($G= 9.754$, $gl= 2$, $p= 0.008$). Se observa que una respuesta de ataque es mucho mayor al acercar a los dos machos, mientras que también se observó que en ambos casos se quedan quieto y que para el tratamiento uno (hembra y macho) se da más la respuesta de huída (Cuadro 3).

También para observar territorialidad se utilizaron las recapturas, para ver que tan largo se encontraban estos individuos de su posición original. Se encontró que sólo dos individuos estaban largo de su percha inicial (Fig 5). Con respecto a la longitud del ala para *H. occisa*, no se encontró diferencias según el sexo ($F_{(1,31)} = 0.274$, $p = 0.604$) (Fig 6).

Discusión

Para la mayoría de odonatos, el sitio de encuentro con su pareja, es en o muy cerca del sitio de oviposición, el cual es en el agua (Waage 1984 en Corbet 1999). Por lo tanto no es común que el macho se encuentre en perchas altas y sobre el agua, ya que su tendencia es estar cerca del cauce de la quebrada y a un nivel bajo, para poder conseguir las hembras que llegan a aparearse y a ovipositar (Rojas 1985). Una explicación para lo obtenido puede ser por falta de datos, ya que la muestra pudo ser pequeña, también se podría hablar de falta de hembras, lo cual haría que el poseer perchas próximas a la corriente no sea tan determinante, si no hay hembras con que reproducirse y llevaría a los machos a movilizarse más en busca de ellas (Sandoval 2003). Otra explicación podría ser un error a la hora de clasificar el nivel bajo y el alto, ya que en otros estudios realizados para *H. macropus* y *H. americana*, éstas se han encontrado en alturas entre aproximadamente 90cm y 120cm, y se ha encontrado un rechazo total a perchas menores a 20cm (Johnson en Eberhard 1986).

En los análisis se obtuvo una mayor presencia de hembras en perchas cerca del cauce del agua, sin embargo, la tendencia de las hembras por perchas altas y sobre el agua, concuerda con lo observado por Eberhard (1986), en donde, a alturas superiores de 2m, observó hembras de *H. macropus*. Las hembras pueden preferir perchas sobre el agua, para poder observar y elegir un mejor macho y sitio de oviposición.

Durante el transecto, se encontró a *H. occisa*, distribuido uniformemente, pero el hecho de que *H. titia*, se encontrara agrupada sólo en un sector del río (Cuadro 2), podría deberse al que éste sector del río, era mucho más claro que el resto del transecto (obs pers) indicando tal vez que esta especie guste mucho más del sol que otras, como lo encontrado por Rojas (1985), para *H. fuscoguttata*, lo cual es una estrategia utilizada por organismos con perchas fijas para la termorregulación. Sin embargo no se puede descartar el hecho de que la muestra es pequeña y puede estar afectando los análisis.

Según Corbet (1999), las interacciones interespecíficas entre especies de Odonata ocurren en los sitios de apareamiento, en donde un macho de una especie repele a otro cuando un choque toma lugar. Al realizar los tratamientos, se obtienen unas respuestas que son significativamente más comunes que otras, como es el caso de huir o quedarse quieto, por lo tanto, el tipo de tratamiento que se le presente a la libélula tratada, no es importante ya que esta reacciona de igual forma ante los dos. Sin embargo, esto no fue posible demostrarlo exitosamente debido a que se contaba con una muestra pequeña, en donde las libélulas del tratamiento no reflejaban un

comportamiento real, debido a que estaban muertas y no tenían movimiento alguno, por lo tanto, no inducían una reacción en el individuo. Además los individuos, podían reaccionar o no (huir o quedarse quieto), lo cual le era indiferente, según el tratamiento. Se observó también, individuos cerca, aparte del tratamiento, los cuales no peleaban; de igual manera, se observó individuos cerca que sí peleaban. Probablemente para mejores resultados se necesita de un tiempo mayor de observación, y con individuos preferiblemente vivos.

Dado que el número de recapturas fue muy poco, no se puede asegurar que la especie presente o no territorialismo. En otras especies, como *H. fuscoguttata*, Roldán (1985), encontró que los machos más viejos se comportan de una forma más agresiva, desplazando a los individuos más jóvenes. Por lo tanto, la fidelidad al sitio de percha, parece no estar tan relacionada con el sitio de oviposición, sino con sitios de forrajeo o de encuentros con hembras (Bermúdez 2001).

En *Hetaerina sp*, el largo del ala no es una parte muy variable del cuerpo, (Forster 1999), lo cual explica el hecho que no se encontraran diferencias entre sexos de *H. occisa* para este punto.

Referencias

- Alfaro, O. 1999. Factores que afectan el comportamiento de 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.
- Bermúdez, E. 2001. Factores que influyen sobre el desplazamiento y preferencia de percha de *Hetaerina sp.* (Zygoptera: Calopterygidae). En: Bolaños, F. y G. Umaña (Eds.) Curso Biología de Campo, Golfito, Puntarenas. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Costa Rica. Pp. 23- 26.
- Corbet, P.1999. Dragonflies. Behavior and Ecology of Odonata. Cornell University Press. USA. 829 pp.
- Eberhard, W.1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica. 15:51-60.
- Esquivel, C. 1985. Las libélulas de Costa Rica. Editorial Universidad Nacional. Costa Rica. 34 pp.
- Forster, S. 1999. The Dragonflies of Central America exclusive of Mexico and the West Indies. A guide to their identification. Gunnar Rehfeldt. Germany. 141 pp.
- Paulson, D.R. 1982. Odonata. En: Hurlbert, S.H. y A. Villalobos (Eds.). Aquatic Biota of Central America and the West Indies. USA. 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 fuscoguttata* (Odonata: Calopterygidae). Tesis. Universidad de Costa Rica. 48 p.
- Roldán, G. 1988. Guía para el estudio de los Macroinvertebrados Acuáticos del Departamento de Antioquía. Editorial Presencia, Bogotá, Colombia. 217 pp.
- Sandoval, L. 2003. Preferencia de percha y movilidad en machos de dos especies de *Hetaerina* (Odonata: Calopterygidae), a lo largo de una quebrada. En: Bolaños, F. Curso de Biología de Campo, Golfito, Puntarenas. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Costa Rica. Pp. 65-70.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. 3ª ed. Prentice Hall, Inc. EEUU. 662 p.

Cuadro 1. Numero de individuos de *Hetaerina sp* capturados y recapturados según la especie y sexo, para dos especies de libélulas en la Quebrada La Cañaza.

Especie	Sexo	Captura	Recaptura
<i>H. occisa</i>	macho	19	6
<i>H. occisa</i>	hembra	10	3
<i>H. titia</i>	macho	4	0
Total		33	9

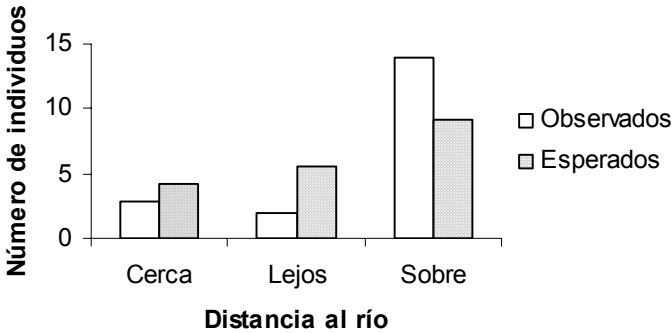


Figura 1. Preferencia de percha, según la distancia de ésta al río, por parte de los machos de *Hetaerina sp*.

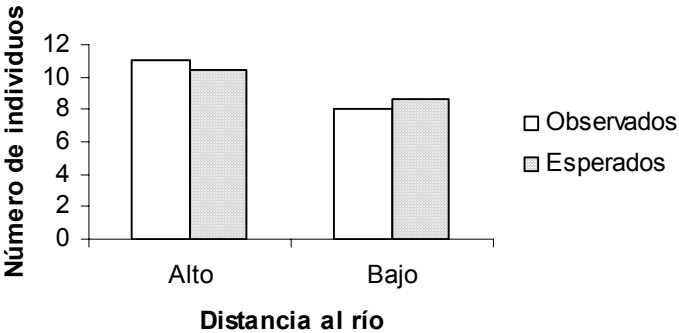


Figura 2. Preferencia de percha, según la altura de ésta, por parte de los machos de *Hetaerina sp*.

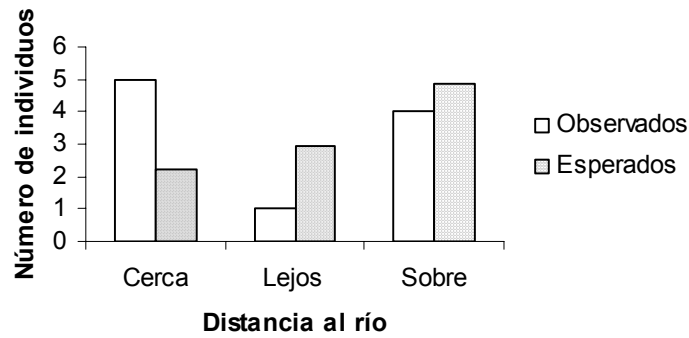
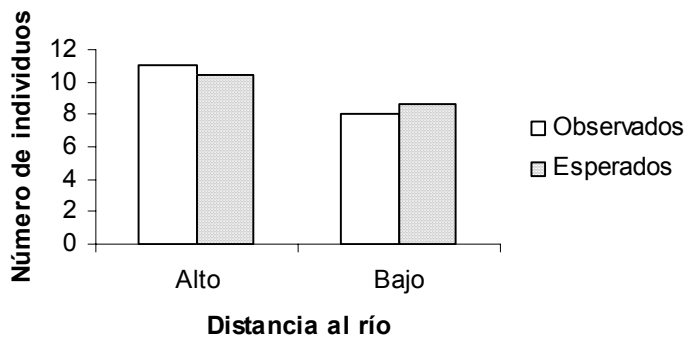


Figura 3. Preferencia de percha, según la distancia de ésta al río, por parte de las hembras de *Hetaerina* sp.

Figura 4. Preferencia de percha, según la altura de ésta, por parte de las hembras de *Hetaerina* sp.



Cuadro 2. Distribución de los individuos de *H. occisa* y *H. titia*, en cuatro segmentos de 80 metros cada uno.

Segmentos de 80 metros	<i>H. occisa</i>	<i>H. titia</i>	Total
1	5	0	5
2	5	0	5
3	12	0	12
4	6	4	10
Total	28	4	32

Cuadro 3. Número de individuos que presentaron una respuesta ante los tratamientos elaborados

Respuesta	♀-♂ <i>H.occisa</i>	♂ <i>H. occisa</i> - ♂ <i>H. titia</i>	Total general
Ataque	0	5	5
Quieto	4	5	9
Se fue	5	1	6
Total general	9	11	20

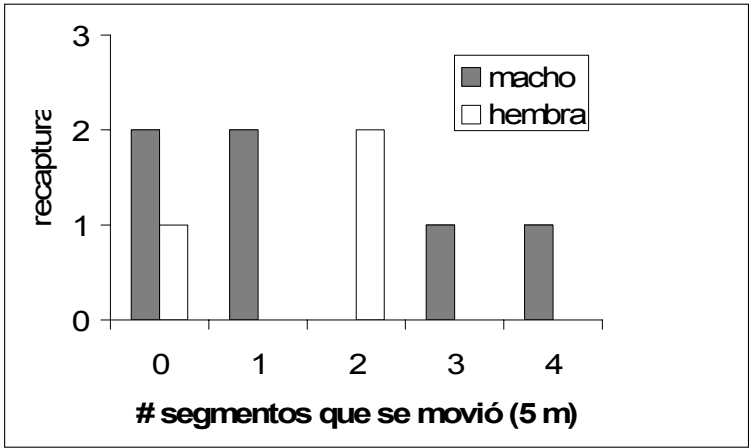


Figura 5. Número de segmentos que se encontraron alejadas las libélulas recapturadas.

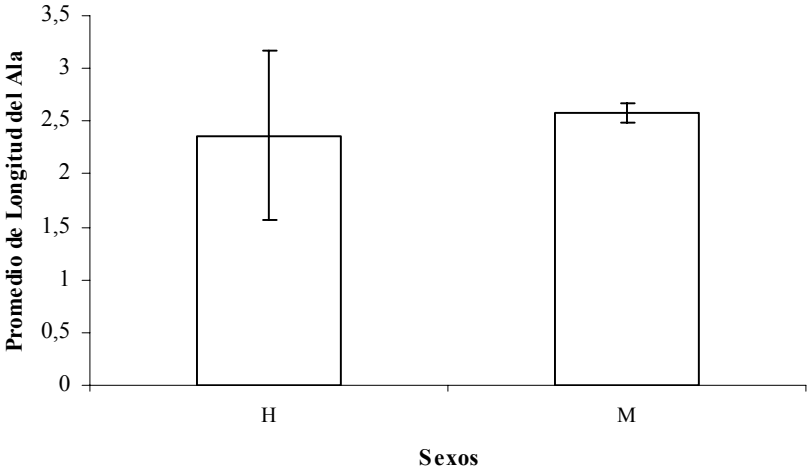


Figura 6. Promedio (±d.e) de la longitud del ala, según sexo de *Hetaerina sp.*

Convergencia morfológica en el autosombreo de 4 especies de plantas con arquitecturas contrastantes

Jose D. Zúñiga

Coordinador: Roberto A. Cordero

La cantidad y la calidad de la luz en cualquier ambiente son variables. Pueden ocurrir cambios estacionales o diurnos en estas dos variables, dependiendo de la posición del sol. En cualquier comunidad a medida que la luz atraviesa el dosel, la calidad y la cantidad de luz cambia, afectando su disponibilidad para que otras plantas la aprovechen (Orcutt y Nilsen, 2000). Las plantas que crecen en sotobosques de bosques tropicales normalmente reciben radiación solar débil y difusa, mezclada con pequeños parches de luz intensa (Orcutt y Nilsen, 2000; Sterck y Bongers, 2001; Sterck *et al*, 2003).

Es conocido que la arquitectura de las plantas afecta la captura de luz, el transporte de agua y la estabilidad mecánica (Poorter y Werger, 1999). La plasticidad que tenga una planta en sus atributos fisiológicos y morfológicos está asociada con su crecimiento y sobrevivencia en un ambiente dado (Sterck *et al*, 2003). Por ejemplo, en condiciones de poca luz un árbol puede aumentar su eficacia para interceptar luz modificando el desarrollo de su copa (Sterck, 1999).

Ciertos componentes que definen diferentes niveles de organización en la copa de una planta, como las hojas y los meristemos, mantienen una misma jerarquía a medida que el árbol crece o responde a las condiciones ambientales. Estos componentes pueden ser utilizados para comparar árboles en diferentes condiciones de luz y en diferentes estadios ontogenéticos (Sterck y Bongers, 2001).

El objetivo de este trabajo es determinar si cuatro plantas con arquitecturas diferentes presentan niveles de autosombreo diferentes en un ambiente dado, o si por el contrario, las plantas no presentan diferencias en el autosombreo, lo que significaría que existe una convergencia morfológica para la captación de luz en las plantas.

Materiales y Metodos

El proyecto se realizó durante el mes de enero en Golfito, Puntarenas. Se trabajó con cuatro especies de plantas diferentes en dos sitios. Los individuos de *Pausandra trianae* (Euphorbiaceae) se muestrearon en La Gamba, mientras que *Piper* sp. (Piperaceae), *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae) y *Hamelia patens* (Rubiaceae) en una plantación de palma africana (Cuadro 1).

Para cada especie se buscaron 30 plantas pequeñas a las cuales se les contó el número total de hojas y se midió el largo de cada una (desde el ápice de la hoja hasta donde termina el peciolo). A cada planta se le midió la profundidad de copa (h_c ; es la distancia desde el ápice de la planta hasta la altura del peciolo de la hoja que se encuentra más cerca del suelo), la altura total de la planta (h), el diámetro del tallo (d) a la mitad de la altura del mismo y se tomaron dos mediciones del ancho de la copa de la plántula (a_1 y a_2 ; a_p es el promedio de los anchos). De cada especie, 15 plantas fueron fotografiadas desde la parte superior con una cámara digital, de modo que en la imagen se observara el traslape o autosombreo de las hojas. Las fotografías fueron analizadas con el programa Image Tool, con el cual se calculó el área foliar vertical (A_V) para cada planta.

En los dos sitios de estudio se recolectaron alrededor de 20 hojas de diferentes tamaños de cada una de las cuatro especies de plantas y se le midió el largo a cada una como se describió anteriormente. Posteriormente las hojas fueron fotografiadas con una cámara digital y con el programa Image Tool se calculó el área para cada una de las hojas. Luego con los datos de área y longitud de las hojas se realizó una regresión lineal para cada especie (Cuadro 1). Con esto fue posible calcular el área foliar total (A_T) de cada plántula sin necesidad de medir el área de cada hoja y compararla con el área foliar con autosombreo.

Con los valores de las mediciones realizadas se calculó para cada planta el cociente de esbeltez [$2h/(d/2)$], la proporción de copa (hc/h), el volumen de copa ($V_C = 3/4\pi a_p h_c^2$), el área de copa ($1/4\pi a_1 a_2$) y la densidad de área para cada especie (promedio A_T /promedio V_C). El autosombreo ($1-A_V/A_T$) se calculó únicamente para las plantas a las cuales se les había fotografiado la copa verticalmente.

Se realizó un análisis de covarianza para ver si existe relación entre la altura de la planta y el diámetro del tallo para cada especie. También se realizaron análisis de varianza para determinar si hay diferencias entre las proporciones de copa, los cocientes de esbeltez y los promedios de autosombreo por especie. Por último se compararon los promedios de densidad de área por medio de la prueba de Kruskal-Wallis.

Resultados

Existen diferencias entre la relación diámetro del tallo-altura de las cuatro especies, ($F=11.890$, $gl=3$, $p<0.001$; Cuadro 2) siendo *Pausandra trianae* la especie con un crecimiento más simétrico.

Cecropia obtusifolia fue la especie que presentó la menor proporción de copa, mientras que *Pausandra* obtuvo la mayor ($F=8.559$, $gl=3$, $p<0.001$; Fig. 1).

Piper sp. y *Hamelia patens* fueron las especies que obtuvieron los mayores cocientes de esbeltez ($F=15.009$, $gl=3$, $p<0.001$; Fig. 2).

Cecropia obtusifolia fue la especie con mayor densidad de área, mientras que *Piper* sp. presentó la menor ($F=25.486$, $gl=3$, $p<0.001$; Fig. 3).

No se encontraron diferencias en los niveles de autosombreo de las cuatro especies ($F=1.684$, $gl=3$, $p=0.181$; Fig. 4).

Discusion

Cecropia es una especie que crece principalmente en claros del bosque y en sitios alterados (Gentry, 1996), la cual se caracteriza por madera muy suave y tallos o troncos que por lo general no son muy anchos. Esto se refleja en que presentó la menor pendiente en la relación altura/diámetro del tallo (Cuadro 2), lo que significa que aunque la altura de la planta cambie mucho el tallo no cambiará tanto o por lo menos la relación de crecimiento no es uno a uno. Este resultado concuerda con lo encontrado por Sposito y Santos (2001), los cuales encontraron que los datos de *Cecropia* sp. (8 especies estudiadas) no se ajustaron al modelo de similitud geométrica el cuál asume que el diámetro del tallo crecerá proporcionalmente con la altura del árbol. Por el contrario *Pausandra*, la cual es una especie de árbol de sotobosque que crece hasta convertirse en un árbol de dosel con troncos gruesos y leñosos, obtuvo la mayor pendiente.

En *Cecropia* se encontraron las copas más pequeñas en relación con la altura de las plantas debido a que como es una planta con altas demandas de luz, cuando está en un sotobosque responde produciendo copas pequeñas (Fig. 1). También es importante considerar la morfología

de *Cecropia*, ya que produce hojas muy grandes en comparación con las otras especies y es muy probable que una planta pequeña de *Cecropia* que se encuentra en un ambiente de poca luz sea capaz de producir únicamente unas pocas hojas, debido a que se encuentra restringida lumínicamente. *Pausandra* es una especie adaptada a crecer en las condiciones de poca luz que se encuentran en un sotobosque, por lo que no es raro que halla obtenido en promedio las mayores proporciones de copa. *Hamelia patens* y *Piper* sp. también son especies de plantas que son comunes en ambientes tipo sotobosque (la plantación de palma africana, en este caso), por lo que no es extraño que sus proporciones de copa sean similares a las de *Pausandra*.

Piper y *Hamelia* son plantas herbáceas que pueden crecer sin dificultad en condiciones de poca luz. Plantas con estas características tienden a alargar su tallo rápidamente para alcanzar niveles de altura en donde puedan captar una mayor cantidad de luz, y es por esta razón que presentaron los mayores cocientes de esbeltez (Fig. 2). Se ha comprobado que el alargamiento del tallo por lo general es controlado principalmente por la luz (Sterck y Bongers, 2001). Los árboles tienen diámetros de tallo mayores a los arbustos posiblemente porque producen copas más grandes, por lo que generalmente son menos esbeltos como en este caso se demostró con *Pausandra*, quien obtuvo los menores cocientes de esbeltez. *Cecropia*, a pesar de ser un árbol, no produce tallos muy gruesos y esto puede explicar las diferencias encontradas con *Pausandra* (Fig. 2).

Como ya se mencionó *Cecropia* produce hojas grandes y copas pequeñas, es por esto que obtuvo la mayor densidad de área, porque distribuye una gran cantidad de área foliar en un volumen de copa reducido (Fig. 3). En *Piper* se encontró la menor densidad de área debido a que produce copas grandes (Fig. 1) y hojas muy pequeñas. *Pausandra* produce las copas más grandes sin embargo no distribuye en ellas tanta superficie foliar como *Cecropia*.

Aunque no se encontraron diferencias en cuanto al autosombreo, *Piper* y *Hamelia* son las plantas de hábito herbáceo que están adaptadas a las condiciones de luz de un sotobosque, y son las que tienden a tener mayor traslape entre sus hojas. *Cecropia* también muestra una tendencia hacia un mayor autosombreo, sin embargo como es una especie que se desenvuelve mejor en zonas abiertas, es posible que niveles altos de autosombreo en su hábitat natural no la afecte debido a la alta disponibilidad de luz. Sterck *et al* (2003) encontró que existían diferencias en el autosombreo en dos especies de plantas y concluyeron que los mecanismos de autosombreo son diferentes para árboles de diferentes tamaños, así como para árboles de diferentes especies. Posteriormente argumentan que las diferencias se pueden deber a que los tamaños de las copas cambian con el crecimiento de ramas en las plantas. Esto representa una diferencia importante en el muestreo con respecto a este trabajo, debido a que las plantas con las que se trabajó aquí raramente tenían tallos ramificados.

En este trabajo no se logró encontrar diferencias en el autosombreo de las cuatro plantas que se estudiaron, a pesar de que las mismas poseen hábitos y demandas de luz diferentes. Esto sugiere que es posible que se de una convergencia morfológica en las plantas que les permita optimizar la captación de luz mediante el acomodo diferencial de las hojas en la copa, dependiendo del ambiente en el que se encuentren.

Referencias

- Gentry, A. H. 1996. A field guide to the woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). The University of Chicago Press. Chicago. 895 p.
- Poorter, L. y M. Werger. 1999. Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. *American Journal of Botany*. 86(10):1464-1473.

- Orcutt D. M. y E. T. Nilsen. 2000. Physiology of plants under stress. John Wiley & Sons, Inc. New York. 682 p.
- Sposito, T. C. y F. A. M. Santos. 2001. Scaling of the ítem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. American Journal of Botany. 88(5): 939-949.
- Sterck, F. J. 1999. Crown development in gaps and understorey. Plant Ecology. 143: 89-98.
- Sterck, F. J. y F. Bongers. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. Journal of Ecology. 89:1-13.
- Sterck, F. J., Martínez-Ramos, M., Dyer-Leal, G., Rodríguez-Velazquez, J. y L. Poorter. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland forest. Functional Ecology. 17:194-200.

Cuadro 1. Familia y algunas características de las especies estudiadas. Para cada una se incluye la ecuación de la regresión calculada para medir el área foliar total de cada planta y los R cuadrados.

Especie	Familia	Hábito	Demanda de luz	Ecuación de regresión del Área Foliar	R ²
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecropiaceae	Árbol	Alta	$y = 0,7929x - 0,5651$	0,9479
<i>Piper sp.</i>	Piperaceae	Arbusto	Baja	$y = 0,5457x - 0,0837$	0,9112
<i>Hamelia patens</i>	Rubiaceae	Arbusto herbáceo	Baja?	$y = 0,4255x + 0,5865$	0,9707
<i>Pausandra trianae</i>	Euphorbiaceae	Árbol	Baja	$y = 0,2727x^{1,8086}$	

Cuadro 2. Pendientes de la relación altura de la planta/diámetro del tallo por especie, cada una con su R cuadrado.

Especie	Pendiente	R ²
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0,1536	.021
<i>Piper sp.</i>	0,5971	.3818
<i>Hamelia patens</i>	0,9619	.5097
<i>Pausandra trianae</i>	1,3076	.7434

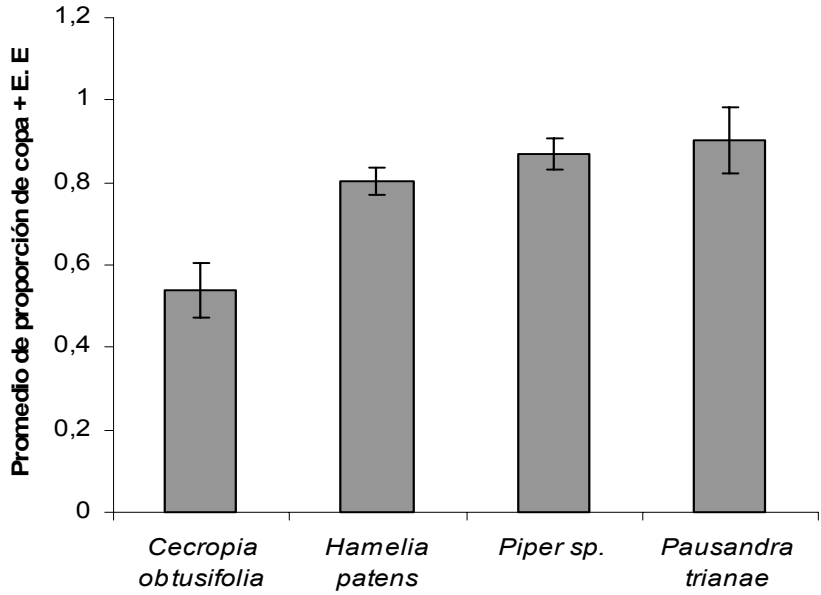


Figura 1 Promedios de proporción de copa (± errores estándar) para 4 especies de plantas de dos sotobosques (plantación de palma y bosque) en Golfito.

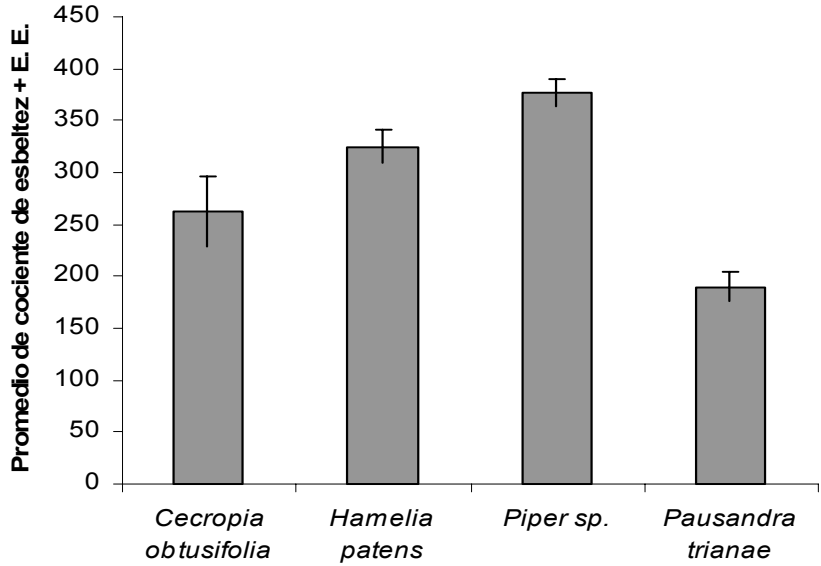


Figura 2 Promedios de cocientes de esbeltez (± errores estándar) para 4 especies de plantas de dos sotobosques (plantación de palma y bosque) en Golfito.

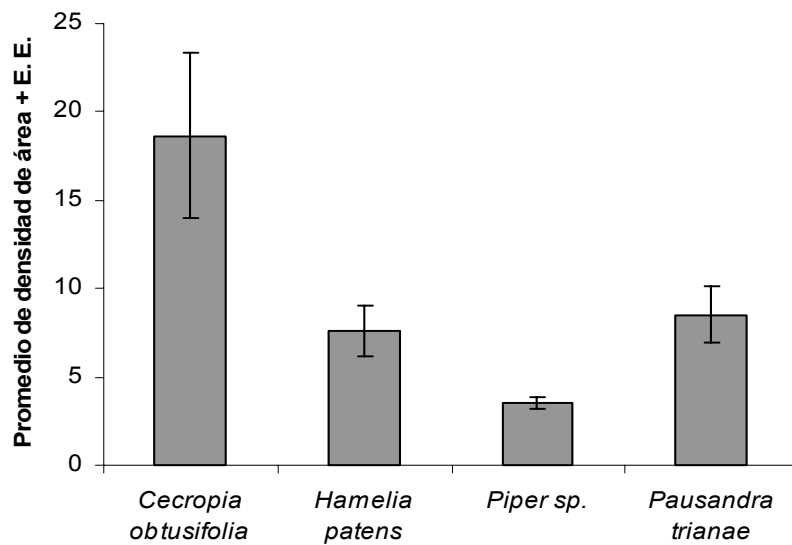


Figura. 3 Promedios de densidad de área (\pm errores estándar) para 4 especies de plantas de dos sotobosques (plantación de palma y bosque) en Golfito.

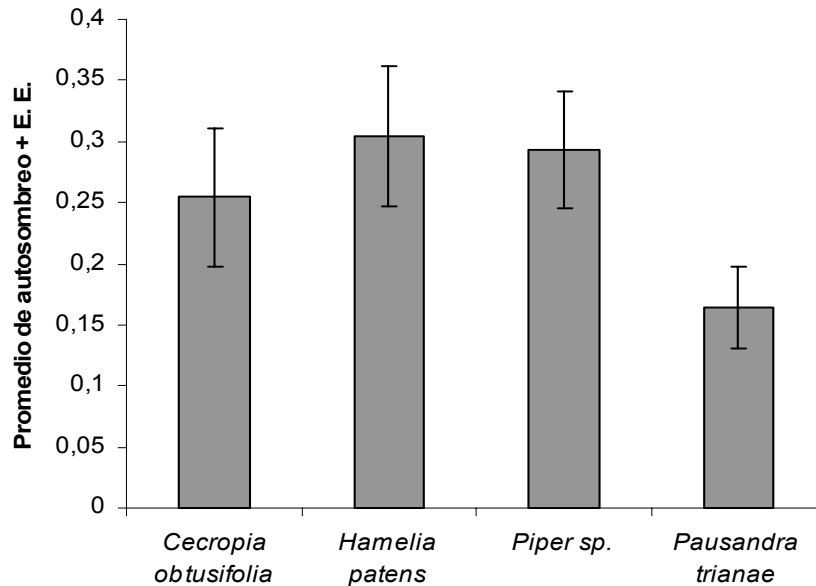


Figura 4 Promedio de autosombreo y (\pm errores estándar) para 4 especies de plantas de dos sotobosques (plantación de palma y bosque) en Golfito.

Proyectos Individuales



Duetos y estructura del canto en un contexto de defensa territorial en *Troglodytes aedon*

Yi-men Araya Ajoy

Muchos animales sociales monógamos realizan elaborados despliegues vocales que son altamente sincronizados. Los despliegues acústicos donde dos aves coordinan su canto con alguna precisión temporal se le ha denominado dueto (Farabaugh 1982). Este comportamiento ha sido reportado en más de 222 especies de 44 familias. Su distribución taxonómica tan amplia sugiere que ha evolucionado independientemente, varias veces en diferentes contextos (Hall 2000).

El dueto en aves es especialmente común en especies donde parejas defienden territorios multipropósito compartidos durante el año (Farabaugh 1982). A pesar de que el dueto es un comportamiento que varía mucho entre especies, sexos y contextos se sabe que las invasiones de territorio simuladas provocan un aumento en la producción de duetos (Hulsh y Todt 1984). Por lo que no es extraño que una de las hipótesis sobre la función del dueto es la defensa territorial. En esta línea de territorialidad algunos estudios encuentran una tendencia a la defensa territorial en conjunto, o sea ambos sexos usan el dueto para defender cooperativamente el territorio (Hall 2000). Mientras que otros trabajos encuentran una defensa territorial intrasexual, donde hay una respuesta agresiva solo a los individuos del mismo sexo (Levin 1996).

El grado de agresividad en estas disputas territoriales es mediado por señales acústicas. Los cantos sirven para indicar la calidad del competidor por lo que se cree que las características varían en las respuestas agresivas. Estas variaciones se suponen que deben reflejar la calidad del macho (Farabaugh 1982). Últimamente se ha propuesto que cantos con estructuras complejas evolucionaron en un contexto de defensa territorial, para indicar la calidad del macho (Morton y Derrickson 1996). Por lo tanto en las interacciones territoriales agresivas de algunas aves se ven involucrados tanto el número de individuos, como las características del canto en sí.

Troglodytes aedon es una ave que posee un canto muy complejo, produce duetos muy frecuentemente y las parejas defienden territorios multipropósito compartidos durante el año (Stiles y Skutch 1989). Si la función del dueto en esta especie, es de defensa territorial intrasexual, las parejas deberán producir más duetos cuando escuchen un dueto que cuando escuchen un macho cantando solo. En este trabajo se pretende probar la hipótesis de que el dueto tiene una función territorial intrasexual, mediante experimentos de reproducción artificial. Además se analizará el efecto en la estructura del canto, de una intrusión al territorio simulada, mediante el mismo experimento de reproducción artificial.

Materiales y métodos

El estudio fue realizado durante el mes de Enero en los alrededores de las instalaciones de la Universidad de Costa Rica en Golfito, Puntarenas. El lugar es una zona urbana con amplias áreas verdes, condiciones ideales para *Troglodytes aedon*.

Grabación y equipo. Las grabaciones se realizaron con una grabadora de casetes Sony y un micrófono direccional Seinheiser ME 65. Se utilizaron casetes Maxell de 60 minutos. Todas las grabaciones se realizaban a una distancia de por lo menos 5 m del individuo. Antes de empezar con los experimentos de reproducción artificial se ubicaron y realizaron grabaciones de

las parejas con territorios estables encontradas en el área. Se grabaron tanto duetos como machos cantando solos.

Experimentos de reproducción artificial. Del premuestreo de grabación se escogieron las grabaciones con mejor calidad de un dueto y un macho cantando solo. Con estas grabaciones se fabricaron los playbacks con el programa Syrinx. Los “playbacks” poseen una duración de 45 segundos (Fig. 1 y 2).

Los experimentos de campo consistían en grabar una pareja cuando estuviera cantando normalmente luego se exponía al estímulo y se grababa la respuesta. Las parejas eran expuestas a dos tratamientos: un canto de un dueto y otro de un macho cantando solo. Cada tratamiento nunca era en el mismo día, para la misma pareja.

Análisis de las vocalizaciones. Las vocalizaciones grabadas se analizaron con el sistema de análisis digital Syrinx versión 4.10, con una tasa de muestreo de 22.050 Hz, frame 100%, FFT-length: 256, Flat top window y una resolución de tiempo de 2.9 ms.

Se analizó el tipo de respuesta que tenía a los dos tratamientos, se categorizaron las respuestas en dueto, macho cantando solo o ninguna respuesta. También se analizó la estructura del canto. Esta se analizó como el número de elementos en 10 segundos y la cantidad de elementos diferentes en 10 segundos antes y después del estímulo.

Análisis estadístico. Para analizar las diferencias en las respuestas de las parejas en los dos tratamientos se hicieron pruebas de chi cuadrado. Cuando se analizaron la variación en la estructura de los cantos en respuesta a los estímulos, solo se pudo realizar con 10 individuos debido a que se necesitaba tener el mismo tipo de canto antes y después del estímulo. Esta situación solo sucedió en 10 casos y se unieron los datos de ambos estímulos. A estos datos se les aplicó una prueba t para muestras dependientes.

Resultados

Se le realizó el experimento a un total de 15 parejas. Al analizar el efecto que tenía el tipo de estímulo (dueto o solo) sobre el canto respuesta se observó que la reproducción artificial de un dueto no produjo diferencias en el tipo de canto de respuesta ($\chi^2 = 1.6$, $gl = 2$, $p = 0.45$) (Fig. 3) mientras que a un estímulo de macho cantando solo, respondieron más con duetos ($\chi^2 = 7.6$, $gl = 2$, $p = 0.022$) (Fig. 4).

A la hora de analizar la estructura del canto se encontró un mayor número de elementos en las respuestas a los estímulos, que en los cantos sin estímulo ($t = -2.98$, $gl = 9$, $p = 0.15$). Pero no varió la cantidad de elementos diferentes ($t = -1.86$, $gl = 9$, $p = 0.96$) (Fig. 5 y 6).

Discusión

No se encontró una diferencia significativa en los cantos de respuesta estimulados por la reproducción de un dueto. Este resultado va en contra de la hipótesis de defensa territorial intrasexual como función del dueto. Como vemos en la figura 3, a diferencia de lo esperado por esta teoría, no se producen más duetos. Por el contrario, vemos en la figura 4 que se producen significativamente más duetos cuando se exponen a un estímulo de macho solo cantando. Otro resultado en contra de la hipótesis de defensa territorial intrasexual. Lo que parece indicar este resultado es que en *Troglodytes aedon* hay una tendencia a una defensa territorial en conjunto. Lo que puede explicar el resultado de una mayor producción de duetos en respuesta al estímulo de macho solo es que un macho sin pareja representa una amenaza más grande para la pareja que otro con pareja (dueto) (Hall 2000). Esto por que un macho con pareja debe tener un territorio,

mientras que un macho solo posiblemente sea un competidor por el territorio y además por la pareja, por lo tanto una amenaza mayor.

Otra posibilidad es que en este caso los estímulos no tengan una respuesta territorial si no mas bien de defensa de pareja. En este caso la hembra canta en respuesta al macho extraño, para una posible copula extrapareja. El macho de la pareja canta formando el dueto con la hembra, para advertir al macho extraño que la hembra tiene pareja (Smith 1996). Esto concordaría con otra hipótesis para la función del dueto, que es la de defensa de pareja (Hall 2000). Esto sería cierto solo si los duetos fueron empezados por la hembra, cosa que no se cuantifico en el estudio.

Cuando se analizaron la variación en la estructura de los cantos en respuesta a los estímulos, se observo un aumento en el número de elementos en respuesta al estímulo (Fig. 5) y no en la cantidad de elementos diferentes (Fig. 6). Lo que indica que esta especie utiliza el número de elementos para mediar sus interacciones vocales agresivas. Este resultado no es extraño ya que otros estudios en varias taxas encuentran que en interacciones agresivas los individuos varían alguna característica para aparentar mayor calidad o aumentar la predicción de calidad en sus señales para evitar agresiones físicas (Morton y Derrickson 1996). Estudios más específicos han encontrado que cantos con más elementos producen reacciones más agresivas (Levin 1996). Esto concuerda con este resultado indicando que el número de elementos es una señal de calidad en esta especie. Las señales que indique la calidad de un individuo deben ser costosas. En este caso el que puede producir mas elementos es el que está en mejor estado físico, debido al costo asociado a la producción de cada elemento en el canto. El resultado de que aumente el número de elementos en respuesta agresiva hace pensar que es costoso debido a que produce muchos elementos solo cuando es necesario.

En conclusión, esta población de *Troglodytes aedon* no presenta una defensa territorial intrasexual. El número de elementos es utilizado para mediar los conflictos agresivos y son un posible predictor de la calidad del macho. Queda pendiente para futuras investigaciones la reacción de las parejas a una hembra dentro de su territorio y probar si cantos con mas elementos son mejores para rechazar intrusos, o bien si generan una respuesta más agresiva.

Referencias

- Farabaugh, 1982. The ecological and social significance of duetting In: D. E. Kroodsma and E.H. Miller, Editors, Acoustic Communication in Birds Vol. 2, Academic Press, New York, pp. 85–124
- Hall, 2000, The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment?, *Animal Behaviour* 60, pp. 667–677.
- Hultsch y Todt, 1984 Spatial proximity between allies: a territorial signal tested in the monogamous duet singer *Cossypha heuglini*, *Behaviour* 91, pp. 286–293
- Levin, R.N. 1996. Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: I. Removal experiments. *Animal Behaviour* 52, pp. 1093–1106
- Morton, M.S y K.C. Derrickson, 1996. Song ranging by the dusky antbird, *Cercomacra tyrannina*: ranging without song learning, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39, pp. 195–201
- Smith, W.J. 1994. Animal duets: forcing a mate to be attentive, *Journal of Theoretical Biology* 166, pp. 221–223
- Stiles, G. y A. Skutch. 1989. *Birds of Costa Rica*. Cornell University Press. 332p.

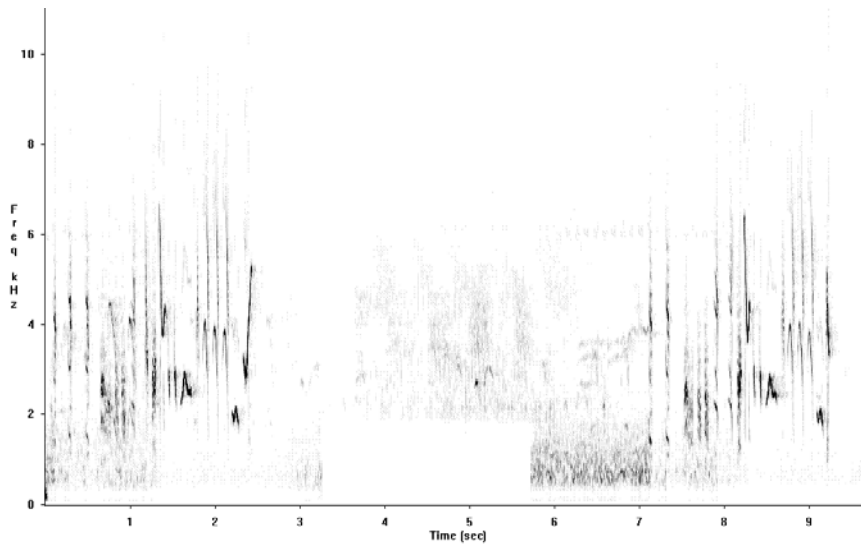


Figura 1: Espectrograma del canto de un macho utilizado como estímulo en el experimento de reproducción artificial a *Troglodytes aedon* en Golfito (Puntarenas), Enero 2005.

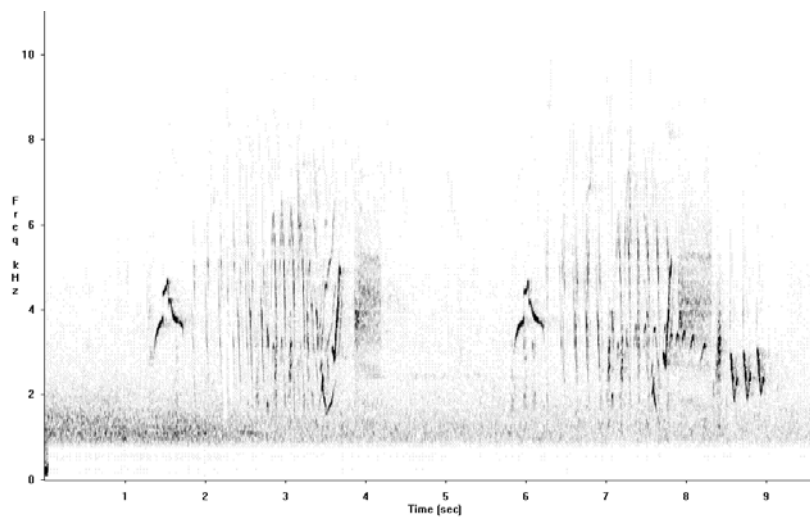


Figura 2: Espectrograma del dueto de una pareja utilizado como estímulo en el experimento de reproducción artificial a *Troglodytes aedon* en Golfito (Puntarenas), Enero 2005.

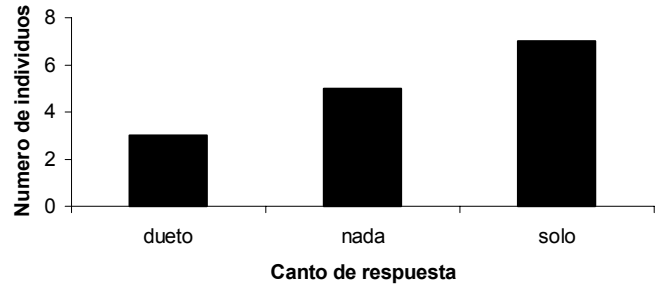


Figura 3: Respuesta a una invasión territorial simulada, con la reproducción artificial de un dueto a *Troglodytes aedon* en Golfito Enero del 2005.

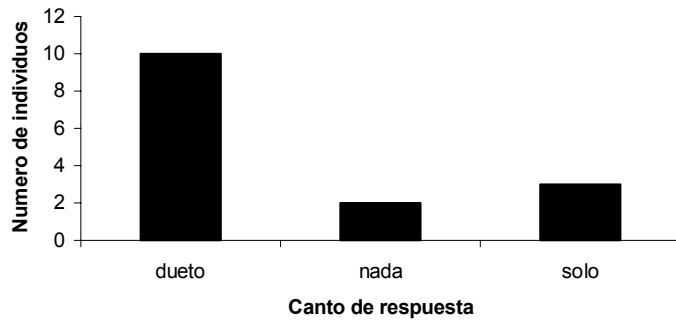


Figura 4: Respuesta a una invasión de territorio simulada con una reproducción artificial del canto de un macho solo en *Troglodytes aedon* en Golfito Enero del 2005.

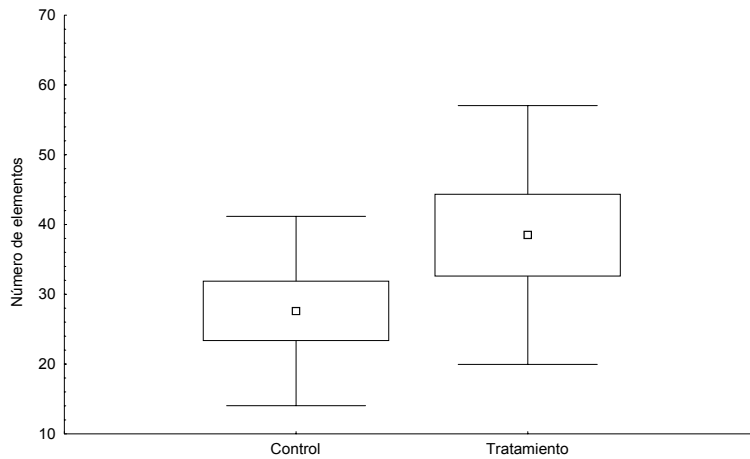


Figura 5: Promedios del numero de elementos en los cantos de *Troglodytes aedon*, antes(Control) y después(Tratamiento) de los experimentos de reproducción artificial en Golfito Enero del 2005.
 □ = promedio ▭ = +/- Error estandar bigotes = +/- Desviación estandar

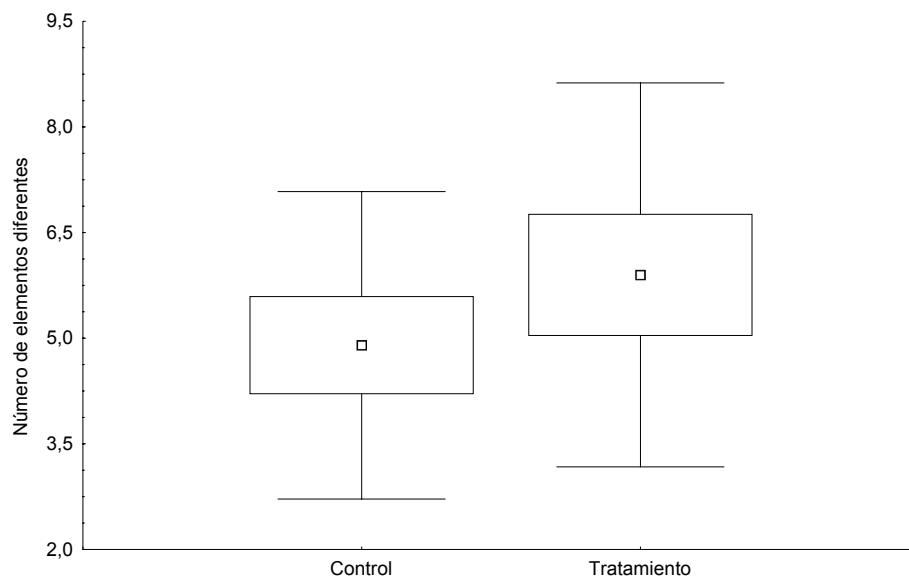


Figura 6: Promedios del numero de elementos diferentes en los cantos de *Troglodytes aedon*, antes(control) y después(tratamiento) de los experimentos de reproducción artificial en Golfito Enero del 2005. □ = promedio □ = +/- Error estandar bigotes = +/- Desviación estandar

Distribución espacial y asignación de recursos en las infrutescencias de *Gouania lupuloides* (Rhamnaceae)

Marcelo Araya Salas

La cantidad de frutos producidos por una planta se encuentra limitada por el número de flores polinizadas, la depredación de frutos, las condiciones climáticas y la capacidad de la planta para proveer los recursos necesarios para el desarrollo. El recurso disponible para un fruto dado depende no solo del total de recursos del individuo o de la rama, sino también del número de estructuras reproductivas presentes (Stephenson 1981).

Muchas plantas realizan abortos selectivos en frutos dañados, y producen más frutos de los que pueden madurar con los recursos disponibles. En *Cassia fasciculata* se ha observado que solo un 30% de los frutos producidos alcanza la maduración (Lee y Bazzaz 1986). La abscisión de frutos permite a la planta mantener únicamente los frutos que se pueden desarrollar con los recursos que posee. Cuando los recursos son limitados, la competencia entre frutos y el subsecuente aborto de éstos aumenta con el número de frutos en maduración (Anderson y Hill 2002).

En las inflorescencias también actúan otros factores que determinan el patrón de producción de frutos. La posición de un fruto en una infrutescencia lineal puede afectar directamente sus características, ya que muchas veces la distribución de recursos y el tiempo de floración no es homogéneo a lo largo de la espiga (Byrne y Mazer 1990).

Con el presente trabajo se pretende determinar los factores que determinan los patrones de producción de frutos en *Gouania lupuloides*.

Materiales y métodos

Especie y sitio de estudio. *Gouania lupuloides* es una planta trepadora subleñosa con inflorescencias en panículas amplias de 5-20 cm de largo que presentan 1-3 flores por nudo y desarrollo acropetal, sus frutos son secos, dehiscentes y alados. El periodo de floración se da al inicio de la estación seca (noviembre a marzo) y pierde sus frutos entre febrero y mayo (Croat 1978). Es frecuente encontrarla en las orillas de bosques, en zonas de vegetación secundaria o sitios abiertos y soleados.

El trabajo de campo se realizó en la Reserva de Vida Silvestre Golfito, en un sector cercano a la quebrada la Lechería, en la tercera y cuarta semana del mes de enero. Según Holdrige este bosque de bajura está definido como tropical muy húmedo (Hartshorn 1991) y se caracteriza por presentar una precipitación de 4256 mm al año (Jiménez y Soto 1985). Esta zona presenta un bosque en regeneración que en el pasado fue destinado a la producción de pastos para ganado, por lo que se observan gran cantidad de claros y corredores de árboles.

Toma de datos. Para determinar las proporciones de nudos con 1, 2 y 3 estructuras (frutos o flores) se escogieron 60 espigas con frutos maduros, 60 con frutos inmaduros y 59 inflorescencias, pertenecientes a cuatro individuos de *G. lupuloides*, en las cuales se enumeraron los nudos y se contabilizaron las estructuras presentes en cada nudo. Esto se hizo para determinar las proporciones de frutos en un mismo nudo y en nudos adyacentes. Para determinar la producción real de frutos se observaron 16 de estas inflorescencias durante un periodo de 17 días. Con estas proporciones se calculó la proporción de flores que producen fruto. Esta

probabilidad fue utilizada en el cálculo de las proporciones esperadas para nudos con 1, 2 y 3 frutos. Para el análisis de estos datos se utilizaron pruebas de chi-cuadrado.

Cuando se encontraron nudos con 2 ó 3 frutos junto a nudos con un fruto individual se recolectaron los frutos de ambos nudos y posteriormente se les determinó el peso con una balanza analítica. Se utilizaron pruebas de t pareada para llevar a cabo las comparaciones.

Resultados

En esta especie es común encontrar nudos sin frutos. Solo un 20% de las flores llegan a producir frutos maduros. Este porcentaje junto con las proporciones de nudos con dos y tres flores, se utilizaron para estimar las cantidades esperadas de nudos con dos y tres frutos. Estas cantidades se usaron en las comparaciones siguientes.

Para determinar la influencia de la posición, se dividieron las espigas en tres sectores: basal, medio y apical. Se encontró que la cantidad de nudos con frutos maduros no varía según la posición en la espiga, tanto en nudos con dos frutos (fig.1; $X^2=6,91$; $gl=2$; $p=0,141$), como en nudos con tres frutos ($X^2=1,91$; $gl=2$; $p=0,752$).

Utilizando los datos de nudos vecinos con frutos, se trató de observar si había algún tipo de inhibición entre frutos en nudos cercanos. Se encontraron diferencias en cuanto al número de frutos en nudos vecinos ($X^2=40,5$ $gl=1$; $p<0,001$). La cantidad de frutos vecinos a un nudo de distancia fue mucho mayor a la esperada y por el contrario, se encontraron menos frutos vecinos a dos nudos de distancia (fig. 2).

Las cantidades de nudos con dos frutos fueron relativamente pocas (135 en 60 espigas) en comparación a nudos con un solo fruto (879 en igual número de espigas). Se obtuvieron diferencias en las cantidades de nudos según número de frutos. Esto se da por igual en frutos inmaduros ($X^2=49,4$; $gl=2$; $p<0,001$) como en frutos maduros (fig. 3; $X^2=21,1$; $gl=2$; $p<0,001$). En ambos casos se observa que los nudos con tres frutos son los que mas difieren con respecto a lo esperado (cuadro 1).

Además se observaron diferencias marcadas en el peso de frutos que comparten un mismo nudo. En el cuadro 2 se muestran los resultados para las comparaciones de biomasa entre frutos que comparten un mismo nudo y frutos individuales en nudos adyacentes (fig. 4). Los frutos que comparten nudo tienen un peso distinto y solo uno de estos frutos es significativamente menor que un fruto individual en un nudo adyacente.

Discusión

En muchas especies se ha observado que la producción de frutos es mayor en la región basal y decrece hacia la región distal, por una disminución en la disponibilidad de recursos que ha sido asociada a una disminución de los haces vasculares (Arista *et al.* 1999, Medrano *et al* 2000). Sin embargo en *G. Lupuloides* no se encontró este patrón ya que los nudos con varios frutos se encuentren por igual en cualquier posición de la espiga. Posiblemente la distribución del recurso es homogénea a lo largo de la espiga debido un diámetro constante de los haces vasculares.

La pérdida de estructuras reproductivas se ha asociado en algunos casos a la competencia entre semillas. Estas, por una predisposición genética, inhiben el desarrollo de sus similares para poder utilizar una mayor cantidad de nutrientes (Domínguez 1995). También la planta puede llevar acabo una abscisión selectiva para desarrollar solo los frutos que sus recursos le permiten. Salisbury en Lloyd (1979) señala que la disminución de nutrientes en una planta tiende a

disminuir el número de frutos o semillas y no su calidad, y atribuye esta uniformidad a una competencia entre óvulos y semillas que termina por inducir la abscisión de los frutos de menor tamaño.

Parece ser que en las inflorescencias de *G. lupuloides* no existe ningún tipo de inhibición entre frutos de distintos nudos, ya que no hay una tendencia de producción de frutos en nudos alejados. Sin embargo podría estarse dando entre frutos que comparten un mismo nudo, dada la baja frecuencia de nudos con mas de un fruto.

De igual forma estos resultados pueden ser explicados por la abscisión selectiva. Si los recursos son limitados, la competencia entre frutos y el aborto selectivo tenderán a aumentar conforme aumenta la formación de nuevos frutos. En los nudos con varias estructuras reproductivas debe darse una fuerte competencia por el recurso disponible, y los frutos que no logran desarrollarse adecuadamente son abortados, esto podría explicar en parte, la baja frecuencia de nudos con tres frutos.

Los datos de las diferencias de biomasa en frutos de un mismo nudo hacen pensar que existe una asignación del recurso mas o menos constante para cada nudo, que es independiente de la cantidad de frutos que lo comparten. El recurso disponible para un nudo dado no aumenta con la cantidad de frutos, puesto que los frutos individuales tuvieron pesos semejantes a los frutos mas grandes en nudos con varios frutos.

Las diferencias de biomasa entre frutos de un mismo nudo así como la baja frecuencia de nudos con varios frutos, también pueden ser explicadas por la polinización no uniforme que sufren las flores (Guitian 1993, Anderson y Hill 2002). Las flores que han sido polinizadas primero tienen una mejor oportunidad de producir un fruto bien desarrollado. Los frutos producidos por una polinización tardía deben competir mas fuertemente por el recurso.

Con los datos obtenidos es imposible saber si existe algún tipo de inhibición directa entre frutos. Aunque es probable que la asignación de recursos por nudo, independiente del número de frutos y la polinización no uniforme, sean los factores principales que determinan la producción de frutos en *G. lupuloides*. Lo que podría estar sucediendo es una competencia entre los frutos de un nudo, independiente de la de otros nudos y por tanto una abscisión selectiva a nivel de nudo. Sin embargo es necesario un estudio mas detallado para establecer en que medida contribuye ambos factores en la producción de frutos de esta especie.

Agradecimientos

A Roberto, a Don William y a Fede.

Referencias

- Arista, M.; P. Ortiz y S. Talavera. 1999. Apical patterns of fruit production in the racemes of *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: caesalpinoideae): role of pollinators. American journal of botany. 86(12): 1708-1716.
- Anderson, G.J. y J.D. Hill. 2002. Many to flower, few to fruit: the reproductive biology of *Hamamelis virginiana* (Hamamelidaceae). American journal of botany. 89 (1): 67-78.
- Byrne, M. y S. Mazer. 1990. The effect of position on fruit characteristics, and relationships among components of yield in *Phytolacca rivinoides* (Phytolaccaceae). Biotropica. 22(4): 353-365.
- Dominguez, A.C. 1995. Genetic conflicts of interest in plants. Trends in ecology & evolution 10:412 –416.

- Croat, T.B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, CA. 943 p.
- Guitián, J. 1993. Why *Prunus mahaleb* (rosaceae) produces more flowers than fruits. American journal of botany. 80:1305-1309.
- Hartshorn, G. 1991. En: D.H. Janzen (ed). Historia natural de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp. 123.
- Jiménez, J.A. y R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 33(1):25-37.
- Lee, T. D., and F. A. Bazzaz. 1986. Maternal regulation of fecundity: nonrandom ovule abortion of *Cassia fasciculata* Michx. Oecologia 68: 459–465.
- Lloyd, D.G. 1979. Parental strategies of angiosperms. New Zealand journal of botany. Vol. 17: 595-606.
- Medrano, M. P. Guitián y J. Guitián. 2000. Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancratium maritimum* (Amaryllidaceae): non uniform pollination, resource limitation, or architectural effects?. American journal of botany. 87(4):493-501.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematics 12: 253–279.

Cuadro 1. Valores individuales de χ^2 según número de frutos por nudo.

Nudos con frutos	frutos inmaduros	frutos maduros
individuales	1,09	0,14
dobles	2,90	3,78
triples	44,6	17,1

Cuadro 2. Valores obtenidos para las pruebas de t pareada entre frutos que comparten un mismo nudo y frutos individuales en nudos adyacentes.

2 frutos por nudo	t	p
individual vs menor	2,787	0,008
individual vs mayor	1,774	0,082
individual vs par	1,182	0,243
menor vs mayor	2,391	0,021
3 frutos por nudo		
individual vs menor	4,423	0,003
individual vs intermedio	1,362	0,215
individual vs mayor	1,569	0,161
individual vs trio	1,605	0,153
menor vs intermedio	2,411	0,047
menor vs mayor	4,348	0,003
intermedio vs mayor	2,738	0,029

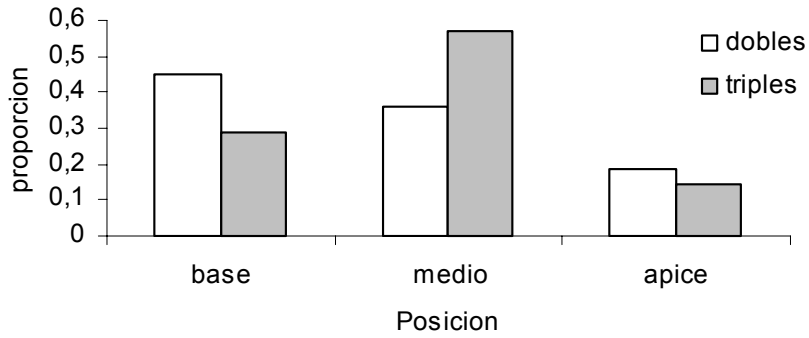


Figura 1. Proporción de nudos con dos o tres frutos maduros según la posición.

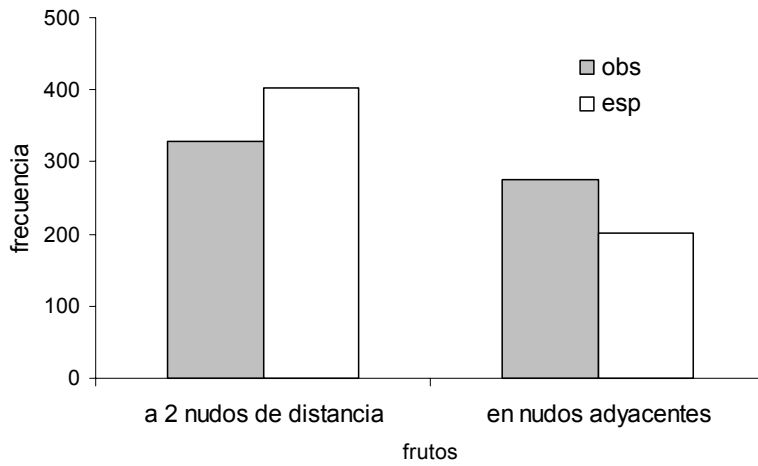


Figura 2. Cantidad de frutos vecinos según proximidad.

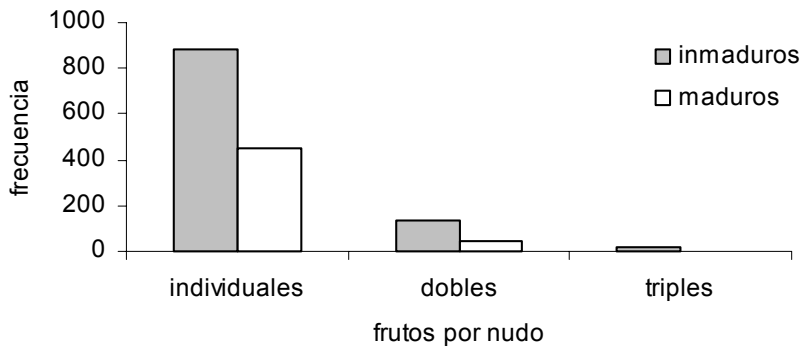


Figura 3. Cantidad de nudos según numero de frutos en maduros e inmaduros.

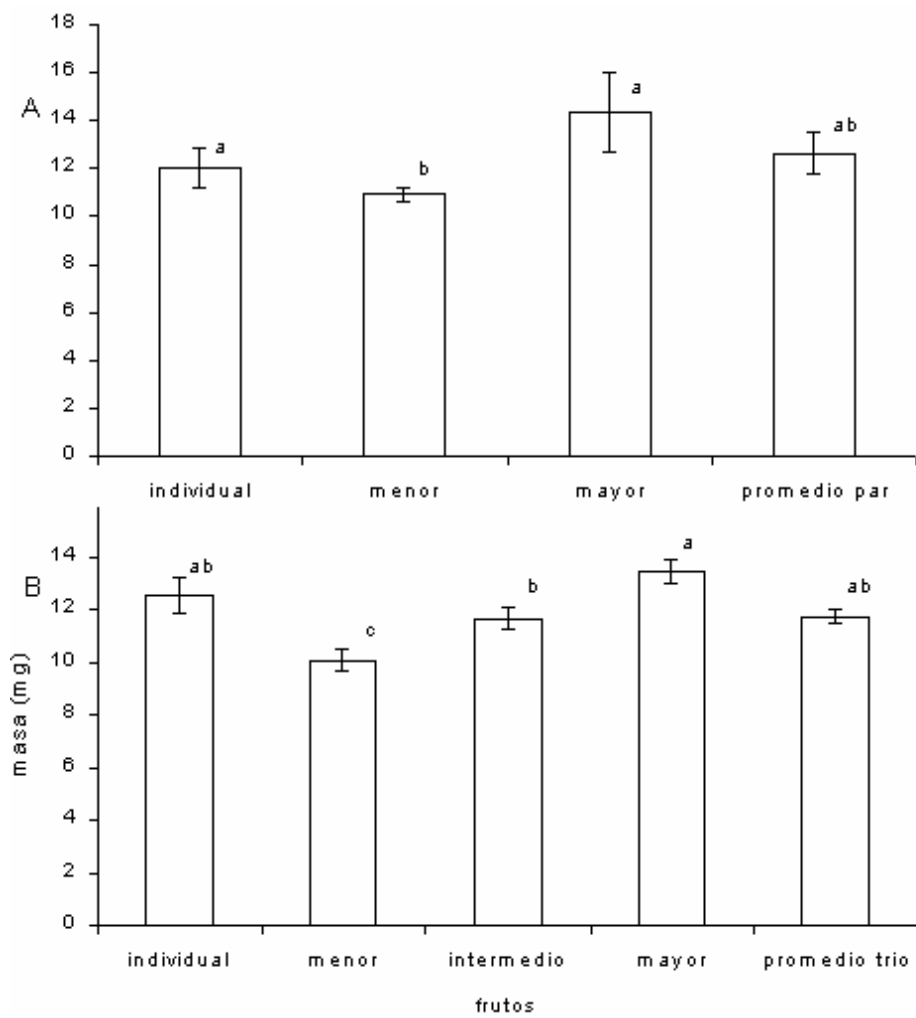


Figura 4. Promedio de masa (\pm e.e.) para dos (A) y tres frutos (B) que comparten un mismo nudo y frutos individuales en un nudo adyacente.

Uso de hábitat y técnicas de forrajeo de las aves de un manglar

Viviana Arguedas Porras

Las aves playeras de estuarios y manglares, como garzas, ibis y correlimos, frecuentemente deben enfrentar diversas fluctuaciones en las condiciones ambientales, las cuales producen cambios en la disponibilidad del hábitat adecuado. Factores como la morfología de las especies, el clima, la salinidad, el nivel del agua, los ciclos de marea, la disponibilidad de presas y los tipos de sustrato determinan el uso del hábitat disponible por parte de ellas (Fleischer 1983, Boettcher *et al.* 1995).

Burger *et al.* (1977) mencionan estudios en los que se evalúa la utilización de hábitats por parte de aves playeras en ambientes influenciados por la marea y determinaron que muchas de las especie tenían preferencias por un sustrato definido, el cual podía variar con la composición de la bandada y la intensidad de la competencia. Adicionalmente, estos autores recopilaron información de otros estudios en los que se identificaron patrones de repartición del hábitat con respecto al tiempo, espacio, tipo de presas y métodos de alimentación y forrajeo.

El comportamiento de forrajeo de estas aves depende en gran medida de la distribución, presencia y movilidad de sus presas, así como de las fluctuaciones de las áreas expuestas para forrajear y de la variación en los ciclos de la marea. Finalmente, los tipos de alimento también varían según el lugar y tiempo durante el cual los sustratos en los que se encuentran han estado expuestos al sol y al aire (Fleischer 1983, Irons 1998).

Tanto en Norte América como aquí en Costa Rica (Pereira 1990, Barrantes y Pereira 1992), se han realizado varios estudios para determinar en qué forma utilizan las aves playeras las zonas de entremareas, así como la dieta y comportamiento de forrajeo. En Costa Rica, estos estudios se han realizado en las costas del Pacífico Norte, principalmente en el Golfo de Nicoya, y sólo se conoce un estudio sobre el éxito de forrajeo y ocupación del hábitat de algunas aves de manglar en el Pacífico Sur (Aguilar y Ugalde 1995). De aquí la importancia de realizar estudios acerca de la utilización del hábitat, técnicas de forrajeo y dieta de las aves de manglar.

De esta manera, los objetivos del trabajo son determinar de que manera las aves de un manglar utilizan el hábitat de acuerdo al tipo de sustratos disponibles y a las actividades que realizan en estos (forrajear o perchase), así como determinar las técnicas de forrajeo, la efectividad de éstas en la captura de presas y el tipo de presas consumidas por las diferentes especies de aves en el manglar.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó durante 11 días del mes de enero en el manglar de Llano Bonito de Golfito, en el sur de la costa Pacífica de Costa Rica. Todos los muestreos se llevaron a cabo desde el pico de la marea baja hasta dos horas después, usando binoculares de 10x40.

Para determinar el uso de hábitat, primero se realizó una caracterización del sitio y se identificaron cinco tipos de sustrato: Rocoso (constituido por rocas y partículas gruesas de sedimento), Fango (sustrato semi - suave constituido por partículas finas de sedimento), Fango inundado (sustrato suave constituido por partículas finas de sedimento y cubierto por una película de agua), Inundado (comprende toda el área cubierta por agua) y Raíz (comprende el área con árboles de manglar).

Las observaciones se realizaron mediante la técnica de barrido, que consiste en hacer un recorrido visual continuo con los binóculos en el área de estudio. Para cada observación se anotó el porcentaje disponible de cada tipo de sustrato, el número de individuos por especie, el tipo de sustrato en el que se encontraba cada individuo, y la actividad que estaba realizando (forrajeando o perchando). Esto se hizo durante diez minutos con intervalos de 20 minutos.

Para determinar las técnicas de forrajeo utilizadas por cada especie se definieron siete técnicas: Picoteo (P), el ave pica la superficie del sustrato una o varias veces, sin introducir el pico dentro del mismo; Prueba (Pr), el ave introduce el pico parcial (más de 1/3) o totalmente dentro del sustrato una o varias veces; Carrera con picoteo (C), el ave localiza una presa visualmente, corre hacia ella y picotea; Barrida (B), el ave introduce el pico entreabierto dentro del agua o fango y lo mueve hacia los lados consecutivamente, cerrando el pico cuando detecta una presa; Espera (E), el ave espera inmóvil por varios segundos (a veces minutos), alguna presa localizada por vista; Camina (Ca), el ave camina en busca de presas; y Palmoteo (Pa), el ave da golpes en el agua y revuelve el sedimento con una de las patas.

La toma de datos se inició con el ave más cercana (especie focal) tomando en cuenta únicamente las especies de garzas, ibis y scolopácidos grandes, anotando para cada observación el tipo de sustrato donde forrajeaba cada individuo, las técnicas de forrajeo utilizadas, el número de éxitos y fracasos en la captura de la presa y el tipo de presa capturada. Estas observaciones se realizaron durante 5 min. entre los intervalos de 20 min. de las observaciones de uso de hábitat.

Para analizar los datos, tanto del uso del hábitat como de las técnicas de forrajeo se realizaron Análisis de Varianza (ANDEVA), pruebas de Chi Cuadrado, pruebas G y análisis exploratorios con análisis de grupos, utilizando el método de unión simple y distancias Euclidianas. Para realizar los análisis generales se utilizaron todas las especies, mientras que para los análisis por especie se tomaron en cuenta únicamente las comunes (con 30 o más individuos). Finalmente, la toma de datos para del uso del hábitat (sustrato preferido y actividad realizada) y técnicas de forrajeo, fue independiente por lo que no necesariamente las especies que tienen datos para uso de hábitat los tienen para las técnicas de forrajeo.

Resultados

Se contabilizaron 792 individuos de 22 especies pertenecientes a las familias Ardeidae, hreskiornithidae, Charadriidae, Scolopacidae, Laridae, Icteridae, Cathartidae, Falconidae y Tyrannidae, siendo las tres últimas familias no comunes del manglar (Cuadro 1).

De los cinco tipos de sustrato, el más disponible durante todos los días de muestreo fue el inundado ($F = 88,63$, $gl = 4/235$, $p < 0,001$, Fig. 1). De acuerdo a la disponibilidad de cada tipo de sustrato, se encontró que las aves del manglar prefieren el fango inundado ($F = 18,59$, $gl = 4/235$, $p < 0,001$, Cuadro 1). Analizándolo por especie, se encontró que este mismo sustrato era el preferido por *Butorides virescens* ($F = 7,14$, $gl = 4/235$, $p < 0,001$), *Catoptrophorus semipalmatus* ($F = 7,38$, $gl = 3/188$, $p = 0,001$), *Egretta caerulea* ($F = 12,03$, $gl = 2/141$, $p < 0,001$), *Eudocimus albus* ($F = 6,19$, $gl = 3/188$, $p < 0,001$) y *Numenius phaeopus* ($F = 7,96$, $gl = 3/188$, $p < 0,001$, Cuadro 1). Por otro lado, *Arenaria interpres* tuvo una preferencia por el sustrato rocoso ($F = 6,38$, $gl = 3/188$, $p < 0,001$), mientras que *Actitis macularia* se encontró más frecuentemente en fango, fango inundado y roca ($F = 4,14$, $gl = 3/188$, $p = 0,007$) y *Egretta thula* no prefirió los sustratos rocoso y raíz ($F = 3,96$, $gl = 4/235$, $p = 0,004$). Finalmente, *Calidris mauri* no mostró preferencia por ningún tipo de sustrato ($F = 2,08$, $gl = 4/235$, $p = 0,085$, Cuadro 1). Adicionalmente a estos resultados, se encontró que la presencia de especies en los sustratos

de fango y fango inundado es similar y que estas a su vez se relacionan más con las especies presentes en roca y posteriormente con las especies presentes en el sustrato inundado, siendo la raíz el sustrato más diferente en cuanto a la presencia de especies ($G = 533,80$, $gl = 84$, $p < 0,001$, Fig. 2).

En general, las aves utilizaron más el manglar para forrajear que para percharse ($X^2 = 103,16$, $gl = 21$, $p < 0,001$), siendo *Larus atricilla* la única especie que aprovechó más el manglar para percharse que para forrajear ($X^2 = 4,263$, $gl = 1$, $p = 0,039$, Cuadro 1). Si bien *E. caerulea* prefirió el manglar para forrajear, fue la única especie que presentó una preferencia por el fango inundado como sustrato para percharse ($X^2 = 5,34$, $gl = 2$, $p = 0,006$, Cuadro 1). Las especies restantes que se observaron perchando no presentaron suficientes datos para realizar un análisis estadístico. De las aves que utilizaron el manglar para forrajear, *A. interpres* prefirió el sustrato rocoso ($F = 4,78$, $gl = 2/141$, $p = 0,010$), mientras que *C. semipalmatus* ($F = 7,77$, $gl = 3/188$, $p < 0,001$), *E. albus* ($F = 7,12$, $gl = 3/188$, $p < 0,001$), *E. caerulea* ($F = 9,47$, $gl = 2/141$, $p < 0,001$), *E. thula* ($F = 3,97$, $gl = 4/235$, $p = 0,004$), *A. macularia* ($F = 3,80$, $gl = 3/188$, $p = 0,011$) y *N. phaeopus* ($F = 7,25$, $gl = 2/141$, $p = 0,001$) prefirieron el fango inundado (Cuadro 1). Por otra parte, *C. mauri* no presentó ninguna preferencia ($F = 2,11$, $gl = 4/235$, $p = 0,080$, Cuadro 1).

De las siete técnicas de forrajeo observadas, las técnicas de caminar y picotear fueron utilizadas por todas las especies, mientras que las de barrida y palmeteo fueron utilizadas (cada una) por una sola especie, las tres técnicas restantes fueron usadas por al menos dos especies (Cuadro 2). Se encontró que las especies emplearon diferentes técnicas de forrajeo ($X^2 = 164,98$, $gl = 54$, $p < 0,001$), definiéndose claramente dos grupos (Fig. 3), las garzas que utilizaron siempre las mismas técnicas (Caminar, esperar y picotear), con excepción de *E. thula* que presentó una técnica adicional (palmeteo), y el grupo de los scolopácidos los cuales utilizaron técnicas como caminar, picotear, probar o carrera, y este grupo se relacionó estrechamente con el ibis que fue la única especie que presentó la técnica de barrida. Finalmente, se observaron 10 maneras en las cuales las aves combinaban las diferentes técnicas de forrajeo, algunas de las aves utilizaron dos o más de estas combinaciones (Cuadro 3).

Solamente se observaron cuatro tipos de presas, siendo los peces y camarones el principal alimento de las garzas, de las cuales *B. virescens*, *E. thula* y *E. tricolor* solo se observaron comiendo peces, a diferencia de *E. caerulea* y *A. alba* que se les observó principalmente comiendo cangrejos. Por otro lado los scolopácidos se alimentaban mayormente de cangrejos, al igual que *E. albus* (Fig.4).

De acuerdo con los intentos de cada especie para capturar presas, se observó que *B. virescens* fue la única especie cuyo número de intentos exitosos fue mayor que los fracasos ($X^2 = 41,93$, $gl = 1$, $p < 0,001$, Fig. 5). Contrariamente, *C. semipalmatus* ($X^2 = 24,03$, $gl = 1$, $p < 0,001$), *E. albus* ($X^2 = 35,59$, $gl = 1$, $p < 0,001$), *E. thula* ($X^2 = 18,78$, $gl = 1$, $p < 0,001$) y *N. phaeopus* ($X^2 = 7,91$, $gl = 1$, $p = 0,005$) resultaron especies cuyos fracasos superaban a los éxitos de captura. Las restantes cinco especies no presentaron diferencias en sus intentos de captura de presas (Fig. 5).

Discusión

La disponibilidad de sustrato en una zona que se ve afectada por las mareas dependerá completamente de cuánto oscilen éstas. Durante el período de estudio las mareas bajas no estuvieron en su pico más bajo y, en general, se mantuvieron más altas de lo normal. Esto influyó

en la cantidad disponible de cada tipo de sustrato, siendo el inundado el más abundante (Burger *et al.* 1977, Fleischer 1983).

A pesar de que el sustrato inundado fue el más disponible, las aves del manglar en general utilizaron el sustrato de fango inundado, esto quizás porque este tipo de sustrato ofrece una mayor variedad y abundancia de presas (Withers y Chapman 1993). Burger *et al.* (1977) encontraron que el tipo de hábitat donde se daba una mayor segregación espacial entre especies era el fango inundado, el cual abarcaba la diversidad más grande de microhábitas. Ellos también encontraron que era en este tipo de sustrato donde se daban las atracciones sociales intraespecíficas, lo cual podría estar ocurriendo en este caso.

En cuanto al uso de hábitat por especie, *B. virescens*, *E. caerulea*, *C. semipalmatus*, *E. albus* y *N. phaeopus*, mostraron una preferencia por el fango inundado lo cual puede deberse a que el tipo de presas que éstas especies prefieren se encuentran principalmente en éste sustrato (Burger *et al.* 1977). Además, especies como *E. albus* y *N. phaeopus* son de hábitats acuáticos con barro blando en donde se les facilita hundir el pico para buscar presas (Stiles y Skutch 1995). Por otra parte, los resultados obtenidos para *A. interpres* concuerdan con lo citado por Stiles y Skutch (1995), quienes describen a dicha especie como una ave que frecuenta las costas arenosas o rocosas, donde va volteando conchas, piedras y desechos en busca de presas. En el caso de *E. thula*, la cual únicamente no prefirió la roca y la raíz, se debe a razones alimenticias ya que esta especie se alimenta principalmente de peces los cuales no se encuentran en los sustratos antes citados (Ramo y Busto 1993, Stiles y Skutch 1995). Finalmente, *A. macularia* que mostró igual grado de preferencia por tres tipos de sustratos disponibles, y *C. mauri* que no presentó preferencias por ninguno se puede deber a que son especies generalistas, capaces de alimentarse de gran variedad de presas tales como moluscos, crustáceos, insectos y peces, así como de usar y explotar diversos hábitats acuáticos y sustratos (Pereira 1990, Stiles y Skutch 1995).

La mayoría de especies utilizaron el manglar para forrajear porque los individuos deben aprovechar las horas de marea baja para buscar su alimento, ya que durante la marea alta, al estar todo inundado, les resulta imposible buscar sus presas; y se encuentran descansando sobre los árboles del manglar, rompe olas, techos de botes, o bien vuelan a otros sitios para descansar. La mayoría de estudios realizados con aves playeras en estuarios, manglares y playas hablan de estos como sitios de alimentación y forrajeo durante los períodos de marea baja (Colwell y Oring 1988, Ramo y Busto 1993, Withers y Chapman 1993). El hecho de que *L. atricilla* haya sido la única especie que utilizó más el manglar para percharse que para forrajear se explica porque esta especie obtiene gran parte de su alimento en el mar y utiliza las costas para descansar (Stiles y Skutch 1995).

La mayoría de especies analizadas, con excepción de *A. interpres* y *C. mauri* mostraron preferencias por el fango inundado para forrajear, lo cual se puede deber a las razones mencionadas anteriormente sobre las ventajas alimenticias que ofrece el fango inundado, tal como una mayor actividad de presas, entre las que se incluyen moluscos, crustáceos, insectos y peces (Stiles y Skutch 1995). Además los sustratos como roca y raíz, son poco preferidos, porque en el caso del primero éste se seca rápidamente al bajar la marea, por lo que organismos como anélidos y bivalvos se entierran mucho y se vuelven poco accesibles para las aves; y en caso de la raíz este sustrato presenta gran cantidad de troncos y hojas lo que dificulta la captura de presas. Otro factor que puede influir en la preferencia del fango inundado y no de sustratos como roca y raíz es la poca penetrabilidad de dichos sustratos, lo cual es determinante en la alimentación de especies como *E. albus* y *N. phaeopus* (Pereira 1990).

Las técnicas de forrajeo utilizadas por las diez especies observadas muestran que el comportamiento de alimentación varía de acuerdo a características morfológicas del ave (ej. el tipo de pico), a la disponibilidad de alimento y a la competencia (Kushlan 1978). Por ejemplo, especies como *E. albus* y *N. phaeopus* no forrajea visualmente, sino que utilizan el tipo de pico para buscar principalmente cangrejos y otros invertebrados mediante la técnica de prueba. Por el contrario, las garzas se caracterizan por una búsqueda visual de presas y todas las especies estudiadas aquí presentaron un patrón general de caminar, esperar y picotear, lo cual es de esperar ya que se alimentan de presas muy similares. Sin embargo, *E. thula* mostró un comportamiento adicional, el palmoteo, el cual es típico de la especie (Stiles y Skutch 1991, Ramo y Busto 1993).

La cantidad de datos con respecto al tipo de presas consumidas por las especies estudiadas resultaron insuficientes para establecer patrones generales. Sin embargo, lo observado coincide con lo citado en la literatura sobre la dieta de cada especie, la cual, como se mencionó anteriormente, puede estar influenciada por características morfológicas de las especies e incluso por la disponibilidad de alimento (Burger *et al.* 1977, Kushlan 1978, Stiles y Skutch 1995).

En cuanto al éxito de forrajeo, las especies que no mostraron diferencias significativas entre el número de fracasos y el de éxitos (Fig. 5) probablemente es porque tienen una flexibilidad en el uso de diferentes técnicas y sustratos. En el caso de, *E. albus*, *E. thula*, *N. phaeopus* y *C. semipalmatus*, que tuvieron un número mayor de fracasos que de éxitos, se puede deber a un aumento en la abundancia de especies que comen las mismas presas. Además, la presencia de otras especies con diferentes dietas puede crear una perturbación en el hábitat usado por las especies mencionadas anteriormente, afectando su eficiencia para capturar de presas. Por ejemplo, *C. semipalmatus*, quien tuvo la mayor cantidad de fracasos, puede deberse a que forrajea en bandadas mixtas (Pereira 1990, Stiles y Skutch 1991). Finalmente, *B. virescens* fue la única especie que tuvo un número mayor de éxitos que de fracasos (aproximadamente un 89 % de éxitos), lo cual se puede deber tanto a la técnica utilizada como al comportamiento de forrajear en solitario o en parejas, lo que produce un aumento en la disponibilidad de presas (Pereira 1990, Stiles y Skutch 1991).

Agradecimientos

A Federico Bolaños, Jeffrey Sibaja y Marco Barquero por la ayuda brindada en el análisis estadístico. A Luis Sandoval por las sugerencias para la metodología de trabajo y a Ana Gloria Guzmán por su ayuda en los muestreos.

Referencias

- Aguilar, F. y C. Ugalde. 1995. Comparación del éxito de forrajeo y ocupación del hábitat de tres especies de garza en el manglar de Golfito, Puntarenas. En F. Bolaños y D. Briceño(eds.). Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado.
- Barrantes, G. & A. Pereira. 1992. Abundancia y fluctuaciones de aves limícolas (Chradriiformes) en una playa fangosa de Chomes, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 40:303-307.
- Boettcher, R., S.M. Haig, & W.C. Bridges, Jr. 1995. Habitat-related factors affecting the distribution of nonbreeding american avocets in coastal South Carolina. *The Condor* 97:68-81.

- Burger, J., M.A. Howe, D.Caldwell Hahn & J. Chase. 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. *The Auk* 94:743-758.
- Colwell, M.A. & L.W. Oring. 1988. Habitat use by breeding and migrating shorebirds in southcentral Saskatchewan. *Wilson Bull.* 100:554-566.
- Fleischer, R.C. 1983. Relationships between tidal oscillations and ruddy turnstone flocking, foraging, and vigilance behavior. *The Condor* 85:22-29.
- Irons, D.B. 1998. Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology* 79:647-655.
- Kushlan, J.A. 1979. Feeding ecology and prey selection in the White Ibis. *The Condor* 81:376-389.
- Pereira, A. 1990. Ecología de la alimentación de los correlimos (Aves: Scolopacidae) de una playa fangosa del Golfo de Nicoya, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 92 p.
- Ramo, C. & B. Busto. 1993. Resource use by herons in a Yucatan wetland during the breeding season. *Wilson Bull.* 105:573-586.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 1995. Guía de Aves de Costa Rica. INBio. Heredia, Costa Rica. 686 p.
- Withers, K. & B.R. Chapman. 1993. Seasonal abundance and habitat use of shorebirds on an Oso Bay mudflat, Corpus Christi, Texas. *J. Field Ornithol.* 64:382-392.

Cuadro 1. Cantidad de individuos de cada especie según el tipo de sustrato y la actividad desarrollada (F = forrajeando, P = perchando) en el manglar Llano Bonito. Se incluye el promedio (Prom), la desviación estándar (DE) y el total de individuos (N) de cada especie por sustrato.

Especie	Sustrato / Actividad														
	Fango		Prom. ± DE (N)	Fango Inun.		Prom. ± DE (N)	Inundado		Prom. ± DE (N)	Roca		Prom. ± DE (N)	Raíz		Prom. ± DE (N)
	F	P		F	P		F	P		F	P		F	P	
Familia Ardeidae															
<i>Ardea alba</i>	0	0	0	0	0	0	2	4	0,37 ± 0,01(6)	0	0	0	0	0	0
<i>Ardea herodias</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0,05 ± 0,00(1)	0	0	0	0	0	0
<i>Butorides virescens</i>	6	2	0,98 ± 0,02(8)	16	1	1,67 ± 0,03(17)	3	0	0,17 ± 0,01(3)	0	1	0,14 ± 0,01(1)	1	0	0,14 ± 0,01(1)
<i>Egretta caerulea</i>	14	3	2,66 ± 0,09(17)	120	27	13,76 ± 0,2(147)	40	2	2,4 ± 0,04(42)	0	0	0	0	0	0
<i>Egretta thula</i>	8	2	1,69 ± 0,05(10)	8	2	2,2 ± 0,04(24)	10	1	0,64 ± 0,01(11)	1	0	0,14 ± 0,01(1)	1	2	0,42 ± 0,02(3)
<i>Egretta tricolor</i>	1	0	0,21 ± 0,01(1)	6	0	0,66 ± 0,02(6)	9	4	0,65 ± 0,02(13)	0	0	0	0	0	0
Familia Cathartidae															
<i>Cathartes aura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0,14 ± 0,01(1)	0	0	0
Familia Charadriidae															
<i>Charadrius semipalmæ</i>	1	0	0,14 ± 0,01(1)	3	0	0,19 ± 0,01(3)	0	0	0	5	0	0,9 ± 0,03(5)	0	0	0
<i>Charadrius wilsonia</i>	5	1	0,83 ± 0,03(6)	3	2	0,38 ± 0,01(5)	0	0	0	3	2	0,97 ± 0,04(5)	0	0	0
Familia Falconidae															
<i>Milvago chimachima</i>	1	0	0,42 ± 0,03(1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Familia Icteridae															
<i>Quiscalus mexicanus</i>	2	1	0,31 ± 0,01(3)	1	2	0,17 ± 0,01(3)	1	0	0,03 ± 0,00(1)	15	4	2,64 ± 0,08(19)	0	0	0
Familia Laridae															
<i>Larus atricilla</i>	0	2	0,35 ± 0,02(2)	0	3	0,26 ± 0,01(3)	4	1	0,23 ± 0,01(5)	1	8	1,25 ± 0,04(9)	0	0	0
Familia Scolopacidae															
<i>Actitis macularia</i>	28	1	3,27 ± 0,07(29)	40	2	3,77 ± 0,07(42)	2	0	0,1 ± 0,00(2)	17	0	2,64 ± 0,05(17)	0	0	0
<i>Arenaria interpres</i>	0	1	0,1 ± 0,01(1)	7	0	0,64 ± 0,04(7)	4	0	0,24 ± 0,01(4)	24	3	4,1 ± 0,1(27)	0	0	0
<i>Calidris alba</i>	1	0	0,1 ± 0,01(1)	0	1	0,08 ± 0,01(1)	0	0	0	1	0	0,14 ± 0,01(1)	0	0	0
<i>Calidris mauri</i>	32	0	4,44 ± 0,18(32)	49	1	4,8 ± 0,13(50)	1	0	0,06 ± 0,00(1)	1	0	0,14 ± 0,01(1)	10	4	1,94 ± 0,1(14)
<i>Catoptrophorus semip</i>	2	0	0,16 ± 0,01(2)	30	1	2,62 ± 0,05(31)	7	0	0,35 ± 0,01(7)	2	2	0,56 ± 0,02(4)	0	0	0
<i>Limnodromus griseus</i>	1	0	0,1 ± 0,01(1)	8	0	0,73 ± 0,02(8)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Numenius phaeopus</i>	4	0	0,69 ± 0,02(4)	22	0	1,98 ± 0,03(22)	6	1	0,33 ± 0,01(7)	0	1	0,14 ± 0,01(1)	0	0	0
Familia Threskiornithidae															
<i>Eudocimus albus</i>	14	0	2,53 ± 0,1(14)	53	1	5,36 ± 0,08(54)	7	0	0,45 ± 0,02(7)	0	0	0	1	4	0,69 ± 0,03(5)
<i>Platalea ajaja</i>	0	2	0,31 ± 0,02(2)	0	0	0	6	0	0,65 ± 0,02(6)	0	0	0	0	0	0
Familia Tyrannidae															
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0,42 ± 0,02(3)	0	0	0

Cuadro 2. Número de individuos de cada especie según la técnica de forrajeo realizada en el manglar Llano Bonito.

Especie	Técnica*						
	Ca	P	E	Pr	B	Pa	C
<i>A. alba</i>	1	1	1	0	0	0	0
<i>A. interpres</i>	1	1	0	1	0	0	0
<i>A. macularia</i>	1	1	0	0	0	0	5
<i>B. virescens</i>	6	6	6	0	0	0	0
<i>C. semipalmatus</i>	3	2	0	3	0	0	1
<i>E. albus</i>	10	3	0	10	7	0	0
<i>E. caerulea</i>	18	18	16	0	0	0	0
<i>E. thula</i>	10	10	8	0	0	6	0
<i>E. tricolor</i>	3	3	2	0	0	0	0
<i>N. phaeopus</i>	7	2	0	7	0	0	1
Total	60	47	33	21	7	6	7

* Ca = Camina, P = Picoteo, E = Espera, Pr = Prueba, B = Barrida, Pa = Palmoteo y C = Carrera con picoteo.

Cuadro 3. Combinación de técnicas de forrajeo y número de individuos de cada especie según la combinación de técnicas de forrajeo realizada en el manglar Llano Bonito.

Especie	Técnica*										Total
	CaEP	CaP	CaPaEP	CaPPr	CaPPrB	CaPr	CaPrB	ECaP	C	CPr	
<i>A. alba</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>A. interpres</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>A. macularia</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	6
<i>B. virescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	6
<i>C. semipalmatus</i>	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	4
<i>E. albus</i>	0	0	0	0	3	3	4	0	0	0	10
<i>E. caerulea</i>	16	2	0	0	0	0	0	0	0	0	18
<i>E. thula</i>	2	2	6	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>E. tricolor</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>N. phaeopus</i>	0	1	0	1	0	5	0	0	0	1	8
Total	21	7	6	4	3	9	4	6	6	1	67

* Ca = Camina, P = Picoteo, E = Espera, Pr = Prueba, B = Barrida, Pa = Palmoteo y C = Carrera con picoteo.

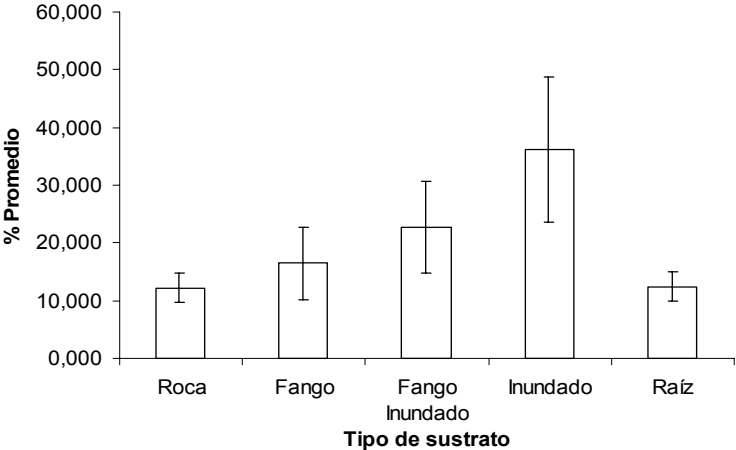


Figura 1: Porcentaje promedio y desviación estándar de la disponibilidad de cada tipo de sustrato durante el periodo de estudio en el manglar Llano Bonito.

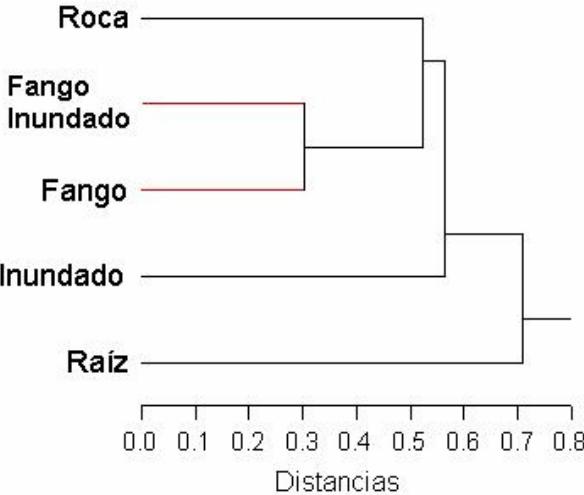


Figura 2: Análisis de grupos basado en presencia / ausencia de especies en cada tipo de sustrato del manglar Llano Bonito.

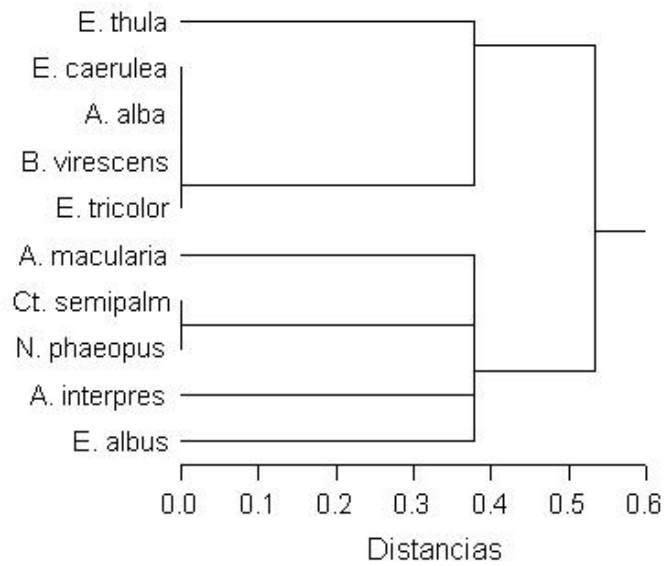


Figura 3: Análisis de grupos basado en presencia / ausencia de las técnicas de forrajeo en las aves del manglar Llano Bonito.

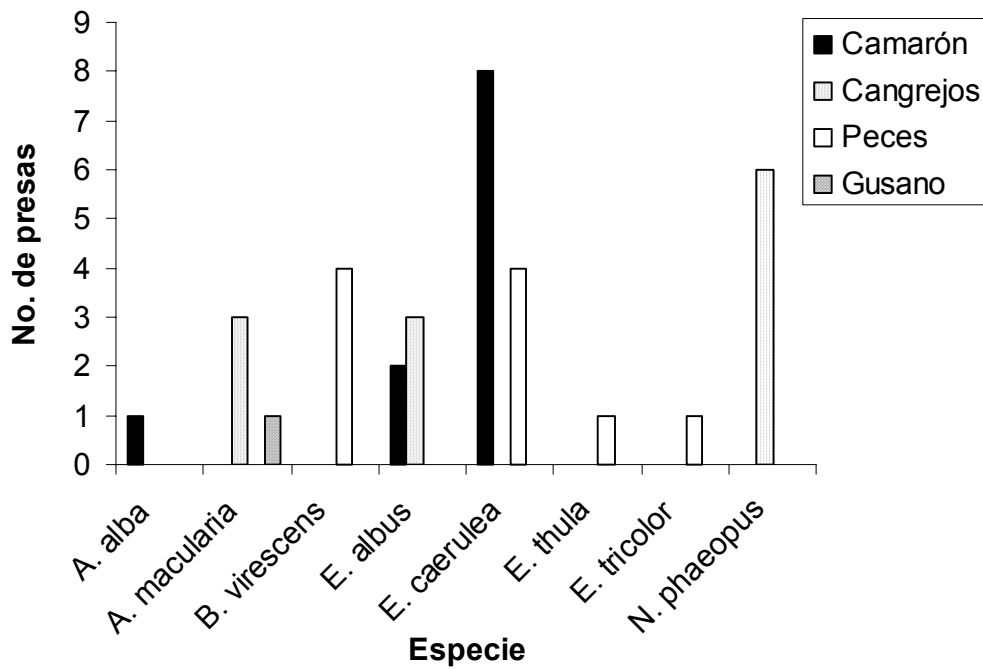


Figura 4: Cantidad y tipo de presas consumidas por cada especie en el manglar Llano Bonito.

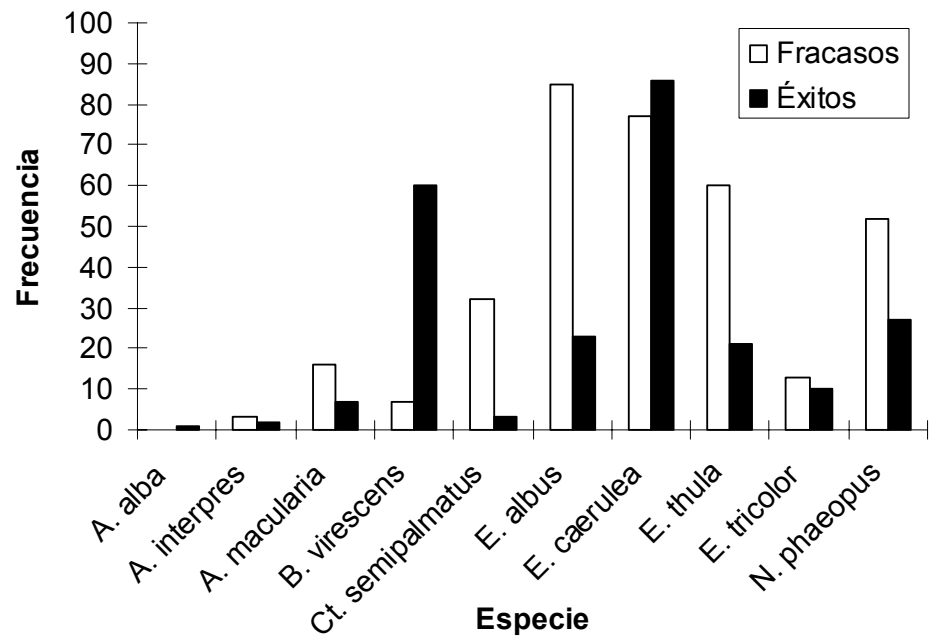


Figura 5: Comparación entre el número de éxitos y fracasos de cada especie en el manglar Llano Bonito.

Actividad e interacciones de reinas y obreras en un nido de la avispa *Chartegellus aztecus* (Vespidae: Polistinae: Epiponini)

Laura Chavarría Pizarro

Los nidos de himenópteros sociales están adaptados para proveer a la colonia un sitio en el cual vivir, protege contra depredadores y parásitos y genera un ambiente adecuado para el desarrollo de las larvas y adultos (Jeanne, 1996). Cuando las colonias maduras albergan de 100 a 200 adultos y presentan unas 1000 celdas o más se suelen construir varios panales dentro del nido (Hanson y Gould En preparación).

El trabajo dentro del nido está organizado y se puede separar en: a) el trabajo reproductivo (exclusivo de la reina que solo se encarga de poner los huevos) y b) el trabajo de obreras, en el cual puede haber división de labores (Hanson y Gould En preparación). Esta división de labores incluye dos componentes: los cambios de comportamiento (el politeísmo) relacionados con la edad y la especialización individual de labores (Carpenter *et al*, En preparación). El politeísmo implica que las obreras más jóvenes realizan labores dentro del nido y las de mayor edad se encargan de las labores fuera de este. El politeísmo también puede estar asociado a interacciones de dominancia de las obreras de mayor edad sobre las más jóvenes (West-Eberhard 1969, citada en Hanson y Gould En preparación).

En los Polistinae las diferencias morfológicas entre las reinas y las obreras no son ni tan regulares ni tan marcadas, las reinas se pueden distinguir por que tienen esperma en su espermateca, sus ovarios están más desarrollados, y por su comportamiento (Wilson, 1971). Las obreras muchas veces se mantienen en una posición subordinada por los comportamientos agresivos que se dan por parte de la hembra que pone los huevos (Hanson y Gould En preparación). Las reinas atacan otras obreras para suprimirlas del trabajo reproductivo (Strasmann et al 2002, citado en Queller y Tóth 2002).

Sin embargo se pueden dar conflictos entre reinas y obreras por la oviposición que incluye la agresión directa (Ratnieks y Visscher 1989, citado en Queller y Tóth 2002). Los conflictos por la puesta de huevos de machos, se dan por que las obreras están mayormente relacionadas con sus propios hijos que con los de otros individuos en la colonia (Queller y Tóth 2002), por lo tanto prefieren poner huevos ellas mismas.

El objetivo de este trabajo fue determinar las posibles interacciones entre reinas y obreras, y las interacciones entre las obreras, así como determinar las labores que llevan ambos grupos llevan a cabo en el nido.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en la Refugio de Vida Silvestre de Golfito, en el sector del Naranjal, los días 16-18, 22-24 y 28-31 de Enero del 2005; se muestrearon ocho mañanas en períodos de las siete y media hasta las doce, y siete tardes de dos a cinco. Trabajé con un nido ubicado en la pared de una construcción, el cual se abrió para observar la actividad de las avispas en los diferentes períodos; también se grabó la actividad de dos tardes y dos mañanas con una cámara de video, grabando tres partes (base, medio, arriba) del nido diferentes por 10 minutos cada una.

Se marcaron casi todos los individuos de la colonia. Para determinar cuáles avispas eran reinas se marcaron con una mancha blanca en el tórax, las que se observaron ovipositando; para observar esto se removieron varios huevos de las celdas, para dejarlas vacías para la oviposición.

Cada reina se observó cinco minutos en un período de siete horas y veinte minutos en cinco mañanas, y nueve horas y veinte minutos en cinco tardes. Se anotaron los siguientes datos: número de reina, número de panal, si realizaba trofalaxis con las obreras de casa o las obreras forrajeras, si agredían a las obreras, si mostraban más bien sumisión, la reacción ante otras reinas, si ovipositaban, y que actividad realizaban: caminar, esconderse, estar quietas o revisar celdas.

Las obreras se separaron en las que trabajaban en el nido (“de casa”) y las que salían a forrajear. Se identificaron de la siguiente forma: las que trabajaban en construcción o en los panales (Const), las que solo forrajeaban material (Material), las forrajeras que traían agua al nido (Aguateras), las que forrajeaban material y también podían construir (Const y material), las que además de trabajar en el nido presentaban canibalismo hacia las larvas (Const caníbal), las que forrajeaban agua y trabajan en construcción (Const aguateras), forrajeaban tanto agua como material (Aguateras y material), en las que solo se observó en canibalismo (caníbal).

Se observaron diferentes obreras durante dos minutos, en períodos de catorce horas en cuatro mañanas y cinco horas y media en dos tardes. Se anotaron los siguientes datos: si presentaba canibalismo, si construía, si estaba sobre el panal y que hacía (comer, limpiarse, nada, caminar o revisar celdas), si era forrajera: si forrajeaba material o agua, si realizaban trofalaxis, y si hacían otra actividad como caminar o esperar en la base o comer.

Como el esfuerzo de muestreo fue diferente para los dos períodos, los datos originales se corrigieron de acuerdo al esfuerzo realizado, para comprender el por qué de las pruebas estadísticas. Los datos se analizaron por medio de chi-cuadrados de bondad y ajuste, y tablas de contingencia.

Resultados

El nido constaba de ocho panales sostenidos a la pared por un pedicelo, con una cobertura que lo tapaba totalmente y una entrada en la parte inferior en forma de tubo. Se encontraron cuatro reinas en el nido, no se observaron diferencias en cuanto al uso de los panales por las reinas ($\chi^2 = 4.400$, $gl = 6$ $p = 0.620$), sin embargo, se observaron más en los panales 2, 3, 4 y 5 (fig. 1). En total se observaron 15 ataques de reinas a otros individuos, siendo igual el ataque a reinas (6) que a obreras (9) ($\chi^2 = 0.600$ $gl = 1$ $p = 0.439$). Se observó que las reinas prefieren estar solas en un panal, que estar acompañada de otra reina (A= $\chi^2 = 35.913$ $gl = 3$ $p < 0.001$, B= $\chi^2 = 69.033$ $p < 0.001$, C= $\chi^2 = 75$ $p < 0.001$, D= $\chi^2 = 44$ $p < 0.001$) (fig. 2). Cuando están acompañadas, las reinas A ($\chi^2 = 0.824$ $gl = 3$ $p = 0.227$), B ($\chi^2 = 4.333$ $gl = 3$ $p = 0.228$) y D ($\chi^2 = 4$ $gl = 3$ $p = 0.261$) no tiene preferencias por estar con alguna de las otras reinas, pero C prefiere estar con B y A, pero no con D (C= $\chi^2 = 8.400$ $p = 0.040$ $gl = 2$) (fig. 2).

Se encontraron diferencias entre las actividades realizadas en el nido por las reinas y las obreras. Las segundas realizan más trofalaxis, caminan, revisan y están sin hacer nada más tiempo; mientras que las reinas son más agresivas ($\chi^2 = 112.789$ $gl = 4$ $p < 0.001$) (fig. 3). Las obreras realizan además otras actividades que las reinas no hacen, como se ve más adelante.

Las siete actividades que realizaban las reinas son: caminar, esconderse, ovipositar, hacer trofalaxis, revisar celdas, atacar y no hacer nada. Se observó que pasan la mayor parte del tiempo haciendo trofalaxis y caminando ($\chi^2 = 66.305$, $gl = 5$ $p < 0.001$), y una menor parte ovipositando (fig. 3); sin embargo las celdas siempre tenían huevos. Se observó que una reina no realiza una actividad más que las otras ($\chi^2 = 9.41$, $gl = 12$, $p = 0.66$) (Fig. 4). Hay mayor actividad de trofalaxis, caminar y esconderse en la mañana que en la tarde (Trofalaxis= $\chi^2 = 4.068$ $gl = 1$ $p =$

0.043, Caminar $\chi^2= 7.009$ $p= 0.008$, Escondarse $\chi^2= 7.161$ $p= 0.007$) (fig. 5). La revisión de celdas y el no hacer nada se daba de igual forma en los dos períodos ($\chi^2= 2.46$ $gl=1$ $p= 0.11$, $\chi^2= 0.32$ $p= 0.57$) (fig. 5).

No se encontró trofalaxis entre reinas. Se observó que con las obreras hay más trofalaxis con las de casa (en 78 oportunidades) que con las forrajeras (4) ($\chi^2= 66.8$ $gl=1$ $p< 0.001$). La oviposición se observó solamente once veces (en A:2, B:1, C:5, D:3). Antes de ovipositar las reinas caminan rápidamente entre los panales revisando celdas, cuando escogían una celda, introducía su cuerpo y lo sacaba de la misma por dos minutos; luego introducía el abdomen y ovipositaba. Se duraba un promedio por 40.6 segundos ($s= 3.3$), y luego se queda afuera de la celda introduciendo el cuerpo y sacándolo por un promedio de 13 minutos ($s= 9.83$).

Se distinguieron tres grupos de obreras: 1) las forrajeras, que se dividen en forrajeras de agua y de material; 2) las de casa que se encargan de labores como construcción, cuidado de los nidos, recibir material de las forrajeras y defensa del nido; 3) las que permanecen quietas sin hacer nada en un determinado sector del panal. Se observó que una obrera podía realizar más de una actividad y pertenecer a dos grupos. Habían dos grupos de obreras construyendo; las constructoras de casa (Const) construyen más que las forrajeras constructoras (Const material) ($\chi^2= 105.653$ $gl= 1$ $p< 0.001$) (cuadro 1). No se encontraron diferencias en los comportamientos de bajar a la base o esperar el material, y de macerar o no macerar ($\chi^2= 1.964$, $gl=1$ $p= 0.161$) (fig. 6).

Se observaron cuatro tipos de obreras trabajando en los panales, sin embargo las de casa (Const) eran las que estaban mayormente presentes ($\chi^2= 424.609$ $gl=3$ $p< 0.001$) (cuadro 1). Éstas se encontraban mayormente en los nidos revisando celdas y caminando ($\chi^2= 89.194$ $gl= 4$ $p< 0.001$) (fig. 7). Las de casa “Const” también son las que mayormente hacen otras actividades en el nido como: permanecer en la base, caminar, recibir los materiales de las forrajeras y hacer nada ($\chi^2= 1361.099$ $gl= 6$ $p< 0.001$) (cuadro 2); se observaron más caminando y sin hacer nada ($\chi^2= 264.909$ $gl= 4$ $p< 0.001$) (cuadro 2).

Las obreras “Const” son las que más realizaban trofalaxis ($\chi^2= 368.262$ $gl= 3$ $p< 0.001$) (cuadro 1). Se observaron diferencias entre el número de obreras ociosas en la mañana y en la tarde ($\chi^2= 15.706$ $gl= 1$ $p< 0.001$) (fig. 8). En las otras actividades no se encontraron diferencias entre la mañana o en la tarde ($\chi= 7.54$ $gl= 1$ $p> 0.001$, $\chi= 0.93$ $p= 0.33$, $\chi= 3.05$ $p= 0.08$) (fig. 8). Algunas obreras presentaban un comportamiento de canibalismo, sacaban larvas de las celdas y se las comían entre una o tres obreras. Hay dos tipos “Const caníbal” que trabajaban en el nido y “Caníbal” que solo comían larvas, no se encontraron diferencias de canibalismo entre éstas ($\chi^2= 0.818$ $gl=1$ $p= 0.37$) (cuadro 5).

Se observó que se forrajea más material, que agua ($\chi^2= 8.113$ $gl=1$ $p= 0.004$) (cuadro 3). Las forrajeras de material realizan más cantidad de trofalaxis, que las de agua ($\chi^2= 41.525$ $gl= 1$ $p< 0.001$) (cuadro 3). De los cuatro tipos de forrajeras de agua, las que forrajeaban más eran las de tipo “Aguateras” ($\chi^2= 49.364$ $gl= 3$ $p< 0.001$) (fig. 9). De los tres tipos de forrajeras de material, las “Const material” eran las que más actividad presentaban ($\chi^2= 30.143$ $gl= 2$ $p< 0.001$) (fig. 9). No hay diferencias entre el número de forrajes de agua y de material observadas en la mañana y en la tarde ($\chi^2= 0.07$ $p= 0.79$, $\chi= 0.13$, $\chi= 0.13$ $p=0.72$) (fig. 10).

Discusión

Posiblemente las reinas no mostraron preferencias por un panal en particular (fig. 1), por que las reinas no tienen territorios definidos dentro del nido y depositan sus huevos en las celdas

que estén disponibles. Los comportamientos agresivos hacia las obreras posiblemente se dan para mantener la dominancia en la puesta de huevos, y garantizarse así el poseer la mayor parte de los mismos (Wilson 1971). Los comportamientos agresivos entre reinas se pueden deber al establecimiento de una jerarquía relacionada directamente con el éxito reproductivo, el cual está determinado por la cantidad de huevos; la reina de mayor rango tiene los ovarios más desarrollados y deposita el mayor número de huevos (Hanson y Gould, En preparación). Por esta razón probablemente las reinas evitan estar en un mismo panal, para evitar conflictos.

Las diferencias en las labores del nido realizadas por reinas y obreras se puede deber a que las reinas están encargadas del trabajo reproductivo únicamente (Hanson y Gould En preparación). En cuanto a las reinas no se encontró una división de trabajo en esta casta porque todas van a estar encargadas de efectuar la labor reproductiva (fig 5).

Probablemente se observó menos oviposición (fig. 3), por el tipo de manipulación que se le dio al nido, que pudo haber afectado el comportamiento durante las horas de observación. Debido a que siempre había huevos en las celdas a pesar de la destrucción de los mismos.

El comportamiento de caminar se pudo dar con mayor frecuencia para aumentar el comportamiento de trofalaxis (fig. 3), lo que intensifica la comunicación de las reinas con las obreras y la obtención de alimento; también puede estimular la actividad de las obreras (P. Hanson, com. pers.). El comportamiento de caminar y hacer trofalaxis es más frecuente en la mañana, esto se puede deber a que una temperatura mayor estimula su actividad, en la tarde la temperatura es menor, por lo que hay menos actividad (fig. 4).

Las reinas probablemente no hacen trofalaxis con otras reinas, debido a que esto no aumentaría su éxito reproductivo (Wilson 1971). Con las obreras, se hace más trofalaxis con las de casa, debido a que las forrajeras pasan la mayor parte de su tiempo fuera del nido y no se encargan de repartir el alimento (Hanson y Gould, En preparación).

El que un menor número de obreras se encargarán de dos labores (cuadros 4, fig. 9) puede deberse a que esas obreras posiblemente están pasando por una etapa de transición de labores de casa a forrajeo (O' Donnell y Jeanne 1993, citado en Carpenter *et al*, En preparación). Las obreras del grupo "Const" pueden ser más jóvenes, por lo que se quedan realizando labores dentro del nido (cuadro 1), y las "Material" y "Aguateras" pueden ser de mayor edad por lo que solo se dedican a forrajear (Hanson y Gould, En preparación) (fig. 9).

Las obreras de construcción, posiblemente tienen flexibilidad en la manipulación del material (fig. 6) como una respuesta a los cambios que se dan en el nido. Al haber un daño en el nido, el número de obreras trabajando en la construcción pudo aumentar en respuesta a una mayor actividad de construcción (Jeanne 1996), y por lo tanto algunas repartidoras se iban a construir, en lugar de llevar el material a las otras constructoras.

Las obreras que se encontraron sobre el panal posiblemente eran un subgrupo dedicado a la revisión de celdas para el cuidado de las crías. Probablemente también pasaban mucho tiempo caminando para llevar alimento a los adultos y a las larvas (Hanson y Gould, En preparación) (fig. 7).

Las obreras "Const" realizan más la actividad de caminar y permanecer en la base (cuadro 1) posiblemente para esperar a que lleguen las forrajeras para repartir los materiales y el alimento (Jeanne 1986), y para esperar por su propio alimento. Las que se observaron sin hacer nada pueden ser obreras más viejas y dominantes, que realizan menos labores en el nido (West-Eberhard 1969, citado en Hanson y Gould En preparación), o simplemente pueden ser menos trabajadoras. Se observó un mayor número de obreras ociosas en la mañana que en la tarde (fig. 8), por que el esfuerzo de muestreo por la mañana fue mayor. Sin embargo el hecho de que en las

otras labores del nido se trabajara de igual manera en los dos períodos, demuestra que la casta obrera es muy activa y trabajadora, y que aprovechan las diferentes horas del día de igual manera (fig. 8).

El comportamiento de canibalismo se puede explicar de dos maneras: 1) que las larvas sacrificadas estuvieran infectadas con algún parasitoide y para evitar una infección hacia las otras larvas se eliminaran (W. Eberhard. com. pers.); 2) también se puede deber a conflictos entre las obreras dominantes y las reinas por la puesta de huevos de machos, una obrera va a estar más relacionada con sus propios hijos y menos con los hijos de otras (Queller y Tóth, 2002).

El menor número de forrajeos de agua (fig. 9), puede darse debido a que pocos individuos se encargan de transportar la mayor parte del agua en el nido (Jeanne, 1996). El subgrupo de forrajeras “Aguateras” puede corresponder a este grupo de individuos encargados de efectuar esa labor (fig. 9). Sin embargo, según Jeanne (1996), este comportamiento puede variar de un día a otro y por eso posiblemente se observaron diferentes tipos de forrajeras de agua.

La división de trabajo de las forrajeras de material se puede deber a diferencias de edades, las “Const material” al estar en una etapa de transición de labor son más jóvenes y deben salir más, mientras que las “Material” son más viejas y dominantes por lo que forrajean menos (West-Eberhard 1969, citado en Hanson y Gould, En preparación) (fig. 9). Las “Aguateras material” pueden ser que responden a las necesidades del nido, por lo que varían su actividad de un día a otro (Jeanne 1996).

Las obreras tipo “Const” pudieron presentar más trofalaxis, por ser las encargadas de repartir los alimentos y materiales en el nido. La trofalaxis se observó más en las forrajeras de material (fig. 10) debido a que pueden transportar tanto material como alimento y lo que puede atraer un número mayor de receptoras.

Referencias

- Hanson, P.E y Gould, I.D (eds). 2005. Hymenoptera del Neotrópico. Capítulo 15: Familia Vespidae. American Entomological Institute, Florida.
- Jeanne, R. 1986. The organization of work in *Polybia occidentalis*: costs and benefits of specialization in a social wasp. Behav. Ecol. Sociobiol., 19: 333-341.
- Jeanne, R. 1996. Regulation of nest construction behavior in *Polybia occidentales*. Ani. Behav. 52: 473-488.
- Queller, D y E, Tóth. 2002. Genetic and behavioral conflict over male production between workers and queens in the stingless bee *Paratrigona subnuda*. Behav Ecol Sociobiol. 53: 1-8.
- Wilson, E. O. 1971. The insects societies. Cambridge, Massachussets: Harvard University Press.

Cuadro 1. Actividades realizadas por los diferentes tipos de obreras.

Tipo de Obrera	Construir	Robar	Trofalaxis	Sobre panal
Const	172	0	230	216
Constmaterial	27	0	76	38
Constcanibal	7	7	11	11
Canibal	0	4	8	3
Aguatera	1	0	19	11

Cuadro 2. Otras actividades realizadas en el nido por los diferentes tipos de obreras.

Tipo de Obrera	Estar en Base	Nada	Receptora	Caminar	Total
Const.	17	111	41	158	330
Constmat	7	11	3	23	44
Constcanb	1	5	0	5	11
Aguatera	2	1	1	3	7
Material	0	6	0	14	20
Aguateramat	3	1	0	6	10
Canibal	2	3	0	11	16
Total	32	138	45	220	438

Cuadro 3. Cantidad de forrajeos y trofalaxis hechos por los dos tipos de forrajeras.

Tipo de Forrajera	Número de Forrajeos	Número de Trofalaxis
Aguatera	58	24
Material	93	94

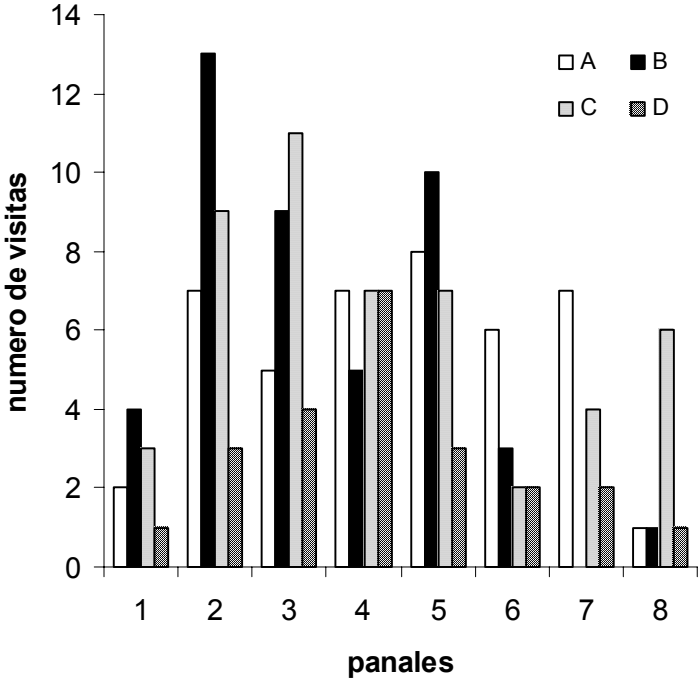


Figura 1: Uso de los panales por las cuatro reinas.

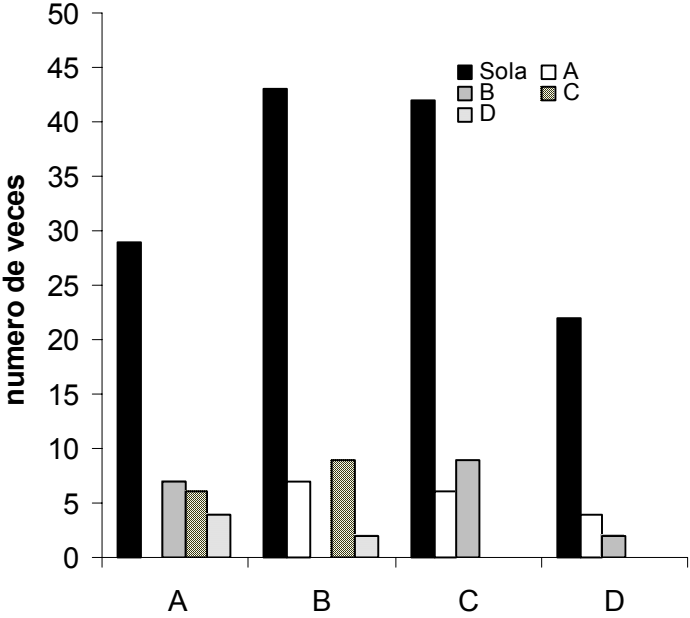


Figura 2. Número de veces que las reinas fueron observadas solas o con otra reina en un panel.

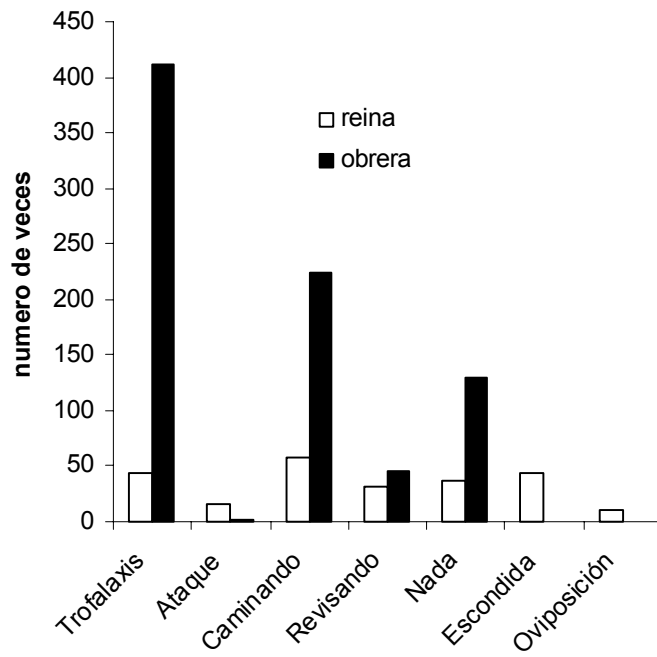


Figura 3: Actividades realizadas tanto por reinas como por obreras en el nido.

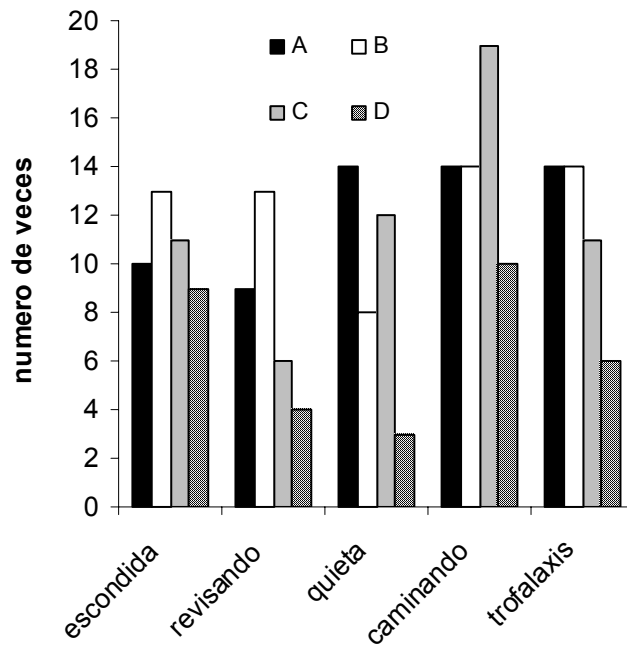


Figura 4: Actividades realizadas por cada reina en el nido.

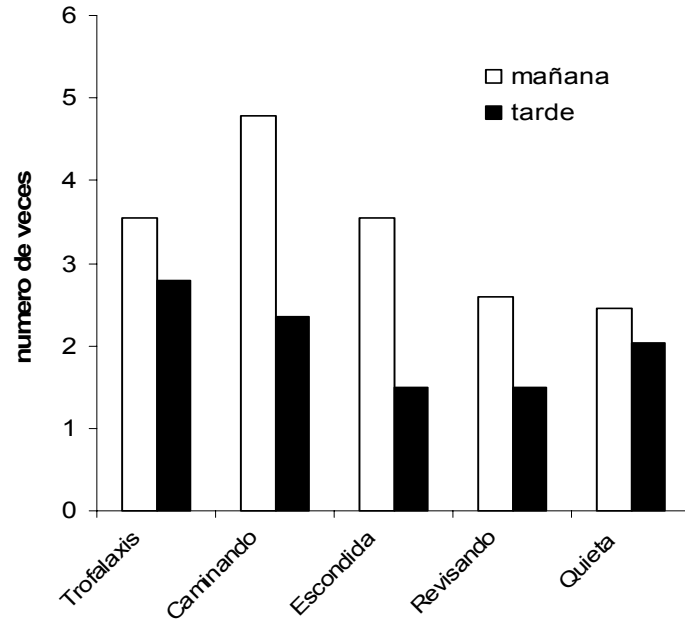


Figura 5: Actividades realizadas por las reinas en la mañana y en la tarde.

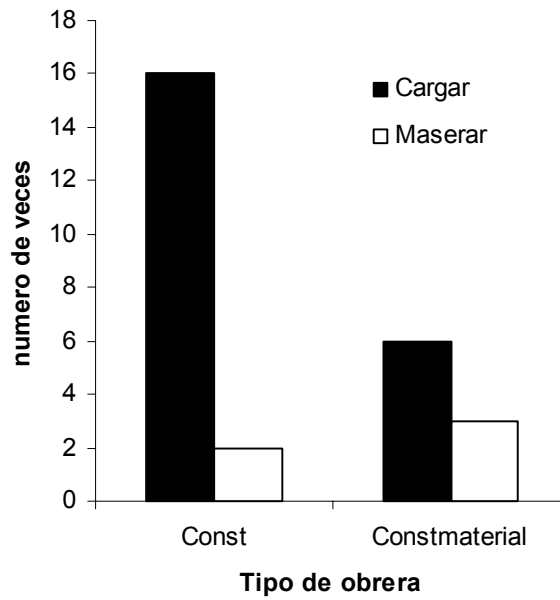


Figura 6: Actividad de macerar o cargar material por las constructoras.

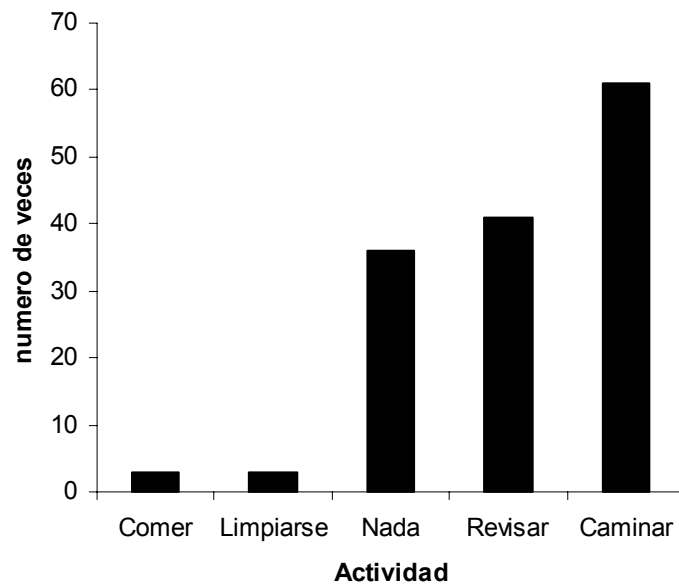


Figura 7: Actividades realizadas sobre el panel por las obreras tipo Const.

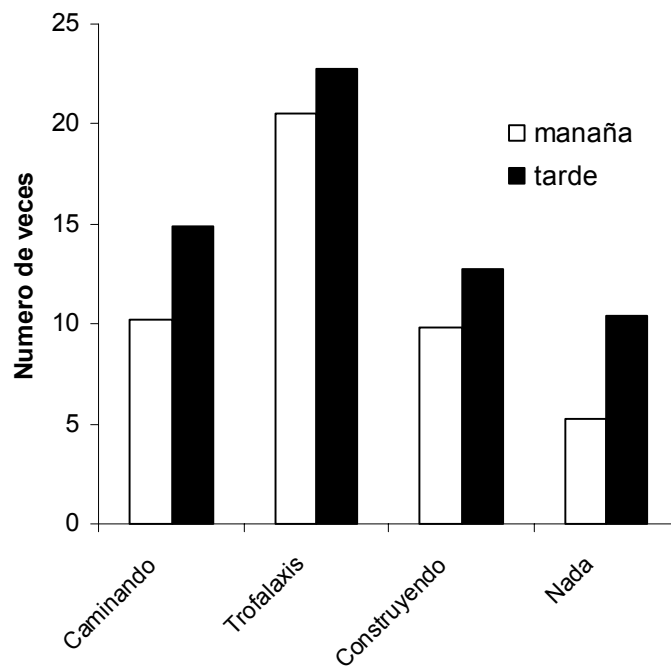


Figura 8: Actividades realizadas por las obreras de casa en la mañana y en la tarde.

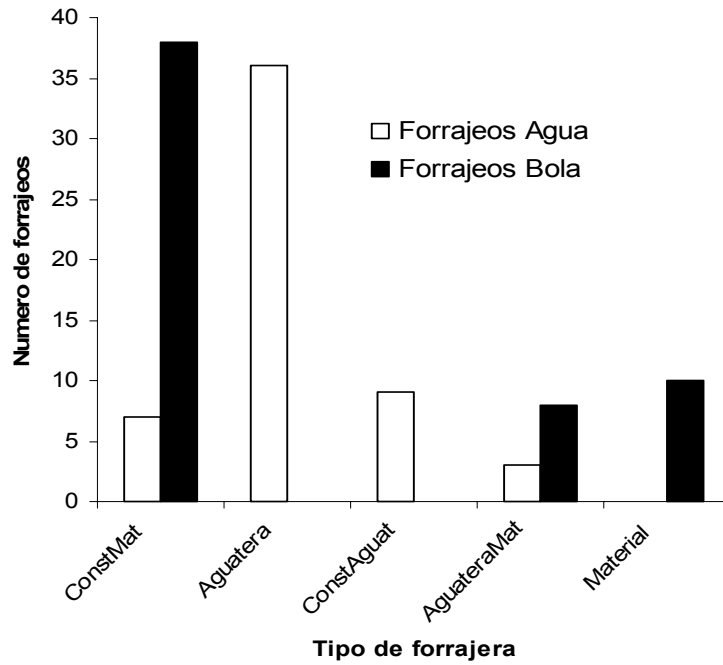


Figura 9: Número de forrajes realizados por las aguateras y las forrajeras de material.

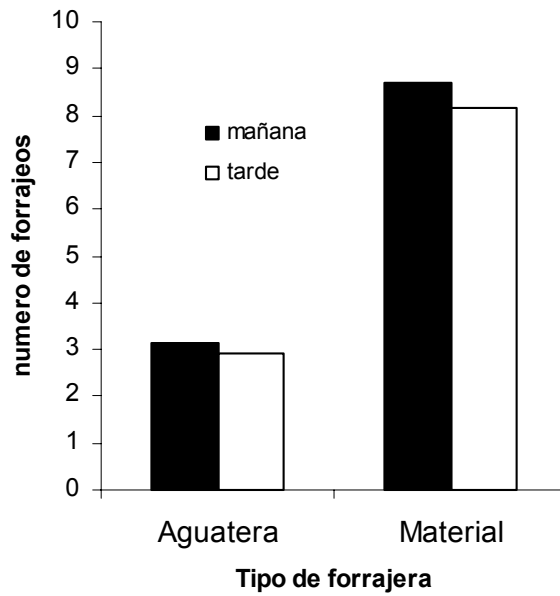


Figura 10: Número de forrajes realizados en la mañana y en la tarde por los diferentes tipos de forrajeras.

Estudio del Comportamiento de Cuido Parental de *Archocentrus sajica*, (Pisces: Cichlidae)

Thiago Cotta Ribeiro

La excepcional diversidad de los cíclidos es elevada a un icono en libros de evolución en biología. Los individuos de la familia Cichlidae, son mayormente distribuidos por lagos y ríos tropicales siendo encontrados en África, Madagascar, sur de India, Centro y Sur Américas y apenas una especie en Norte América (Stiassny y Meyer, 1999). En las Américas existen cerca de 300 especies, mientras que en África, existen más de 400 en el lago Victoria, 300 a 500 en Malawi y cerca de 200 especies en Tanganica.

Muchos factores contribuyen para esta grande diversidad presentada por los cíclidos. Uno de estos tiene que ver con su anatomía, como la presencia de dos juegos de mandíbulas: una en la boca, para chupar, raspar y morder y el otro se encuentra por la garganta para aplastar, macerar, cortar o perforar pedazos de comida. Estas mandíbulas son extremadamente manipulables y adaptables. Una mandíbula puede cambiarse de cortante para trituradora en un mismo período de vida de un individuo, esta es una característica los permite explorar diferentes hábitats. También el marcado dimorfismo sexual, donde los machos son brillantes y coloridos, mientras que las hembras poseen colores más opacas, normalmente son grises o marrones. La diversidad de colores puede tener surgido por la preferencia por parte de las hembras, así en este caso la selección sexual puede estar contribuyendo para la diversificación (Stiassny y Meyer, 1999).

Otro factor que contribuye para la diversidad de esta familia según estos autores, es su comportamiento reproductivo. Todos los cíclidos cuidan de sus hijos por bastante tiempo después de que salen de los huevos. Esta asociación entre padres e hijos resulta en elaborados comportamientos de comunicación. Después, se desarrolla un fascinante mundo de sistemas sociales: poligamias, monogamias y incluso poliginias. Muchas especies utilizan sus cuerpos como cuevas metiendo sus hijos en la boca en momentos de peligro. Este comportamiento limita el tamaño de la población, donde cualquier mutación puede fijarse con más facilidad que en poblaciones grandes.

De acuerdo con (Barta 2002), el cuidado parental, siempre aumenta la supervivencia de las crías, pero eso es costoso para los padres, y debido a ese "trade off", crece un conflicto sexual en cima del cuidado parental. La solución para este conflicto depende de las interacciones entre el macho y la hembra, de los otros animales de la población y de las diferencias individuales entre sexos.

Este trabajo tiene como objetivo principal, comprender la estrategia del cuidado parental utilizada por *Archocentrus sajica*, así como la interacción macho - hembra para realizar tal hecho. Donde fue posible identificar las funciones y diferentes tipos de comportamientos y comunicaciones para situaciones distintas, tanto para el macho como para la hembra.

Materiales y Métodos

Sitio y Especie

Individuos de esta especie, son encontrados en arroyos y riachuelos de poca a mucha velocidad, concentrando por las orillas en regiones con menos corriente. Son peces que tienen preferencia a sustratos de piedras, hojas, arena y grava. Normalmente ponen sus huevos debajo de piedras en regiones de corriente moderada. Poden alimentarse de algas, semillas e insectos

acuáticos. Individuos de ambos los sexos son pardos con la parte de la cabeza azulada, sin embargo presentan un dimorfismo sexual bastante desarrollado, donde el macho es considerablemente mayor que la hembra (Bussing 2002).

El proyecto fue realizado en la quebrada Gamba en Golfito, Costa Rica, en febrero de 2005. El tiempo de cada individuo fue tomado de forma independiente con un cronómetro. Cada vez que un individuo se alejaba de las crías, este era detenido. Al fin de quince minutos, el tiempo marcado en el cronómetro era transformado en un porcentaje. El sustrato donde se encontraban los individuos, fue caracterizado de hojas y de piedras.

En estos quince minutos dedicados a cada individuo, también fueron apuntados el número de veces que comieran y el número de peleas con otros peces.

Cada vez que un individuo mordía un sustrato o dedicaban su tiempo forrajeando levantando hojas era apuntado como una comida. Para cuantificar el número de peleas, fueron apuntados todos los comportamientos hostiles a otros peces. Aún que no hubiese un contacto físico entre los individuos. Los valores de cada periodo de observación, fueron transformados en proporciones de número de veces por minuto para las análisis estadísticas.

Se utilizó ANDEVA de dos vías para estudiar las variables dependientes: peleas por min, comidas por min y tiempo gasto junto a las crías, con las variables independientes con respecto a sexo, sitio y la interacción sitio-sexo.

La pareja número uno se ubica entre las hojas, mientras que la dos y tres por las piedras. Los datos totales agrupados por sexo incluirán un total de 43 observaciones, siendo 21 para hembras y 22 para machos.

También fue utilizada una cámara de video, para documentar algunos de los comportamientos observados en campo.

Resultados

Comportamiento de los peces en el tiempo

Se observó que las hembras pasan un tiempo significativamente mayor con la cría que los machos ($P < 0,000$) (Cuadro 1) en ambos los sustratos de hojas y de piedras. Presentando una tendencia a una diferencia en la interacción sexo-sitio ($P = 0,077$). Entre sitios no hubo ninguna diferencia significativa ($P > 0,05$) para el tiempo de permanencia con las crías (Fig. 1: A). En la fig. 1, también se puede observar que hay una tendencia de compensación, donde cuanto menos tiempo el macho se queda con las crías, más tiempo se queda la hembra con ellos.

No hubo diferencias significativas entre machos y hembras con relación al número de pleitos, ($P > 0,05$) (Cuadro 1). Sin embargo se encontraron diferencias entre sitios de piedras y de hojas ($P < 0,000$) y una tendencia de presentar diferencias en la interacción sexo - sitio ($P = 0,05$) (Fig. 1: B).

Para los datos de alimentación no se encontró ninguna diferencia estadísticamente significativa tanto para los sitios como para los sexos ($P > 0,05$), sin embargo se encontró una tendencia en la interacción sitio-sexo ($P = 0,072$) (Cuadro 1 y Fig. 1: C).

Comportamientos especiales

También fue posible registrar en video comportamientos descriptivos interesantes, como comportamientos de "llamada" entre macho y hembra, la existencia de tres diferentes objetivos en el acto de levantar hojas del sustrato por parte de los padres, diferentes formas de comportamiento de rechazo, de acuerdo con el grado del peligro.

Otro interesante comportamiento documentado fue una compleja y metódica interacción entre macho y hembra, frente a una situación de peligro para sus crías que los obligó a cambiar de cueva.

Discusión

El hecho de que tanto el macho como la hembra comen y pelean con otros peces en la misma cantidad y que permanecen diferentes tiempos con la cría (Cuadro 1), sugiere que en esta especie la hembra desarrolla una defensa de las crías a nivel local, mientras que el macho hace la defensa a larga distancia y es él quien mantiene el territorio de forrajeo de las crías.

También se observó que en el sitio con hojas hay menos pleitos que en sitios con piedras y que existe una tendencia en la diferencia de quien pelea más en la interacción sexo-sitio. Aparentemente la hembra pelea más que el macho en los sitios las piedras pero menos en los sitio de hojas. Cabe entonces la pregunta, ¿Por qué entonces existen peces en los sitios de piedras si son más atacados ahí y por qué hay esta inversión en el número de pleitos entre machos y hembras entre los dos sitios? Para responder estas preguntas hay que recurrir a las observaciones de campo. Por ejemplo, todas las crías observadas por las piedras o eran huevos o individuos muy pequeños, mientras que por las hojas ya eran crías más desarrolladas. También se observó que las hojas cambian eventualmente de local por efecto de corrientes o son movidas por peces en busca de comida. Esto sugiere que las hojas no son un local seguro para poner los huevos. Por contrario, en una cueva de piedra, donde la hembra deposita sus huevos al fondo y permanece con el cuerpo cerrando la puerta es un local mucho más seguro. Una hipótesis explicativa planteada, es que en la primera fase de la vida de estos peces, se desarrolla en las piedras mientras cuando crecen y las crías son capaces de desplazarse, cambian para un ambiente de hojas, donde pueden esconderse entre las hojas en momentos de peligro.

El tipo de abrigo que ofrece las hojas, puede ser la clave para explicar el por qué que en las hojas hay menos peleas y por qué ahí pelean más los machos. Posiblemente en el ambiente de piedras los hijos quedan extremadamente visibles sobre las piedras y se vuelven un blanco fácil para depredadores aumentando así el nivel de ataques locales, que son responsabilidad de la hembra. Ya en las hojas, este blanco no es tan evidente y en este caso, hay menos ataques locales, lo que implica menos trabajo para la hembra. Pero el macho igualmente permanece defendiendo su territorio.

Otra pregunta que surgió fue con las tendencias compensatorias en la permanencia de los padres con las crías en la (fig. 1: A): ¿La hembra queda más tiempo con la cría porque el macho queda menos o él queda menos porque la hembra queda más?

Una vez que se trata de una reproducción con fertilización externa, donde la inversión energética por parte de la hembra es significativamente mayor, donde ella es la única que tiene la seguridad de que son realmente sus huevos, y además de que también fue observado en este trabajo y por (Salas, 2003), donde el macho en la ausencia de su pareja, tolera otra hembra de su especie, sugiere que en esta tendencia es el macho que se aleja más, forzando a la hembra a quedarse más tiempo con las crías. Para corroborar aún más esta idea, fue observado que cuando se acercaba un macho extraño a una hembra sola y con huevos esta no lo aceptaba y de inmediato, lo rechazaba. Sin embargo esta interacción aparentemente resulta ser un poco más compleja.

Barta (2002), mostró que en situaciones, donde cualquier uno de los dos padres no pueda cuidar solo de los hijos, hay la tendencia al cuidado biparental. Pero si el valor del cuidado individual

aumenta, o sea, se apenas la hembra sola es capaz de cuidar de los hijos, la tendencia a una deserción por parte del macho aumenta. Además en una situación donde el interés del macho en hacer una inversión en el cuidado es disminuida por la inseguridad de la paternidad (Neff, 2001).

Por lo tanto, para evitar que el macho se vaya, la hembra puede estratégicamente mantener sus reservas energéticas más bajas que el posible. Así hace con que el macho sea forzado a quedarse, una vez que estos animales son capaces de evaluar perfectamente la condición física y energética uno de los otros (Barta, 2002).

Aparentemente, base en este raciocinio y en las Fig. 1: B y C, las hembras estudiadas de *A. sajica*, pueden estar haciendo el uso de esta estrategia para impedir que su conyugue se aleje definitivamente. En el sustrato de piedras, donde la hembra pelea más, ella también come más en relación al macho. Y donde la hembra pelea menos, en el sitio de hojas, ella no come más en relación al macho. O sea, ella podría estar comiendo más aún en relación al macho, en los sitios donde tiene menos trabajo, donde supuestamente tendría más tiempo para alimentar, pero no lo hace.

La importancia de las crías para los padres, puede depender también de la oferta de alimentos en el ambiente. Donde en un ambiente sin comida las crías pueden convertirse en el alimento de los padres (Kvarnemo, 1998).

Comportamientos especiales

En las observaciones de campo, documentados en video, observé un comportamiento de "llamada" que fueran las veces en que, tanto la hembra como el macho están solo con las crías, se hace bastante evidente cerca de los hijos (como se fuera un pez extraño) haciendo casi que siempre, con que el individuo que estaba fuera regresase de forma agresiva hacia él, cambiando de actitud apenas cuando se acerca a su conyugue y un aparente reconocimiento individual ocurre. Es interesante notar que después de un regreso, casi siempre el que llamó, sale para satisfacer alguna necesidad.

Tanto la hembra como el macho, constantemente levantan hojas cerca o lejos de sus hijos. Durante el trabajo, fue observado que algunas veces ellos levantan las hojas o remueven el sustrato y tratan de comer lo que encuentran. Sin embargo, otras veces ellos hacían esto, pero no comían, sino que los hijos, estos llegaban con voracidad en el sitio. En otra situación, fue que muchas veces ellos levantaban las hojas en donde se encontraban los hijos abajo, como se quisiesen sacarlos a nadar y a comer después de un peligro.

Por lo tanto, aparentemente existen tres objetivos principales para este comportamiento de levantar hojas: para alimentarse a sí mismo, alimentar las crías y para sacarlas a nadar y/o comer.

El cuidado parental donde los padres defienden sus crías contra depredadores es algo corriente en la naturaleza. En las parejas de *A. sajica* observadas, los rechazos a peces de otras familias presentes en la quebrada como Characidae y Poeciliidae, aparentemente no es algo tan "serio", siendo muchas veces hecho por apenas uno de los padres y casi siempre no ocupa nada más que una pequeña insinuación agresiva, para el rechazado retirarse. Sin embargo cuando se trataba de otros cíclidos la pareja casi siempre peleaba junto, donde el macho y la hembra se colocaban uno al lado del otro y hacían movimientos, hacia adelante y hacia atrás de forma agresiva. Como ya observados antes para esta especie en Salas (2003). Este despliegue también fue observado contra grandes cardúmenes de *Astyanax aeneus*, o que sugiere que quizás, este comportamiento no se restrinja apenas a otros cíclidos, sino que sea una estrategia de defensa

para peligros de un nivel mayor. Esto hace pensar que estos organismos tienen la capacidad de evaluar niveles de peligro.

Otra observación que corrobora con esta idea, fue el comportamiento documentado de cambio de cueva por parte de una pareja con hijos de un día de nacidos. Esta pareja habitaba una cueva, donde en una cueva muy cerca llegó otra pareja de cíclidos, de la especie *Theraps sieboldii*, que ya fueran antes reportados como potenciales depredadores de crías de *A. sajica* (Salas, 2003). También, los cíclidos son conocidos por su gran diversidad de hábitos y tácticas alimenticias que incluyen desde la obtención del alimento junto al sustrato, hasta comportamientos especializados, como la depredación de huevos y juveniles de otras especies (Moreira & Zuanon, 2002).

Lo que pasó fue una impresionante organización por parte de los padres de *A. sajica*, donde primero, trataron de buscar una nueva cueva, donde se pusieran a trabajar, sacando piedras y arena de su interior con la boca, principalmente el macho. Lo que siguió fue el establecimiento de forma bastante agresiva por parte de ambos padres de un camino imaginario de la nueva hacia la antigua cueva, totalmente aislado, donde ningún pez se aproximó. El tercer paso fue, de forma alternada, cargar los hijos con la boca de una cueva hacia la otra. Trabajos que tratan de la capacidad de toma de decisiones con cambios de comportamiento frente a un peligro. Trabajos semejantes ya fueron documentados anteriormente (Begon 1996; Werner *et al.* 1983b;).

En conclusión, fue posible establecer que existen diferentes papeles funcionales para el macho y para la hembra en la estrategia del cuidado parental de *A. sajica*. El macho hace una defensa del territorio de forrajeo de las crías mientras que la hembra hace una defensa a nivel local.

Los sitios de piedras y de hojas tienen características que favorecen la protección de la prole en un momento o en otro durante su desarrollo. Por las piedras son favorecidos los huevos, mientras que por las hojas favorecen a los peces ya un poco más grandes.

Hay una tendencia hacia una compensación en el tiempo de permanencia con las crías entre macho y hembra. Este comportamiento consiste en que cuanto más tiempo afuera se queda el macho, más tiempo con las crías se queda la hembra. Y esto puede tener una explicación de carácter evolutivo, una vez que la hembra está segura de que son sus huevos y su inversión energética para la producción de los gametos es mayor. El grado en la intensidad del cuidado, es fuertemente influenciada por el grado de parentesco del individuo con la prole, donde cuanto mayor la inseguridad de la paternidad menor es la inversión en el cuidado (Neff, 2001).

También fue observado que el cuidado parental involucra una grande cantidad de comunicaciones entre la pareja y entre los hijos, lo que maximiza la eficiencia del cuidado. Así como la posible capacidad que tienen estos peces, en evaluar circunstancias y responder distintivamente a cada una de ellas.

Agradecimientos

Agradezco a los profesores Roberto Cordero, Federico Bolaños y al asistente Luis por la ayuda con las análisis estadísticas y revisiones del informe.

Referencias

- Barta Z. Houston A. I.; McNamara J. M.; & Kely T. S. 2002. Sexual Conflict about Parental Care: The Role of Reserves. *Am. Nat.* 159(6): 687- 705 p.
- Begon, M.; Harper, J. L.; Townsend C. R. 1996. *Ecology*. Ed. Blackwell Science. 1068 p.

- Bussing, W. A. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Ed. Universidad de Costa Rica. 504 p.
- Kvarnemo, C.; Svensson O. & Forsgren E. 1998. Parental behaviour in relation to food availability in the common goby. *Animal Behaviour*. 56: 1285–1290 p.
- Moreira S. S. & Zuanon J. 2002. Dieta de *Retroculus lapidifer* (PERCIFORMES: CICHLIDAE), um peixe reofilico do rio araguaia, estado do tocantins, Brasil. *Acta amazonica*. 32(4): 691-705.
- Neff, B.N. & Gross M. R. 2001. Dynamic adjustment of parental care in response to perceived paternity. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1559 – 1565 p.
- Salas, E. M. 2003. Cuido parental en *Archocentrus sajica*, (Pisces: Cichlidae): Defensa de las crías e inversión en forrajeo. *Curso Biología de Campo*. 173 -178 p.
- Stiassny, M. L. J. & Meyer A. 1999. Cichlids of Rift Lakes. *Scientific American*. Feb: 64-69.
- Werner, E. E., Gilliam, J.F., Hall, D. J. & Mittlebach, G. G. 1983b. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1525-1539 p.

Cuadro1: Porcentaje del tiempo con las crías, promedios de numero de alimentaciones y de pleitos por minuto para macho y hembra

Variables	Macho	Hembra	Desviación Estdándar	P
Tiempo con crías (%)	49.75%	82.06%	9.26	<0.000
Alimentación (#/min.)	1.52	1.23	1.45	> 0.05
Pleitos (#/min.)	1.00	0.95	0.76	> 0.05

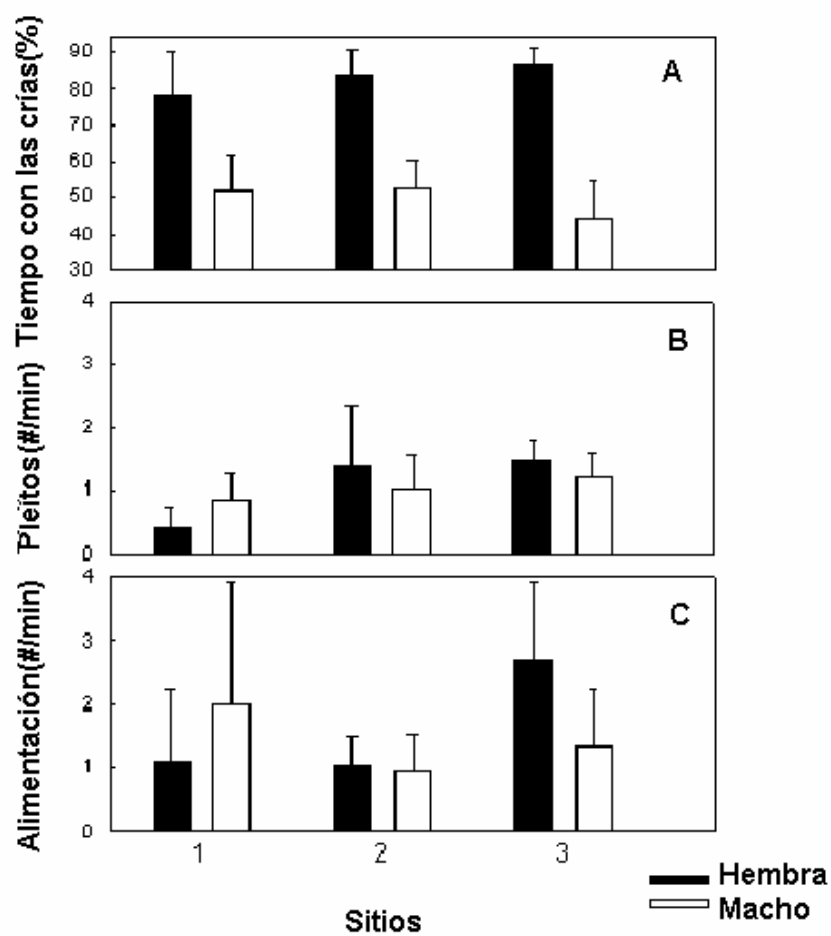


Figura 1: Distribución de las actividades por sitio y por sexo. A: tiempo con las crías. B: proporción de pleitos. C: proporción de alimentación. Sitio 1: hojas. Sitios 2 y 3: piedras.

Relación entre las posiciones de las perchas de *Smilisca sordida* (Anura:Hylidae) y la distribución de serpientes que comen ranas

Matthias Dehling

Como la mayoría de las asambleas de cortejo ('leks') de vertebrados son aglomeraciones llamativas, presumiblemente atraen a depredadores tanto residentes como de tránsito (Trail, 1987).

Para los machos que cantan en coros hay ventajas y desventajas: un coro más grande posiblemente atrae más hembras (Ryan *et al.*, 1981)) pero también puede atraer más depredadores (Trail, 1987). Tuttle and Ryan (1982) y Tuttle *et al.* (1981, ambos en Ryan *et al.*, 1981) reportaron que algunos depredadores de ranas (i.e. murciélagos y el zorro pelón (Didelphidae)) saben localizarlas por sus cantos.

Además en los trópicos existen muchas especies de serpientes que son depredadores importantes de ranas (Vitt, 1983; Bernarde *et al.*, 2000; Savage, 2002). Aunque puedan recibir señales acústicas como sacudidas en el suelo, no saben oír y más bien detectan a su presa por señales ópticas y químicas (Zug *et al.*, 2001).

Smilisca sordida se reproduce en la época seca (Savage, 2002). Los machos pasan el día escondidos en la vegetación y en la noche bajan al río para cantar donde forman coros agrupados (Chaves, 1995; Savage, 2002). Solórzano (2004) reporta que varias especies de serpientes son atraídas por las acumulaciones de ranas arborícolas de la familia Hylidae. Soley (2003), Brenes (1998) y F. Bolaños e Y. Meuche (com. pers.) reportaron una gran densidad de dichas serpientes a lo largo de algunos ríos pequeños en la cercanía de Golfito (Puntarenas, Costa Rica) los que también son sitios de la reproducción masiva de *S. sordida* (Chaves, 1995; Brenes, 1998; Soley, 2003). Brenes (1998) sospechó que los machos de *S. sordida* eligen como perchas lugares que dificultan a las serpientes alcanzarlos.

El objetivo de este trabajo es estudiar si o no existe una relación entre la distribución de los machos de *S. sordida* y la de las serpientes a lo largo de un río.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó entre el 14 de enero y el 1 de febrero en la Quebrada Cañaza, Refugio de Vida Silvestre, Golfito, 08°39'N y 83°11'W.

Se marcó un transecto de 400 m a lo largo del río con marcas de cinta topográfica cada 5 metros. Cada noche entre las 7p.m. y 11 p.m. se recorría el transecto caminando despacio y se capturaba todos los individuos de *S. sordida* y de las serpientes que se encontraban en la orilla, en los playones o en la vegetación. En noches con alta actividad se recorrió solo la mitad del transecto.

De todos los individuos de *S. sordida* se tomó los datos siguientes: posición y lado a lo largo del río, tipo de sustrato, distancia al agua, tamaño estándar y sexo. Se marcó a las ranas mediante corte sistemático de dedos. De parejas en amplexo no se tomó el tamaño y tampoco se las marcó. También se apuntó la posición de individuos recapturados y la de las ranas que escaparon.

De las serpientes se anotó la posición, el sustrato en donde estaban, la distancia al agua y el tamaño total (estimado en las individuos de *Bothrops asper*). A las serpientes se las marcó con

una aspersión de pintura en spray en el dorso. Estas marcas no son permanentes ya que se pierden cuando la serpiente muda.

Para determinar el tipo de distribución de los machos se dividió el transecto en parcelas de 10 metros y se calculó el promedio de número de individuos (x), \bar{v} arianza (s^2), Índice de distribución (I) y χ^2 .

Para determinar la relación entre las posiciones de las perchas de *S. sordida* y los territorios de las serpientes se estimó el tamaño de los territorios de las serpientes. En las serpientes que se recapturó se tomó como territorio el espacio entre las posiciones más lejanas entre sí. A las que no se pudo recapturar se les dio como territorio unos metros río arriba y abajo calculado desde la posición en donde se había encontrado a la serpiente. Se hizo 3 cálculos en los cuales se les dio territorios de tamaños diferentes (generoso a prudente) a las serpientes y en cuales se comparó la distribución de serpientes y de *S. sordida*. Tomando en cuenta las características del lugar (i.e. límites de los playones), se añadió hasta 10m río arriba y abajo y se conectó territorios cuando quedaron libres solo unos pocos metros entre ellos en el cálculo generoso. También se consideró la *B. asper* que no se marcó en el primer día (antes de marcar el transecto) como el individuo que se marcó 4 días después y por ende se consideró la distancia entre los dos lugares como territorio de este individuo. En los demás cálculos se consideró los individuos como diferentes. En el cálculo intermedio se les dio 10m río arriba y abajo a las *Leptodeira septentrionalis* y *Coniophanes fissidens*, 2.5m a las *B. asper* en asecho y 5m a las *B. asper* que forrajearon activamente (se añadió hasta 1m más cuando el territorio casi alcanzó el borde de un playón.) En el cálculo más prudente se les dio estrictamente 5m río arriba y abajo a las *L. septentrionalis* y *C. fissidens*, 2m a las *B. asper* en asecho y 5m a las *B. asper* que forrajearon activamente. No se consideró características de los lugares como límites de playones etc.

De manera similar se procedió con las posiciones de las hembras y parejas en amplexo. En un cálculo se consideró como extensión de alcance de las hembras un territorio de 20 m (10m río arriba y 10m río abajo, calculado desde el lugar donde se encontraba la hembra), en un segundo un territorio de 10m (5m y 5m, respectivamente) y en un tercero se consideró un alcance de 20m pero se tomó en cuenta las circunstancias en la orilla del río. Si p.e. una hembra se encontró en el borde de un playón, se la dio 20 m en una dirección a lo largo de ese playón.

Para el análisis se calculó el número de *S. sordida* que se esperaba encontrar dentro de un territorio de una serpiente y se lo comparó con el número observado utilizando pruebas de χ^2 .

Resultados

En total se marcó 188 individuos de *S. sordida*, 180 machos y 8 hembras. Hubo 59 recapturas de 47 machos de los cuales se recapturó 5 individuos 2 veces, 2 individuos 3 veces, 1 individuo 4 veces y 39 solamente una vez. Escaparon 56 machos así que en total se anotó 295 posiciones de machos a lo largo del río. De éstos, 3 no entran en el análisis ya que se encontraron un poco fuera del transecto. La distancia promedio de los machos al agua fue 27 cm ($n=180$, $s=65,8$), el 81,6% se encontró directamente en la orilla y el 91,6% se encontró a un metro o menos del agua. El 92,2% se encontró en los playones de los cuales el 95,2% se encontró en gravas o piedras, el 4,2% en arena y el 0,6% en un tronco. La distribución de los machos es agrupada ($x=5,825$, $s^2=19,99$, $I=3,432$, $\chi^2=133,87$) (ver Fig.1).

La distancia promedio de los machos a la vegetación fue 2,02m (n=292, s=1,53). El 88% de los machos se encontró a distancias de 3 m o menos y el 73.3% a distancias de 2 m o menos de la vegetación.

Se marcó 11 serpientes (5 *Bothrops asper*, 5 *Leptodeira septentrionalis* y 1 *Coniophanes fissidens*) de las que se recapturó 3 (2 *L. septentrionalis* una vez cada una, 1 *B. asper* 2 veces), de manera que en total se obtuvo 15 posiciones de serpientes a lo largo del río. Para los resultados ver cuadro 1. Los resultados no se diferencian mucho entre sí y los tres son muy significativos, es decir que las serpientes tienen sus territorios donde hay agrupaciones de ranas (ver Fig. 1).

Al comparar las posiciones de los machos y de las hembras se obtuvo resultados diferentes (cuadro 2), de cuales dos son muy significativos y uno (el con los alcances más limitados) no.

Discusión

Los resultados muestran que las serpientes tienen sus territorios justo donde están las acumulaciones de machos cantando. Esto está de acuerdo con los resultados que obtuvo Trail (1987) con leks de pájaros donde grupos más grandes atrajeron más depredadores. Ryan *et al.* (1981) mostraron que el riesgo de depredación de cada individuo disminuye en grupos más grandes. Además mostraron que las hembras también son atraídas a coros más grandes. Esto coincide con los resultados obtenidos en este trabajo. Dándoles solo 10 m de territorio a las hembras parece poco tomando en cuenta que su camino hasta la orilla es muchos más largo. En su trabajo con *Hyperolius marmoratus* Grafe (1997) sospechó que las hembras no son atraídas a leks para poder elegir al mejor macho, sino porque las acumulaciones de machos abrevian el tiempo que tarde la hembra en buscar a su pareja ya que el riesgo de depredación por serpientes es muy alto. Las serpientes encuentran a las ranas tanto por señales químicas como ópticas. Bernarde *et al.* (2000) encontraron que machos cuando cantan o durante comportamiento agonístico (es decir, cuando se mueven) sufren tasas más altas de depredación que machos satélites. Las hembras que se mueven hacia un macho por el playón son bastante llamativas para depredadores y por eso tratan de no caminar distancias muy largas (Grafe, 1997). En este trabajo se encontró que los machos se encontraron a una distancia promedio de 2,02 metros de la vegetación, con el 88% a distancias de 3 metros o menos de la vegetación. Cuando escaparon, los machos saltaron al río o brincaron hacia la vegetación que a menudo alcanzaron con unos pocos brincos grandes. Sin embargo en este trabajo no se examinó los machos elegidos por las hembras, es decir no se evaluó cuánto se movieron ellas por el playón para llegar a sus parejas.

El 91,6% de los machos de *S. sordida* se encontró a distancias de un metro o menos del agua y el mismo porcentaje se encontró en playones de grava o arena.

Tomando en cuenta el modo de la reproducción de *S. sordida* reportado por Malone (2004), la distribución de los machos parece muy lógica ya que tanto la selección de los machos por la hembra como la deposición de huevos tiene lugar en los playones de grava en cercanía directa al agua. Allí la pareja, ya en amplexo, pasa varias horas mientras la hembra cava una depresión en el substrato con sus patas traseras y luego pone los huevos en esta depresión. Este comportamiento puede presentar un riesgo bastante grande para la pareja por el tiempo que pasan en el playón. (La única pareja construyendo un hueco que se observó se encontró en la proximidad de los territorios de 2 individuos de *B. asper*.) Sin embargo, la hembra cava el hueco con muchas interrupciones. Los periodos de cavar duran solo entre 1 y 4 segundos (Malone, 2004). Quizás esto sirve para no llamar tanto la atención de los posibles depredadores.

Si los machos eligen como perchas lugares con mala accesibilidad para serpientes como sospecha Brenes (1998) no se puede evaluar. Durante este trabajo se vio la serpiente más pequeña (una *B. asper* de unos 40 cm) cruzar el río en una de las zonas con mayor velocidad y un individuo de *L. septentrionalis* se recapturó en ambos lados del río lo que indica que el agua no es un obstáculo para las serpientes.

Las tres especies de serpientes que se encontró en este trabajo son conocidas depredadoras de ranas (Savage (2002) para *C. fissidens*; Sexton (1965), Savage (2002) y observ. pers. para *L. septentrionalis*; Martins *et al.*, 2002, Savage (2002) para *B. asper*). Mientras *C. fissidens* y *L. septentrionalis* forrajean activamente, *B. asper* suele acechar a su presa en un solo lugar. Según Zug *et al.* (2001) forrajeadores activos suelen estar en mejores condiciones para detectar presa por señales químicas que depredadores que están al acecho. Clark (2004), en cambio, subraya la capacidad y necesidad de acechadores (en su caso Crotalinae, la subfamilia a la que pertenece también *B. asper*) de escoger el lugar donde esperan a la presa por señales químicas.

Campbell (1998, en Martins *et al.*, 2002) demostró que existe un cambio ontogenético en *B. asper*. Mientras los adultos casi exclusivamente comen mamíferos, los juveniles comen presas menos peligrosas (sobre todo ranas y lagartijas). Las *B. asper* a las que se encontró en la Cañaza durante este trabajo estaban forrajeando activamente y solo un individuo (el más grande con algo más de un metro de largo) acechaba en la orilla. Probablemente el acechar solo vale la pena cuando la serpiente es lo suficiente grande para vencer a una presa grande. (ver también Clark, 2004).

Agradecimientos.

Les agradezco a los compañeros que me ayudaron con el trabajo en la noche: Viviana, Adriana, Thiago y Mario. También les doy las gracias a Sofia y Guido por recogerme muy fiablemente hasta ya muy entrada la noche. Muchísimas gracias a Federico Bolaños tanto por posibilitarme llevar el curso de Biología de Campo como por su paciencia, consejos y ayuda con el análisis.

Referencias

- Bernarde, P.S., J.C. Moura-Leite, R.A. Machado & M.N.C. Kokobum. 2000. Diet of the colubrid snake, *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1958) from Paraná State, Brazil, with field notes on anuran predation. *Rev. Brasil. Biol.* 60(4):695-699
- Brenes, R. 1998. Fidelidad de percha de *Smilisca sordida*; (Anura, Hylidae) en la Quebrada Cañaza, Golfito. en Bolaños, F. (ed.) Curso Biología de Campo. Golfito. Puntarenas. Universidad de Costa Rica. 150-159 pp.
- Chaves, G.A. 1995. Patrones de canto y distribución de individuos de *Smilisca sordida* (Anura, Hylidae). en Bolaños F. y D. Briceño (Ed.). Curso de Biología de Campo. Golfito. Puntarenas. Universidad de Costa Rica. 138-142 pp.
- Clark, R.W. 2004. Feeding experience modifies the assessment of ambush sites by the Timber Rattlesnake, a sit-and-wait predator. *Ethology* 110, 471-483
- Grafe, T.U. 1997. Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Anim. Behav.* 1997, 53, 1103-1117
- Malone, J.H. 2004. Reproduction in three species of *Smilisca* from Costa Rica. *Journal of Herpetology*, Vol. 38, No.1, pp. 27-35,

- Martins, M., O.A.V. Marques & I. Sazima. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. en Schuett, G.W. (ed.). 2002. *Biology of the vipers*. Eagle Mountain Publ., Eagle Mountain.
- Ryan, M. J., M. D. Tuttle & L. K. Taft. 1981. The cost and benefits of frog chorusing behavior. *Behav. Ecology Sociobiol.* (1981) 8 : 273-278
- Savage, J. M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. A Herpetofauna between two continents between two seas*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Sexton, O.J. & H. Heatwole. 1965. Life history notes on some panamanian snakes. *Carib. J. Sci.* 5 (1-2) March-June
- Soley, F. 2003. Orientación y fidelidad de percha en *Smilisca sordida* (Hylidae) en Bolaños, F. (ed.) *Curso Biología de Campo*. Golfito. Puntarenas. Universidad de Costa Rica. 205-210 pp.
- Solórzano, A. 2004. *Serpientes de Costa Rica / Snakes of Costa Rica*. INbio. Santo Domingo de Heredia
- Trail, P. W. 1987. Predation and antipredator behavior at Guianan cock-of-the-rock leks. *Auk* 104:496–507.
- Vitt, L. J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica*, 39: 52-66.
- Zug, G.R., L.J. Vitt & J.P. Caldwell. 2001. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, San Diego.

Cuadro 1: Resultados de la comparación de las posiciones de *S.sordida* con las de las serpientes. Se calculó el número de machos que se esperaba encontrar dentro y fuera del territorio de una serpiente. Se hizo tres cálculos con valoraciones diferentes de los territorios de las serpientes (generoso a prudente, ver Material y Métodos).

cálculo	observado		esperado		χ^2	p
	dentro	fuera	dentro	fuera		
generoso	177	115	120	172	44.40	<0.001
intermedio	138	154	86	206	43.44	<0.001
prudente	122	170	73	219	42.96	<0.001

Cuadro 2: Resultados de la comparación de las posiciones de los machos de *S.sordida* con las de las hembras. Se calculó el número de machos que se esperaba encontrar dentro y fuera del alcance de una hembra y se lo comparó con el número observado. Se hizo tres cálculos con valoraciones diferentes del alcance de las hembras (ver Material y Métodos).

cálculo	observado		esperado		χ^2	p
	dentro	fuera	dentro	fuera		
20m (10m/10m)	203	89	170	122	15.25	<0.001
10m (5m/5m)	111	181	96	196	3.32	0.068
20m (circunstancias)	122	170	73	219	35.80	<0.001

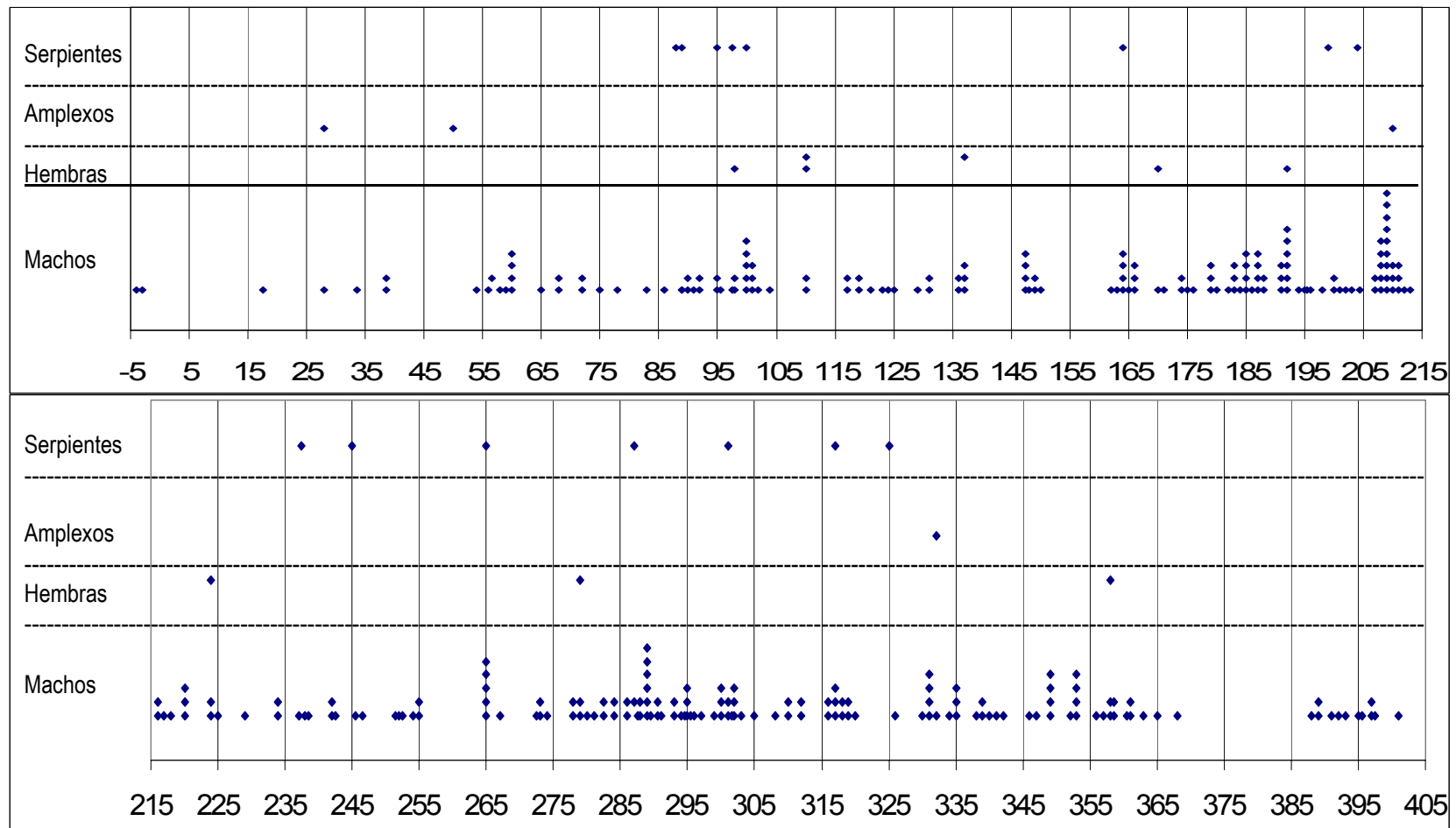


Figura 3: Distribución de las serpientes, de las parejas en amplexo y de las hembras y machos de *Smilisca sordida* a lo largo del transecto

Efectos en la composición y estructura de peces desde la desembocadura hasta una catarata en uno de los afluentes del Río Cañaza

Mario Espinoza M.

Los ríos son sistemas muy complejos y presentan grandes fluctuaciones que afectan la distribución y composición de la ictiofauna presente. Los peces se mueven a través de estos sistemas durante sus vidas, siendo más abundantes en áreas en donde las condiciones abióticas y bióticas son mejores (Schlosse 1991). Esto por cuanto en los ríos existen importantes gradientes ecológicos que influyen en la estructura de las comunidades de peces y otros organismos acuáticos.

La temperatura y salinidad han sido identificadas como factores de gran importancia que afectan el tamaño, supervivencia y distribución de peces (Staso y Rohel 1994; Peterson y Rabeni 1996). Algunas especies presentan ámbitos de mayor tolerancia, que les permiten explotar mejor ciertos sitios del río en donde son más abundantes. Varios estudios han mostrado algunas generalizaciones, acerca del rol de los factores abióticos, en la estructura de las comunidades de peces a lo largo de gradientes longitudinales en un río. El patrón principal en los cambios longitudinales en un río son la adición y sustitución de especies a lo largo del gradiente (Gilliam *et al.* 1993; Jackson *et al.* 2001). La adición de especies, usualmente se relaciona con cambios en los gradientes ambientales menos intensos (Vannote *et al.* 1980), mientras que la sustitución de especies corresponde a discontinuidades abruptas en la geomorfología o condiciones abióticas, aislando los sitios y las especies presentes (Taylor 1997).

La adición continua de especies, de riachuelos pequeños hacia grandes ríos es un patrón consistente en la mayoría de las comunidades de peces de río en zonas templadas y tropicales (Matthews 1986). Este patrón se atribuye, principalmente, al aumento de la diversidad del hábitat río abajo (Meffe y Minklet 1987). Los ríos de orden inferior, como el del presente estudio, mantienen una menor diversidad y comunidades menos estructuradas, debido a su poca complejidad y a la alta variabilidad en su ambiente. La dinámica de recolonización, variación temporal en el éxito reproductivo y la habilidad para encontrar refugios apropiados durante condiciones extremas, parecen ser más importantes que las interacciones biológicas como determinantes de la organización de las comunidades en estos ríos.

Este estudio determinó los factores más importantes que afectan los cambios en la composición y estructura de las comunidades de peces desde la desembocadura hasta una catarata, en uno de los afluentes del río La Cañaza, Golfito. También, se identificaron las agrupaciones de especies, en los diferentes segmentos del río La Cañaza, desde la desembocadura hasta la catarata. Además, se estudio la relación entre la longitud y el peso en las especies más abundantes. Finalmente, se estudió la relación de las variables físico-químicas y de cobertura del sustrato con las especies observadas a lo largo del río.

Materiales y Métodos

Este estudio se realizó durante el mes de enero del 2005, en el río La Cañaza, Golfito. Este río de orden inferior tiene su nacimiento en Golfito, aproximadamente a 500 m de altura, y su desembocadura se encuentra en el manglar de Llano Bonito de Golfito, en donde el intercambio de agua marina durante la marea alta y la composición de especies de mangle como *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* tienen un efecto importante en la salinidad durante los primeros

300-400 m, desde la desembocadura. Además, alrededor de los 3100 m, se encuentra una catarata que puede funcionar como una barrera física, separando la ictiofauna río arriba y río abajo.

Para estudiar los cambios en la composición de peces presentes en el río, se muestreó todos los ambientes posibles, utilizando una Atarraya (red de pesca), en un transecto longitudinal de 3100 m, desde la desembocadura del río hasta la catarata, en el cual se capturó todas las especies de peces posibles. El transecto se dividió en segmentos de 100 m, que luego se agruparon cada 300 m, para poder observar cambios en la composición de especies, desde la desembocadura hasta la catarata.

Para determinar la relación de peso-longitud total, a cada uno de los peces capturados se le midió su peso (g) (utilizando una balanza marca Pesola), además se tomaron mediciones de longitud estándar (medida desde el hocico hasta el pedúnculo caudal) y longitud total (medida desde el hocico hasta la aleta caudal), mediante el uso de un calibrador Vernier.

Para estudiar la relación entre las diferentes variables físico-químicas con los cambios en la composición de la ictiofauna observada, se tomaron datos de temperatura (°C), oxígeno disuelto (mg/L; medida con un medidor de oxígeno disuelto Oxi 315i/set) y salinidad (ppm; medido con un refractómetro). Además se midió la velocidad de corriente máxima (m/s) y velocidad de corriente promedio (m/s; medidas con un flujómetro de corriente marca Gun Guard modelo No 4809), el ancho del río y 4 profundidades. Estos datos también fueron tomados cada 10 m, para tener un promedio de las variables en segmentos de 100 m. La relación entre la composición de especies y el tipo de sustrato del río se estudió mediante porcentajes de cobertura del sustrato cada 10 m. Se utilizaron los siguientes tipos de sustrato (%): Arena, piedra, piedrilla disgregada, hojas, ramas-troncos, limo y roca.

En el análisis estadístico, se aplicó un análisis de Regresión Lineal Simple para determinar la relación entre el peso y la longitud total de las especies más abundantes: *Astyanax aeneus*, *Agonostomus monticola* y *Poeciliopsis elongata*. Además, se utilizó un Análisis de Varianza, para ver si existían diferencias en la longitud total de *Astyanax aeneus* en los distintos segmentos en donde se encontraba. Para explicar cambios en la composición de la ictiofauna observada a lo largo del río se agruparon los 31 segmentos (3100 m) en segmentos de 300 m y se aplicó un Análisis Múltiple Discriminante.

La relación entre las variables físico-químicas y la composición de especies se midió mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). También el tipo de cobertura del sustrato se estudió aplicando un Análisis ACC, para determinar la relación que existía entre las especies observadas y los tipos de sustrato presentes en el río (Quinn y Keough 2003). La abundancia de las especies fue normalizada mediante la transformación $\sqrt{(X+1)}$; las variables físico-químicas con $\text{Log}_{10}(X+1)$ y los porcentajes de sustrato con $\arcsen \sqrt{X}$ (Zar 1999).

Resultados

Se observó un total de 224 individuos, pertenecientes a 11 especies, de las cuales la sardina *Astyanax aeneus* fue la más abundante (Cuadro 1). Otras especies como el pargo, *Lutjanus argentiventris*, y los dormilones *Elotris picta* y *Gobiomorus maculatus*, únicamente se encontraron en los primeros 300 m. Se puede observar además que el mayor número y abundancia de especies se encuentra en los primeros segmentos, luego hay una disminución en los segmentos intermedios. Alrededor de los 2400 m aumenta de nuevo la abundancia de las especies dominantes (Fig. 1).

Se encontró que la relación de peso-longitud total, para *A. aeneus* ($F_{(1, 87)} = 782.80$, $p < 0.001$), *Agonostomus monticola* ($F_{(1, 42)} = 450.86$, $p < 0.001$) y *Poeciliopsis elongata* ($F_{(1, 36)} = 115.80$, $p < 0.001$) se ajusta a curva logarítmica, en donde conforme aumentaba la longitud total, el peso aumentaba significativamente de forma logarítmica (Fig. 2).

Al estudiar si existían diferencias en la longitud promedio de *A. aeneus* en los diferentes segmentos del río (Fig. 3), se observó que la longitud total promedio variaba significativamente según el segmento ($F_{(15, 73)} = 2.29$, $p = 0.010$). Es decir, las tallas mayores se encontraron antes de los 1000 m, cercanos a la desembocadura y después de los 2500 m, cercanos a la catarata del río La Cañaza, pero en los segmentos intermedios hubo una disminución en la longitud promedio de individuos observados. En los segmentos intermedios, el río de La Cañaza atravesaba dos centros de población que impactan directamente al río, debido a la fuerte contaminación de aguas y desechos sólidos que se observa.

Al estudiar cambios en la composición de especies a lo largo del río, se observó que ciertas especies se encuentran únicamente en los primeros segmentos desde la desembocadura (Cuadro 1). De acuerdo al Análisis Múltiple Discriminante, la agrupación de estas especies observadas en los primeros 300m fue de gran importancia en separar a este grupo de los demás ($\lambda = 0.002$, $F_{(72, 92)} = 2.167$, $p < 0.0001$, Fig. 4). Los primeros 3 ejes explican más del 90% de la variabilidad (2 ejes explican un 76%) en la composición de especies observadas (Cuadro 2). En el primer eje, las especies *G. maculatus* y *P. elongata* proporcionan la mayor parte de la variabilidad debido a que estaban presentes mayormente en la desembocadura, mientras que en el segundo eje *Brachyrhaphis roseni* era más importante, debido a que sólo se encontró en segmentos intermedios del río (Cuadro 1).

Al analizar la relación entre las especies y las variables físico-químicas, se puede observar que los primeros 3 ejes explican más del 51% de la inercia. Entre las variables físico-químicas que explican la mayor parte de la variabilidad se encuentran la salinidad y el ancho del río (Fig. 5). Se encontró que las especies que contribuyeron mayormente a la inercia del análisis fueron *P. elongata* y *A. aeneus* (Cuadro 3). *P. elongata* fue muy abundante en sitios con mayor salinidad, cercanos a la desembocadura del río, mientras que *A. aeneus*, la especie más abundante del estudio, se encontró inversamente relacionada con la temperatura y levemente relacionada a sitios de mayor velocidad de corriente (Fig. 5, Cuadro 3).

La cobertura del sustrato también fue de gran importancia al analizar las especies que se correlacionan con el tipo de sustrato. Los sustratos dominantes fueron piedra, piedrilla disgregada y arena (Fig. 6). En el análisis se encontró que los primeros 3 ejes explican 46% de la inercia. Especies como *A. aeneus* y *A. monticola* se encuentran relacionadas con un mayor porcentaje de hojarasca, mientras que otras especies como *G. maculatus* y *Awaous transandeanus*, son peces de fondos blandos que están mayormente correlacionados con sustratos arenosos. *P. elongata*, tuvo gran importancia en la contribución de la inercia del análisis, sin embargo, no se encontró directamente relacionada con algún tipo de sustrato, pero sí fue más abundante en sitios con mayores porcentajes de piedrilla disgregada y troncos y ramas (Fig. 7, Cuadro 4).

Discusión

Las diferencias observadas, en cuanto a los cambios en la composición de especies en el gradiente longitudinal fueron muy importantes, el mayor número de especies se encontró cerca de la desembocadura (Jackson *et al.* 2001). Los primeros segmentos del río La Cañaza se

caracterizan por el contacto con agua marina y altas temperaturas, en donde la ictiofauna presente debe estar compuesta de especies que presenten una amplia tolerancia a fluctuaciones en salinidad y temperatura diarias (Grossman *et al.* 1998), como es el caso de *Elotris picta* y *Gobiomorus maculatus* que son peces de fondos blandos que habitan zonas cercanas a las desembocaduras de los ríos (Bussing 1998). En el caso de *Lutjanus argentiventris*, esta especie se reproduce en aguas marinas, pero presenta gran resistencia a ambientes dulceacuícolas, por lo que puede ingresar en los ríos, alimentándose de otros peces (MacRae y Jackson 2001). Es de esperar que únicamente se encuentre en los primeros segmentos del río, en donde la salinidad a pesar de ser baja, puede permitirle adaptarse y poder resistir cambios de temperaturas y salinidad diarias.

Las menores temperaturas río arriba, también pueden estar influenciando la estructura y composición de peces observados. Las especies más abundantes del estudio, *A. aeneus* y *A. monticola*, se distribuyeron en casi todo el rango longitudinal hasta la catarata, en donde la temperatura del agua es menor, sin embargo, otras especies prefieren temperaturas más altas y esto podría explicar cambios en la composición de especies durante los primeros metros (Magnuson *et al.* 1979). Las especies observadas cerca de la desembocadura (Cuadro 1), generalmente tienen una amplia tolerancia a zonas de mayor temperatura y salinidad, y se distribuyen mejor en esta zona (Grossman *et al.* 1998), y podrían estar aprovechando su ámbito de tolerancia ante otras especies menos tolerantes, y por lo tanto aprovecharían mejor recursos como espacio y alimento (Grossman y Freeman 1987). Gorman (1998) sugiere que los cambios en la estructura de las comunidades de peces en un río, se debe a que las especies evitan a depredadores en común, agregándose en hábitats que les brinden mayor protección, pero también el acceso a alimento constituye un recurso importante.

Al comparar la longitud promedio de *Astyanax aeneus* a lo largo del río, se puede observar el mismo patrón de la abundancia. En los segmentos intermedios se encontraron tallas más pequeñas. *A. aeneus* se alimenta principalmente de algas, semillas, hojas, insectos acuáticos y terrestres (Bussing 1998). Un menor crecimiento en estas zonas podría significar que los individuos y las especies son más vulnerables a depredación por un mayor tiempo (Jackson *et al.* 2001). También, el río La Cañaza atraviesa dos centros de población importantes, en donde los desechos humanos podrían estar afectando el oxígeno disuelto en el agua, e inclusive la distribución de individuos en zonas de mayor contaminación, además de tener un impacto en la calidad del alimento, por lo tanto afectando también la distribución de tallas.

Poeciliopsis elongata, *G. maculatus* y *Awaos transaeanus* fueron especies que facilitaron el agrupamiento del primer segmento en el Análisis Discriminante (Fig. 3) y su separación del resto. Estas especies fueron muy abundantes en los primeros metros, debido principalmente a la amplia tolerancia de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, además de la presencia de sustratos adecuados. *G. maculatus* y *Awaos transaeanus* son peces de fondos, que se caracterizan por preferir sustratos arenosos y con piedrilla disgregada, en donde hay una gran cantidad de hojarasca. Se encuentran mayormente en aguas salobres de manglar, en las desembocaduras de los ríos, en donde se alimentan de crustáceos y otros peces, que se esconden entre las hojas. De acuerdo a Bussing (1998), *P. elongata* es muy resistente a cambios en la salinidad y altas temperaturas, y en este estudio es evidente la afinidad que muestra esta especie hacia sitios de mayores salinidades. Otras variables importantes fueron la profundidad y velocidad de corriente. Ambas variables se relacionaron inversamente con algunas especies como *Dormitator latifrons*, *Pseudophallus starki* y *Brachyrhaphis roseni*, que prefieren zonas del río con una menor velocidad de corriente y de poca profundidad (Bussing 1998).

En conclusión, los factores que afectan la distribución y composición de especies en un gradiente longitudinal son tanto bióticos como abióticos. Es difícil separar estos dos componentes en un sistema que fluctúa tanto temporal como espacialmente. Se encontró que varias especies como, *Astyanax aeneus*, *Agonostomus monticola* y *Poeciliopsis elongata* son las especies dominantes, y podrían estar influenciando la presencia de otras especies a través de competencia por recursos como alimento y espacio, pero este estudio muestra que cambios en la composición de especies, se deben principalmente a especies que toleran mejor factores abióticos como salinidad y temperatura, por lo tanto fueron más abundantes en zonas del río cercanas a la desembocadura en donde existe un intercambio de agua marina durante la marea alta, además de grandes fluctuaciones en las temperaturas diarias. También otras variables como los tipos de sustrato tienen un papel importante en composición y distribución de especies. Varias de las especies que se encontraron cerca de la desembocadura son especies adaptadas a fondos blandos arenosos, que se alimentan principalmente de crustáceos, y que resisten zonas de mayor salinidad.

Agradecimientos

Quisiera agradecer a Ronald Sánchez por su colaboración durante la toma de datos, también a Viviana Arguedas por sus aportes en el manejo de datos. A Federico Bolaños y a Roberto Cordero quisiera agradecerles por la gran dedicación y colaboración en el desarrollo del estudio, además a Federico por compartir su gran conocimiento de estadística para el desarrollo de este estudio.

Referencias

- Bussing, W. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José. 468p.
- Gorman, O.T. 1998. The dynamic of habitat use in a guild of Ozark minnows. Ecol. Monogr. 58: 1-18
- Grossman, G.D., y M.C. Freeman. 1987. Microhabitat use in a stream fish assemblage. J. Zool. 212: 151-176.
- Grossman, G.D., R.E. Ratjczak, M. Crawford, y M.C. Freeman. 1998. Assemblages organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. Ecol. Monogr. 68: 396-420
- Guilliam, J.F., D.F. Fraser, M. Alkins-Koo. 1993. Structure of tropical stream fish community: a role for biotic interactions. Ecology 74: 1856-1870
- Jackson, D.A., P. Perez, y J. Olden. 2001. What controls who is where in fresh water fish communities – the role of biotic, a biotic, and spatial factors. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 157-170
- Magnuson, J.J., L.B. Crowder, y P.A. Merrick. 1979. Temperature as a ecological resource. Am. Zool. 19: 331-343.
- MacRae, P.S.D., y D.A. Jackson. 2001. The influence of predation and habitat complexity on the structure of littoral-zone fish assemblages. Can. J. Aquat. Sci. 58: 1-15
- Matthews, W.J. 1986. Fish faunal “breaks” and stream order in the eastern and central United States. Environ. Biol. Fishes. 17: 81-92
- Meffe, G.K., y W.L. Minklet. 1987. Persistence and stability of fish and invertebrates assemblages in a repeatedly disturbed Sonoran Desert stream. Am. Midl. Nat. 117: 177-191

- Peterson, J.T., y C.F. Rabeni. 1996. Natural thermal refugia for temperate warmwater stream fish. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 738-746
- Quinn, G.P., y M.J. Keough. 2003. *Experimental Design and Data Analysis for Biologist*. Cambridge University Press, UK. 537p.
- Schlosser, I.J. 1991. Stream fish ecology: a landscape perspective. *Bioscience*. 41: 704-712
- Stasso, J.D., y F.J. Rohel. 1994. Influence of water temperature on interactions between juvenile Colorado River cutthroat trout and brook trout in a Laboratory stream. *Transactions of The American Fisheries Society* 123: 289-297
- Taylor, C.M. 1997. Fish species richness and incidence of patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial isolation. *Oecologia* 110: 560-566
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummings, J.R. Seddel, y C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall – 4th ed., New Jersey. 663 p.

Cuadro 1. Lista de las especies de peces observados en cada segmento. Cada segmento corresponde a 300 m desde la desembocadura del río La Cañaza, hasta la catarata (3100 m)

Especies	300m	600m	900m	1200m	1500m	1800m	2100m	2400m	2700m	3000m	Total
<i>Astyanax aeneus</i>	0	30	12	5	1	1	0	5	16	19	89
<i>Agonostomus monticola</i>	3	12	10	2	0	4	3	3	3	4	44
<i>Awaos transandeanus</i>	14	0	0	3	2	0	0	0	0	1	20
<i>Brycon behreae</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Brachyrhaphis roseni</i>	0	0	0	0	3	1	4	0	0	0	8
<i>Dormitator latifrons</i>	0	0	1	0	0	2	0	0	5	6	14
<i>Eleotris picta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Gobiomorus maculatus</i>	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
<i>Lutjanus argentiventris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Poeciliopsis elongate</i>	33	1	0	1	0	0	0	0	0	0	35
<i>Pseudophallus starki</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	3
Total	60	45	24	11	6	8	7	9	24	30	224
Número de especies	6	5	4	4	3	4	2	3	3	4	11

Cuadro 2. Funciones discriminantes de la composición de especies en cada uno de los segmentos del río La Cañaza, Golfito 2005

Especies	I Función Discriminante	II Función Discriminante
<i>Astyanax aeneus</i>	-1.62	-3.60
<i>Agonostomus monticola</i>	-4.30	-0.43
<i>Awaos transandeanus</i>	-7.53	-0.06
<i>Brachyrhaphis roseni</i>	-0.33	6.81
<i>Dormitator latifrons</i>	5.22	1.91
<i>Gobiomorus maculatus</i>	10.27	-0.21
<i>Poeciliopsis elongata</i>	7.72	-2.21
<i>Pseudophallus starki</i>	-1.44	2.97

Cuadro 3. Contribución (%) a la inercia total de las especies de peces de agua dulce explicada por las variables físico-químicas en el río La Cañaza, Golfito 2005

Especies	Inercia (%)
<i>Astyanax aeneus</i>	30.20
<i>Agonostomus monticola</i>	7.33
<i>Awaos transandeanus</i>	7.03
<i>Brachyrhaphis roseni</i>	5.55
<i>Dormitator latifrons</i>	5.55
<i>Gobiomorus maculatus</i>	3.31
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.79
<i>Poeciliopsis elongata</i>	38.84
<i>Pseudophallus starki</i>	1.37

Cuadro 4. Contribución (%) a la inercia total de las especies de peces de agua dulce explicada por la cobertura del sustrato en el río La Cañaza, Golfito 2005

Especies	Inercia (%)
<i>Astyanax aeneus</i>	24.21
<i>Agonostomus monticola</i>	10.57
<i>Awaos transandeanus</i>	17.73
<i>Brachyrhaphis roseni</i>	7.21
<i>Dormitator latifrons</i>	7.08
<i>Gobiomorus maculatus</i>	4.34
<i>Lutjanus argentiventris</i>	1.28
<i>Poeciliopsis elongata</i>	25.58
<i>Pseudophallus starki</i>	1.51

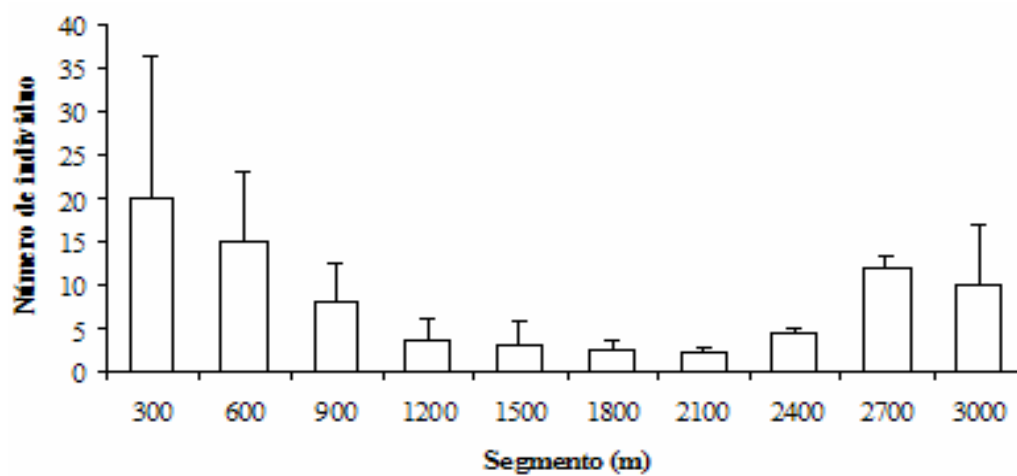


Figura 1. Promedio (\pm desviación estándar) del número de peces observados según el segmento, en el río La Cañaza, Golfito 2005

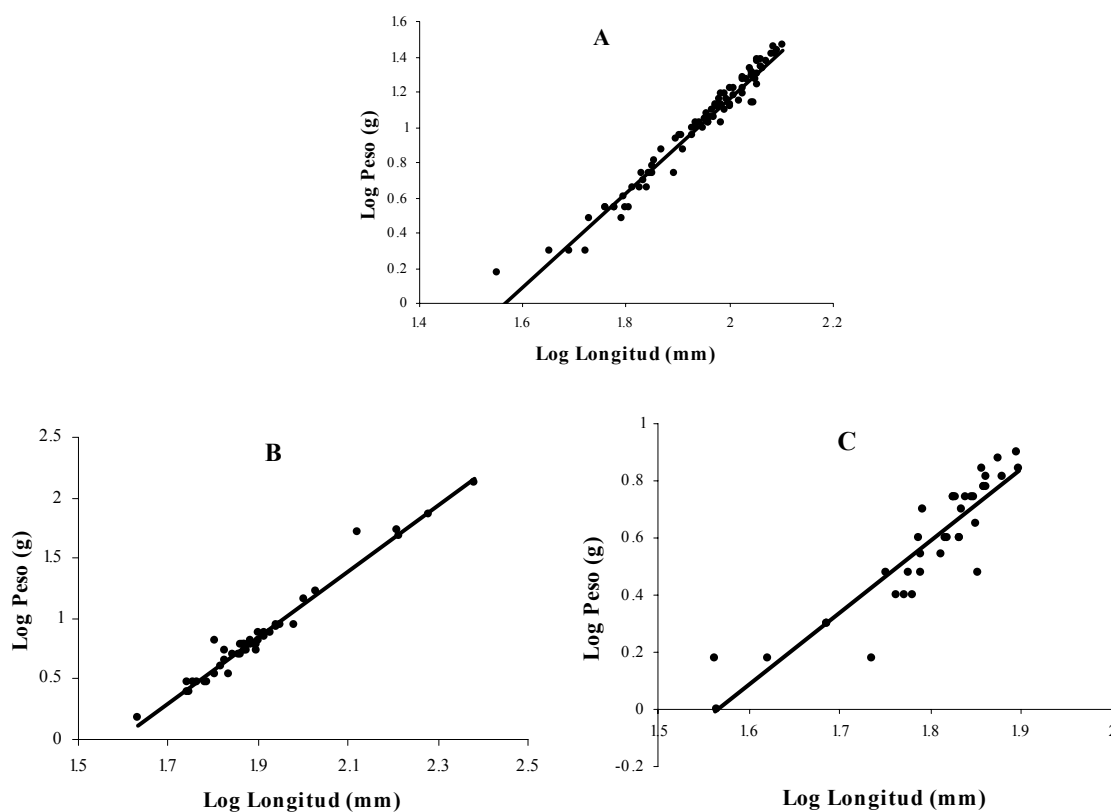


Figura 2. Longitud total (mm) con relación al peso (g) en: A *Astyanax aeneus* ($y = 2.6794x - 4.194$, $R^2 = 0.9667$), B *Agonostomus monticola* ($y = 2.7299x - 4.3422$, $R^2 = 0.9705$) y C *Poeciliopsis elongata* ($y = 2.5206x - 3.948$, $R^2 = 0.829$), en el río La Cañaza, Golfito 2005.

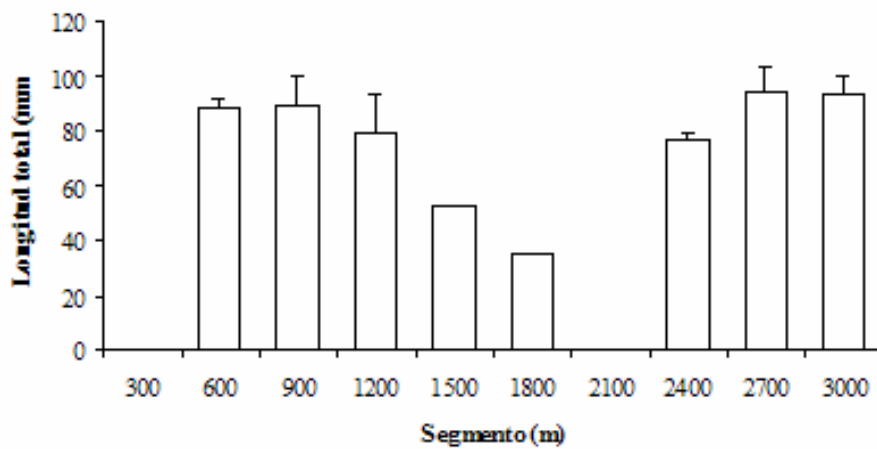


Figura 3. Promedio (\pm desviación estándar) de la longitud total (mm) para *Astyanax aeneus* según el segmento del río La Cañaza, Golfito 2005

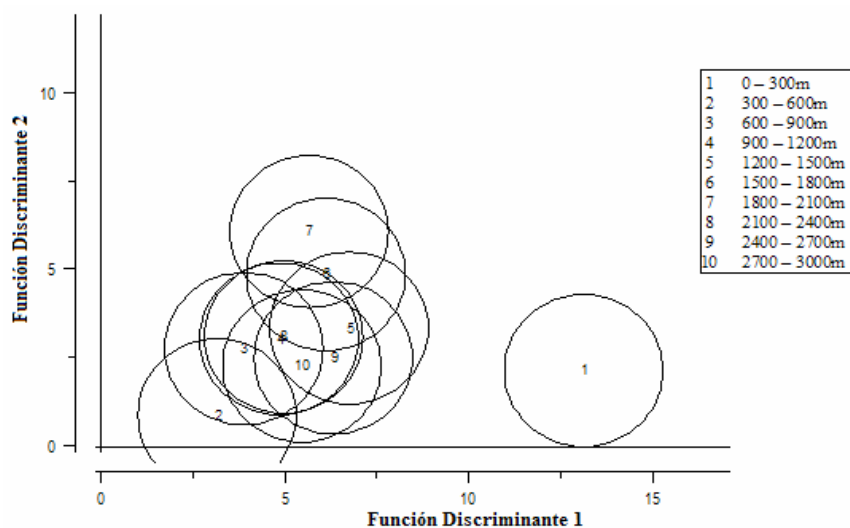


Figura 4. Promedios de las funciones discriminantes que explican la variabilidad en la composición de especies en segmentos de 300m desde la desembocadura del río La Cañaza hasta la catarata (3100m), Golfito 2003.

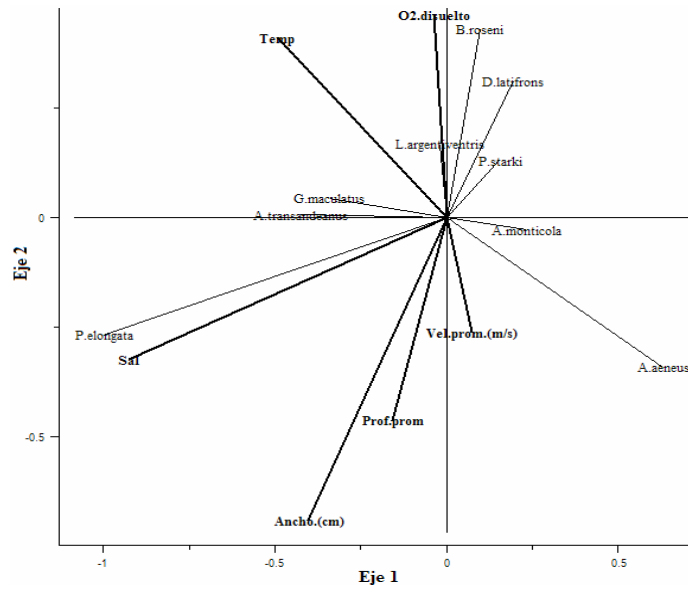


Figura 5. Análisis de correspondencia canónica que muestra la relación entre los peces de agua dulce y las variables físico-químicas en el río La Cañaza, Golfito 2005.

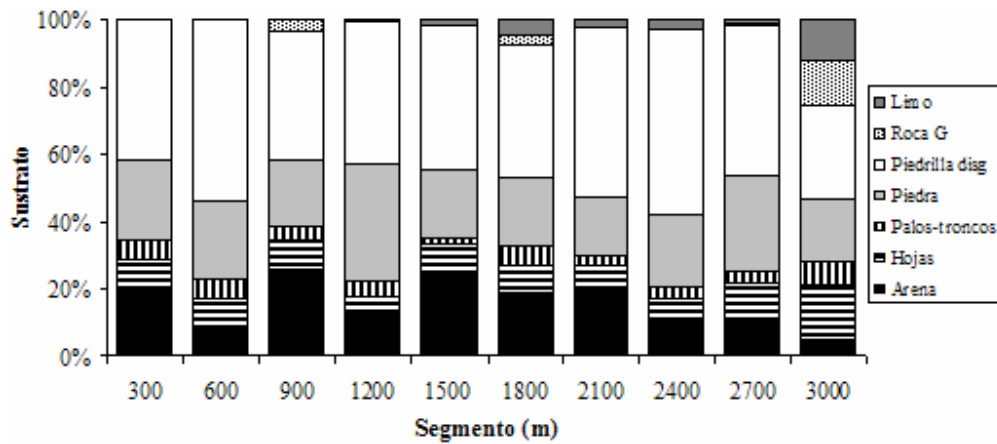


Figura 6. Porcentaje de cobertura del sustrato en segmentos de 300m desde la desembocadura del río La Cañaza hasta la catarata (3100m), Golfito 2003.

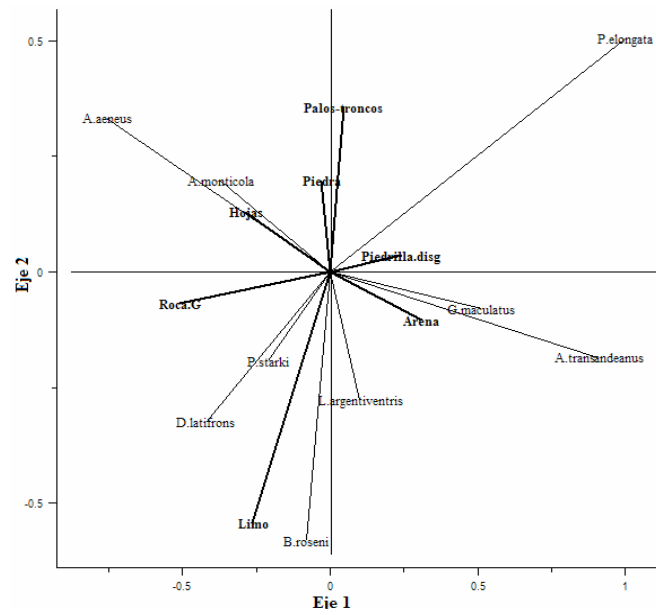


Figura 7. Análisis de correspondencia canónica que muestra la relación entre los peces de agua dulce y la cobertura del sustrato en el río La Cañaza, Golfito 200

Aborto floral inducido por larvas de curculiónidos en *Ceiba pentandra* (Bombacaceae)

Mauricio Fernández Otárola

En muchas especies vegetales que varían ampliamente en su taxonomía y ecología, solo una pequeña proporción de las flores producidas logran desarrollar frutos viables (Stephenson 1981). Esto es debido en gran parte a la abscisión o aborto de muchas de esas estructuras florales o frutos inmaduros durante sus etapas de desarrollo. Este mismo fenómeno se presenta en niveles iniciales del desarrollo de la flor y del fruto, como por ejemplo, el aborto de ovarios o semillas en varias especies (Rocha y Stephenson 1991, Stephenson 1981).

Las razones propuestas para explicar ese aborto selectivo son muchas y no son mutuamente excluyentes, pudiendo varios de estos factores operar a la vez en una misma especie, individuo y momento dado. Varían desde competencia por el acceso a recursos, selección de la descendencia más vigorosa, proporción de fertilización, depredación de flores, frutos o semillas, disponibilidad de recursos por la planta madre, condiciones climáticas, etc (Rocha y Stephenson 1991, Stephenson 1981).

Ceiba pentandra es un árbol con distribución pantropical, en el que se dan floraciones masivas que se alternan en periodos muy variables de tiempo, que pueden ser anuales o supra anuales (Gribel *et al.* 1999, Lobo *et al.* 2003). En cada floración se producen miles de botones lo que representa un gasto energético enorme para la planta, sin embargo una gran proporción de estos botones son abortados previamente a la apertura de la flor, lo que es un hecho poco estudiado en el aborto vegetal. Posteriormente se da el aborto de miles de ovarios o frutos inmaduros. Stephenson (1981) menciona que se desarrolla un fruto por cada mil flores producidas, pero ese número pueden ser muy alto en algunos casos e incluso el árbol puede no producir frutos del todo (Gribel *et al.* 1999 y observaciones personales).

Los objetivos del presente trabajo consisten en determinar el papel del parasitismo por parte de larvas de curculiónidos y moscas en el aborto de estructuras reproductivas entre tres árboles de *C. pentandra*. Realizar comparaciones de la abundancia de esos parásitos entre estructuras abortadas y no abortadas, estimar la cantidad y como varía la composición de las estructuras florales abortadas en el tiempo para uno de esos árboles. Ligado a lo anterior, acumular información sobre la ecología de las especies de curculiónidos que parasitan las estructuras florales *C. pentandra*.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito y áreas cercanas a este, durante el mes de enero del 2005. Se colectaron botones florales y ovarios de tres árboles de *Ceiba pentandra*. El primero ubicado en la zona de la Lechería en un área abierta, el segundo en el bosque cercano a quebrada La Gamba y el tercero a orillas de la carretera a Golfito en una zona abierta residencial, cercana al Manglar de Purruja. Todos los árboles eran adultos llegando hasta los 45 m de altura y con floración en todas sus ramas.

En cada uno de estos se colectaron muestras de botones y ovarios caídos con varios días de anterioridad en diversas partes del suelo bajo el árbol, así como caídos en la noche anterior al día de colecta. Para esto se colocaron seis bolsas plásticas de 110 x 85 cm (5.61 m²) para colectar estas estructuras recién caídas y estimar las tasas de aborto en distintos momentos de la floración.

Para el árbol de La Gamba no se colectaron botones ya que esta etapa de su floración había terminado en el momento del muestreo.

Además se bajaron dos ramas que se encontraban aproximadamente a 20 metros de altura y que presentaban botones y ovarios del árbol de Purruja. Esto se hizo en diferentes momentos de la floración, para estimar así el grado de infección por curculiónidos y moscas que se presentaba en la parte alta de este. Las ramas se bajaron usando una cuerda que se subía con ayuda de un hilo delgado de nylon, lanzado mediante una resortera forestal.

De los botones y ovarios abortados así como de los obtenidos directamente de las ramas del árbol, se seleccionó una muestra al azar. Estos fueron disectados en búsqueda de larvas y huevos de curculiónidos de las dos especies parásitas, una en el área de las anteras en el botón y otra en el ovario, así como de moscas anotando el número de individuos presentes. De esta forma se categorizaron según su tipo de daño en: curculiónido, mosca, ambos o ninguno.

A cada botón se le midió el diámetro máximo y la longitud saliente de los pétalos con respecto al cáliz, para así determinar su grado de desarrollo. En el caso de los ovarios estos se extraían de las demás partes florales y se les medía el diámetro máximo.

A una muestra de las larvas de curculiónidos encontradas en ambos, se les midió el ancho máximo de la cabeza para así determinar el número de estadios larvales que presentaban. La medición fue hecha usando un micrómetro instalado en un estereoscopio a un aumento de 40X y usando una regla de 2 mm de longitud, montada en una lámina fija, para realizar la calibración del tamaño. Finalmente, se criaron larvas de las dos especies de curculiónidos para identificarlas mediante los individuos adultos y determinar el lugar en el que se da la pupación.

Resultados

Tanto los ovarios como los botones presentan como parásito a una especie diferente de curculiónido. Una especie se encontró únicamente en los botones en el área de las anteras y fue identificada como *Lonchophorus fusiformis* (Champion). La otra especie se encontró únicamente en los ovarios que carecieran de las otras estructuras florales (aquellos en los cuales la flor ya hubiera caído dejando únicamente al ovario en el árbol), y se identificó como *L. santarosae* (Clark), con base en solo un individuo adulto obtenido.

Casi la totalidad de los botones analizados presentaban una sola larva de curculiónido (98,86% de los disectados) y como máximo dos. En los ovarios, el 100% de los analizados presentaban una sola larva de curculiónido. No se encontró ningún botón que presentara a las dos especies de curculiónidos.

L. fusiformis se alimenta principalmente del polen contenido en las anteras, pupando en el interior del botón en la zona basal de este, destruyéndolo por completo. En el caso de *L. santarosae*, la larva se alimenta de los óvulos y estructuras carnosas alrededor de estos y su pupación se da perforando una cámara en dirección al pedúnculo floral. En ambas especies se presentan tres estadios larvales los cuales tienen tamaños similares, pero en la especie de los ovarios, los estadios tienen rangos de tamaño más amplios (fig. 1).

Para los botones abortados se encontró que en los árboles de la Lechería y Purruja (para el árbol de la Gamba no se disponía de datos suficientes) el principal agente de daño siempre fue los curculiónidos. Además, existe una diferencia significativa en la importancia relativa que cada tipo de daño tiene entre los árboles estudiados ($G=13.480$, $gl=3$, $p=0.004$, fig. 2). Esa diferencia es notable en todas las categorías y el ataque por curculiónidos es más intenso en el árbol de Purruja.

Por su parte, para los ovarios abortados también se encontró una diferencia significativa en el tipo de daño que presentaban entre los tres árboles estudiados ($G=32.476$, $gl=6$, $p<0.001$, fig. 2). En este caso la categoría de daño por curculiónidos y la de ningún daño fueron las más variables a la vez de las más abundantes en los tres árboles.

En el árbol de Purruja se encontraron diferencias drásticas en el tipo de daño que presentaban los botones abortados con respecto a aquellos que no habían sido abortados (fig. 3), dándose un comportamiento opuesto entre las categorías de daño por curculiónidos y ninguno. Sin embargo, a diferencia de lo ocurrido para los botones, no se encontraron diferencias en el tipo de daño que presentaban los ovarios abortados de los que se mantenían en el árbol, ($G=0.012$, $gl=2$, $p=0.994$, análisis omitiendo la categoría de daño “ambos”, fig. 3), siendo su distribución casi idéntica. Esto es un indicativo de diferentes velocidades de aborto o sensibilidad al parásito por parte de la planta en las diferentes estructuras o momentos de la floración.

En cuanto a la rapidez con que se da el aborto, para los ovarios parece no ser tan inmediato encontrándose larvas de curculiónido de hasta el segundo estadio aún en las ramas del árbol. La variancia del tamaño de los ovarios abortados fue significativamente mayor que la presentada por los no abortados que presentaban curculiónidos ($F_{(19,20)}=7.96$, $p<0.001$). Sin embargo no se encontró diferencias en su promedio ($t=1.22$, $gl=39$, $p=0.23$).

Se realizó un análisis de covarianza para determinar la relación existente entre el diámetro del ovario y el tamaño de la larva del curculiónido presente en este (según el ancho de su cápsula cefálica). Esto no se realizó para los botones por la baja muestra de larvas medidas disponible. El árbol de procedencia fue un factor categórico en el análisis. Este análisis se realizó inicialmente tomando en cuenta a todos los ovarios de los que se tenían datos. Se encontró una relación no significativa ($R^2=0.316$ para el modelo, $n=66$) entre el tamaño de la larva y el diámetro del ovario ($F_{(1,62)}=2.286$, $p=0.136$), pero si se encontraron diferencias para el tamaño de las larvas entre los árboles ($F_{(2,62)}=8.176$, $p=0.001$, fig. 4).

Posteriormente este análisis se realizó excluyendo a los ovarios no colectados en el día siguiente a su aborto, o sea, a los que se les desconocía el tiempo de permanencia en el suelo. Esto se hizo debido a que en estos casos el ovario detiene su crecimiento, pero no ocurre lo mismo con la larva de curculiónido en su interior, lo que afecta la relación entre las variables. En este caso las conclusiones fueron opuestas, encontrándose una relación significativa ($R^2=0.341$ para el modelo, $n=53$) entre el tamaño del ovario y el de la larva ($F_{(1,49)}=8.298$, $p=0.006$), pero sin diferencias significativas en el tamaño de las larvas entre los tres árboles ($F_{(2,49)}=0.541$, $p=0.586$, fig. 4).

En cuanto a las larvas de moscas, varias especies fueron encontradas en los botones y ovarios, pero no se diferenciaron entre estas. Se encontró que parasitan los botones hasta después de su caída y en una cantidad muy pequeña, aparentemente no influyendo en su aborto. En cambio pueden parasitar los ovarios desde que estos se encuentran en el árbol. Además, existe una relación entre el tamaño del ovario y la presencia de las larvas, tendiendo estas a encontrarse en los de mayor diámetro ($t=6.863$, $gl=172$, $p<0.001$, fig. 5). El número de larvas de moscas era variable, llegando hasta 19 individuos en los ovarios.

Finalmente en cuanto a la composición de los abortos conforme pasa el tiempo de floración para el árbol de Purruja (tasas de caída de flores y aborto de botones y ovarios por día), se observa, como es esperado, que las flores y ovarios tengan un comportamiento inverso. Flores, en este caso se refiere a la caída de todas las partes florales menos el ovario que queda en el árbol (cuadro 1). En este caso, el aborto de ovarios supera en importancia por mucho al de botones y una gran cantidad de botones escapan al parasitismo por los curculiónidos.

Se estimó el número de flores producidas y abortadas diariamente para un área de 10 m de radio alrededor del tronco del árbol de Purruja, siguiendo lo planteado por Gribel *et al.* (1999). Se calculan datos para tres fechas, que se muestran en el cuadro 1 y se estima un total de flores abortadas en 7 días de 338607 (en el cálculo de este número no se tomó en cuenta el número de ovarios abortados, para evitar la duplicación de datos).

Discusión

Existen reportes de que el género *Ceiba* es hospedero de *Loncophorus fusiformis*, sin embargo, no se menciona el lugar en el que esta especie oviposita y se desarrolla (Clark y Burke 1986). En *Bombacopsis quinata*, otra bombacacea, se reporta a *Anthonomus santarosae* desarrollándose en los botones florales (Clark y Burke 1986). Sin embargo no se ha reportado su parasitismo en *Ceiba*. Es necesario comprobar si *A. santarosae* y *L. santarosae* corresponden a la misma especie y lo que se dio fue un cambio en el nombre desde su descripción a la actualidad. La especificidad hacia el hospedero en algunas familias de curculiónidos no es tan alta, siendo más bien a nivel de género, o a nivel de familia vegetal, lo que podría ocurrir en este caso con *L. santarosae* (Burke 1976).

Las dos especies de curculiónidos encontradas en la flor de *C. pentandra* tienen un marcado efecto en el éxito reproductivo del árbol en la zona estudiada. Como es normal en la familia curculionidae, las hembras de ambas especies colocan un solo huevo por flor u ovario y parecen tener la capacidad de detectar la oviposición previa por parte de otra hembra en una estructura u órgano dado. Esto es evidente en los resultados al cuantificar el número de larvas por estructura. La señal posiblemente química debe ser dejada luego de ovipositar. De esta forma se evita la competencia entre las larvas o hasta el posible canibalismo (Paul Hanson, com. pers.). En cambio, el patrón de las larvas de mosca es opuesto y la hembra oviposita varios huevos en el mismo lugar. Este hecho es normal en este grupo y posiblemente no perciben la señal dejada por la hembra de curculiónido, pudiéndose encontrar las dos especies en la misma estructura.

La no coexistencia de larvas de curculiónidos de las dos especies en la misma flor, puede deberse a que ambas especies tienen la capacidad de reconocer señales químicas posiblemente dejadas por la hembra de la otra especie al ovipositar. Sin embargo, el encontrar a la especie de curculiónido del ovario, solamente en ovarios que carecieran de las demás estructuras florales (posterior a la apertura de la flor, cuando pétalos, anteras y estigmas han caído), parece indicar que esta especie posterga la oviposición hasta que estos se encuentren disponibles en el árbol.

El colocar un solo huevo por estructura hace que el ataque o los efectos del parasitismo de los curculiónidos en los botones y ovarios de *C. pentandra* se incrementen, ya que, cada hembra desarrolla varios huevos (Paul Hanson, com. pers.). De esta forma los curculiónidos superan grandemente a las moscas como agente de aborto. Esto es claramente visible en las figuras 2 y 3, donde el daño por curculiónido es de los más abundantes en las estructuras abortadas.

C. pentandra parece ser una especie con una alta capacidad de detectar el daño en sus estructuras florales. Para los botones en muchos casos, aparentemente el daño mecánico producido por las hembras de curculiónidos durante la perforación de las capas del botón para la oviposición, es suficiente para desencadenar el proceso de aborto (obs. pers.). Esto hace suponer que el aborto generalmente es muy rápido en esta estructura. Esto es evidente en la figura 3a, en la que en las ramas del árbol casi no se encuentran botones parasitados, pero en los caídos el parasitismo es ampliamente dominante. Esto sería ventajoso para el árbol, ya que así, evita el

gasto de energía en el desarrollo de flores que estarían seriamente dañadas debido a la acción de la larva, lo que impediría su fertilización o el posterior desarrollo de los frutos.

Para la larva del botón por su parte, es favorable que la estructura en la que se encuentra sea abortada rápidamente. De esta forma evita el daño que pueden sufrir al botón abrirse y quedar expuesta o incluso caer de este. Al botón caer la larva puede terminar su desarrollo y además utilizarlo como un “capullo” protector que la mantiene aislada y protegida, especialmente durante el periodo de alta vulnerabilidad de la pupación. Si el botón no se encuentra muy desarrollado y cerca de abrirse, consistirá en una estructura más compacta y menos vulnerable.

En la figura 3a, también se nota que las moscas no son un factor de aborto de botones al no encontrarse en la parte superior del árbol y posiblemente son depredadores oportunistas de las estructuras ya caídas, no perjudicando al árbol. En las figuras 2a y 3a, se aprecia además, que los botones sanos también son abortados, pero en una menor proporción. Las razones para explicar esto no son claras, pero en estos puede que se haya dado algún tipo de daño no observado o imposible de cuantificar. Además, muchos de estos botones pueden haber caído debido a la influencia de factores ambientales como viento, roce entre las ramas o por influencia de los murciélagos nectarívoros polinizadores u otros. Esto explicaría la baja importancia de esta categoría entre los árboles.

Existe alta variabilidad en el tipo de daño de los ovarios abortados entre los diferentes árboles (fig. 2b). *L. santarosae* es en este caso el principal parásito agente de aborto, pero su importancia es muy variable entre los árboles. Además compite en importancia con los ovarios abortados que no presentan algún daño aparente. Este aborto de ovarios sin daño puede ser resultado de flores no polinizadas o fertilizadas, siendo luego desechados por el árbol. Esto tiene sentido al considerar que el árbol ubicado en La Gamba presentó el menor porcentaje de aborto de ovarios sanos y es el único que se ubica en una zona boscosa (fig. 2b). Según Quesada *et al.* (2003 y 2004) especies de *Ceiba* y otras bombacáceas ubicadas en zonas abiertas o alteradas reciben una menor visitación por parte de murciélagos nectarívoros que son sus principales polinizadores, aumentando la cantidad de flores no visitadas. Esto es congruente con los mayores abortos de ovarios sin daños en los árboles de la Lechería y Purruja. Dado lo anterior, la importancia o el efecto negativo que la especie de curculiónido de los ovarios tenga sobre el éxito reproductivo de un árbol particular, podría depender en parte del ambiente en que este se encuentre.

La igualdad en la importancia de las categorías de daño de los ovarios, ya se encontraran estos abortados o en el árbol, (fig. 3b), apoya la idea de que en estas estructuras el aborto no es inmediato, manteniéndose las parasitadas en el árbol por un tiempo desconocido. La variación en los tamaños entre los ovarios abortados y los que se encuentran en el árbol es también una evidencia de esto. Este hecho difiere de lo ocurrido en los botones, en los cuales casi no hay parásitos presentes en el árbol (fig. 3a). Además, en los ovarios, las moscas si pueden ser un factor de aborto, ya que su ataque se está dando en el árbol. Su menor incidencia puede deberse a la presencia de múltiples larvas en la misma estructura, a diferencia de lo ocurrido con las larvas de curculiónidos y posiblemente a una menor especificidad hacia el hospedero.

Debido a lo específico de la zona de oviposición, cada especie de curculiónido es responsable del aborto de las estructuras reproductivas en diferentes momentos de su desarrollo. El ataque de *L. santarosae* es posterior o secundario, afectando a los ovarios provenientes de botones no atacados por *L. fusiformis*. Esto hace que la disponibilidad de espacio para los

curculiónidos de los ovarios, este determinado por la intensidad del ataque de la especie de los botones, así como por la intensidad o tamaño de la floración.

Al analizar la relación entre el tamaño de la larva y el ovario que esta hospeda e incluir ovarios con varios días de haber sido abortados, la relación se ve alterada debido a que cuando el ovario cae se interrumpe su desarrollo, pero el crecimiento de la larva continúa (fig. 4). Por esto, al excluir a esos ovarios “viejos” del análisis si se encuentra una relación significativa. Esto indica que se da un crecimiento del ovario en el árbol luego de darse la oviposición de la hembra, o sea, que el aborto de estas estructuras tiende a ser algo tardío. Este crecimiento es suficiente para encontrar una tendencia a un mayor tamaño en los ovarios parasitados abortados con respecto a los que aún se encuentran en el árbol.

Este crecimiento sería conveniente para la larva, ya que el ovario sufrirá un mayor desarrollo aumentando los recursos disponibles para esta. El crecimiento también afectará el área del pecíolo que es importante en muchos casos en el momento de la pupación. Además explica el porqué la hembra espera hasta que el ovario se encuentre libre de las otras estructuras florales para ovipositar, evitando así que sus larvas caigan debido a la alta sensibilidad del botón antes de la apertura de la flor cuando el ovario es aún muy pequeño. Para el árbol un ovario es una estructura valiosa, que sobrevivió a la primera fase de ataque (botón) y en el cual ya se ha invertido una mayor cantidad de energía. Su importancia es mayor en caso de que sus óvulos hayan sido fertilizados. Desde este punto, es comprensible esa permanencia extra en el árbol.

En el caso de las moscas, las hembras seleccionan los ovarios más grandes a su disposición (fig. 5), lo que beneficia directamente a sus larvas al proveerles de una mayor cantidad de recursos. Este comportamiento tiene mayor importancia si se considera que varias larvas se desarrollan en el mismo ovario, disminuyendo los recursos disponibles para cada una.

La diferencia entre los tamaños de las larvas del curculiónido del ovario entre los árboles al considerar los ovarios viejos, es explicada por la diferencia en el momento de la floración en la que se realizó el muestreo en cada uno. El árbol de la Gamba que presenta el tamaño de larva más grande se encontraba al final de la fase de abortos de ovarios y su floración había terminado. De esta forma las larvas de los ovarios caídos habían tenido suficiente tiempo para crecer, alcanzando tamaños mayores (fig. 4). El árbol de la Lechería fue muestreado en la etapa intermedia de su floración presentando larvas de tamaños intermedios y el de Purruja se muestreo en la parte inicial e intermedia de su floración, por esta razón los tamaños de sus larvas son los más pequeños. Al eliminar a los ovarios viejos del análisis, se elimina ese factor diferencial o temporal en el crecimiento y los datos se homogenizan para todos los árboles, no detectándose diferencias significativas entre estos.

En cuanto a la importancia en la composición de abortos de las diferentes estructuras florales, el comportamiento inverso entre las flores y los ovarios es el esperado. Al caer la flor el ovario queda en la planta y puede ser abortado por múltiples causas posteriormente (cuadro 1). Por esto, el aborto de botones es superior al de ovarios solamente al inicio de la floración, cuando los ovarios individuales son escasos en las ramas del árbol. Conforme su número se incrementa estos conforman la mayoría de los abortos, lo que puede deberse a la mayor diversidad de parásitos que lo causan y a los factores no relacionados con estos antes mencionados. La caída constante de botones a lo largo de la floración indica que su producción así como el ataque por los curculiónidos (principal causa de aborto) es constante a lo largo de gran parte de la floración y no es un evento explosivo inicial.

Al comparar los datos publicados por Gribel *et al.* (1999) con los datos de abortos para el árbol de Purruja, él estima la producción total de flores para dos árboles de *Ceiba pentandra* en

el Amazonas en 655000 y 265000. La floración del árbol de Purruja puede ser mucho mayor al considerar la caída de 338600 flores en tan solo siete días (usando el mismo método de estimación) y durando la caída de flores al menos 15 días. Esta variabilidad en el número de flores va a depender de una gran cantidad de factores como el tamaño del árbol, su disponibilidad de recursos, las condiciones particulares de cada zona, pero ejemplifica claramente la intensidad y la inversión de energía que cada floración representa.

Cuando se mencionan producciones en masa, principalmente de frutos, siempre se les explica como una estrategia de la planta para intentar saciar a la gran cantidad de depredadores de sus semillas (Jansen 1971, Kelly y Sork 2002). En el caso particular estudiado, la floración en masa presentada por *C. pentandra* demuestra ser una técnica eficiente para saciar a los depredadores iniciales de sus flores. Esto se demuestra al observar como una gran cantidad de los botones producidos, escapan al ataque por los curculiónidos y llegan a abrirse como flor, quedando luego el ovario en el árbol (cuadro 1). Para los ovarios la estrategia probablemente sea igual de eficiente para diluir la depredación. Sin embargo la alta tasa de aborto de botones sin daños encontrada, reducen seriamente la efectividad de la producción masiva de flores y puede ocasionar que el parasitismo por los múltiples agentes observados eviten por completo la fructificación, como se observó en al menos uno de los árboles estudiados.

Referencias

- Burke, H.R. 1976. Bionomics of the Anthonomine weevils. *Annu. Rev. Entomol.* 21:283-303.
- Clark, W.E. y H.R. Burke. 1986. A new Neotropical species of *Anthonomus* (Coleoptera: Curculionidae) associated with *Bombacopsis quinata* (Bombacaceae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 88(2): 320-327
- Gribel, R., P.E. Gibbs y A.L. Queiróz. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in central Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 15: 247-263
- Jansen, D.H. 1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology* 52:964-979
- Kelly, D. Y V.L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where?. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:427-47
- Lobo, J.A., M. Quesada, K.E. Stoner, E.J. Fuchs y. Herrerías-Diego, J. Rojas y G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *Am. J. Bot.* 90(7): 1054-1063
- Quesada, M., K.E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara, J.A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406
- Quesada, M., K.E. Stoner, J.A. Lobo y. Herrerías-Diego, C. Palacios-Guevara, M.A. Mungía-Rosas, C.A. O.-Salazar y V. Rosas-Guerrero. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica*, 36(2):131-138
- Rocha, O.J. y A.G. Stephenson. 1991. Order of fertilization within the ovary in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). *Sex Plant Reprod.* 4: 126-131
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.

Cuadro 1. Cantidad de partes florales abortadas por día, según estimaciones para un área con radio de 10 m, alrededor del árbol de Purruja, para tres fechas a lo largo de su floración. Los datos de las fechas 19 y 24 de enero son estimados con base en la caída total de cuatro y dos días respectivamente.

Fecha	Flores	Botones	Ovarios	total
19 enero	40533	19976	27667	88176
22 enero	18641	11556	56270	86466
24 enero	11237	6823	26248	44307
total	70410	38355	110185	218950

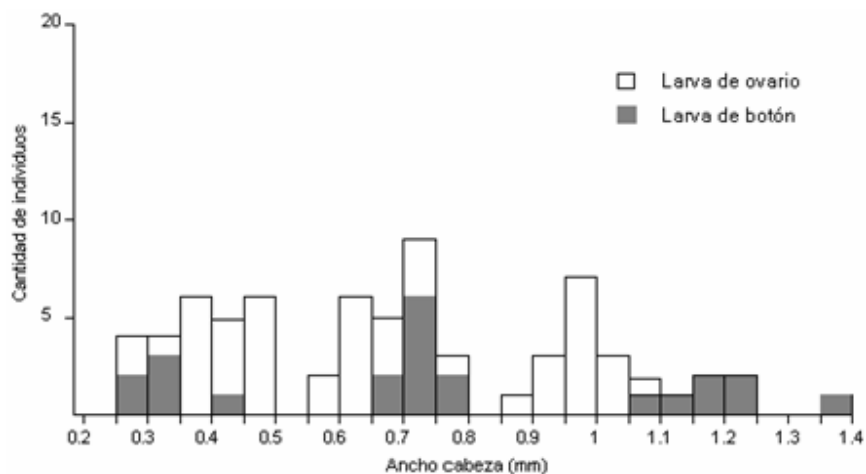


Figura 1. Representación de los estadios larvales (superpuestos) para las especies no identificadas de curculiónidos de ovarios y botones de *Ceiba pentandra*, según el ancho máximo de la cápsula cefálica larval (larva ovario n=66, larva botón n=23).

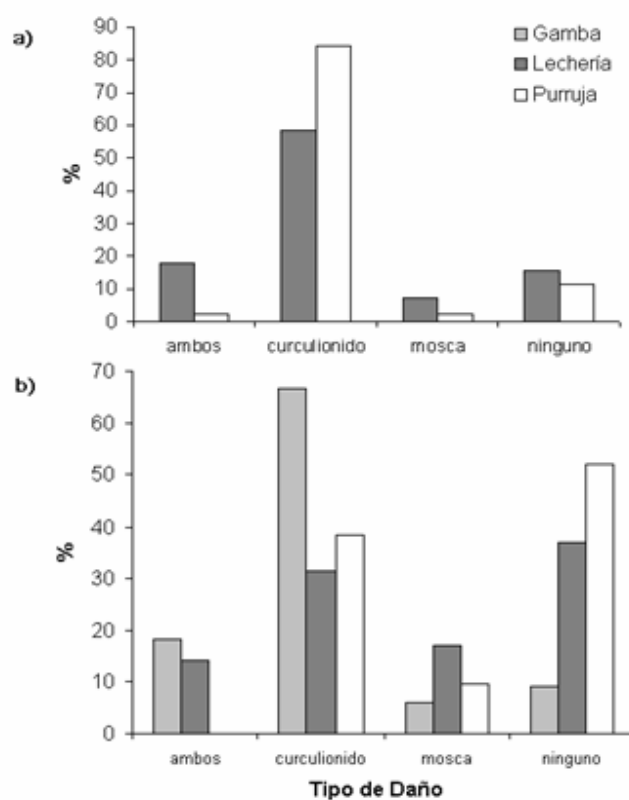


Figura 2. Tipo de daño según el árbol: a) botones abortados (Gamba no hay datos, Lechería n=133, Purruja n=44) y b) ovarios abortados (Gamba n=33, Lechería n=35, Purruja n=52)

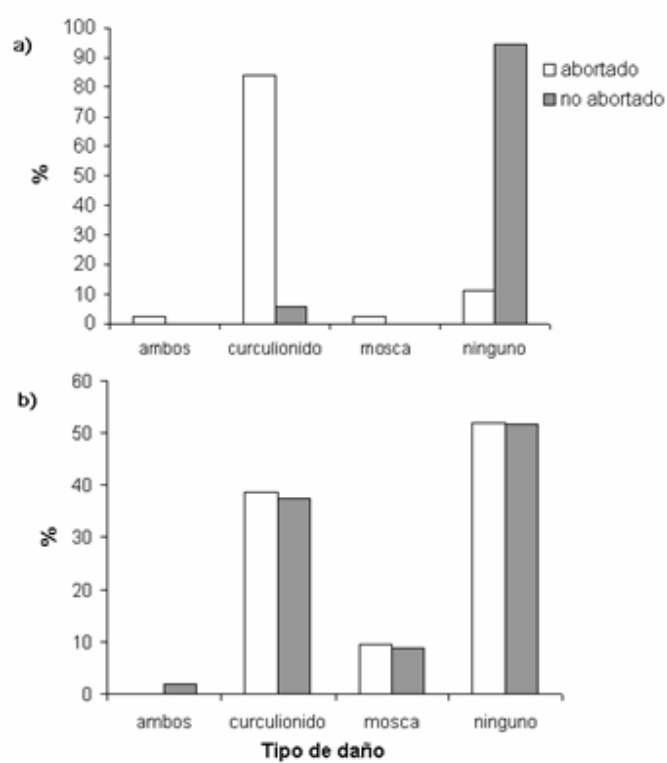


Figura 3. Tipo de daño en el árbol de Purruja para: a) botones abortados y no abortados (abortados n=44, no abortados n=73), b) ovarios abortados y no abortados (abortados n=96, no abortados n=129)

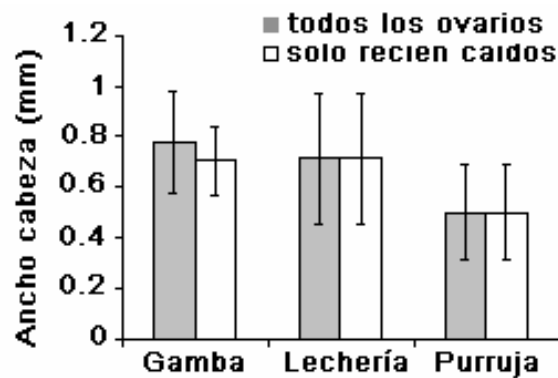


Figura 4. Ancho máximo promedio de la cabeza larval (\pm DE) para las larvas de los curculiónidos en los ovarios según su árbol de procedencia (todos: Gamba n=24, Lechería n=12, Purruja n=30; recién caídos: Gamba n=11, Lechería n=12, Purruja n=30).

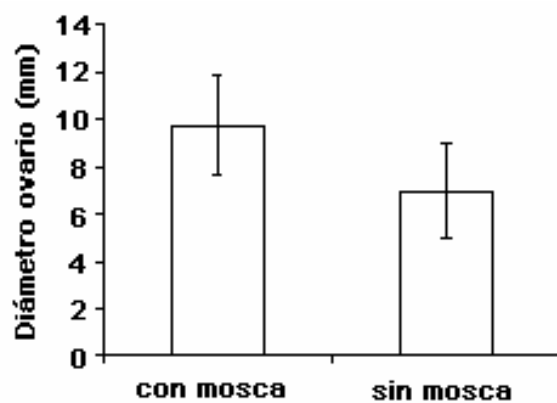


Figura 5. Diámetro promedio del los ovarios (\pm DE) de *C. Pentandra*, según su uso por las larvas de moscas (con mosca n=30, sin mosca n=144).

Polinización y biología reproductiva de *Senna reticulata* (Caesalpinaceae)

María Gabriela Gei

Los insectos y otros animales que visitan flores obtienen alimento de las flores que visitan, comúnmente como polen o néctar. Éste es un aspecto de una relación de mutuo beneficio, donde las plantas obtienen a cambio el servicio de los polinizadores de transportar el polen desde una flor a otra (Proctor *et al.* 1996).

Para una planta el ofrecer polen como alimento puede también representar un problema pues debe sobrevivir cierta cantidad de polen para asegurar la reproducción de la planta (Barth 1991). Han surgido varios tipos de respuesta a este problema como ofrecer néctar por ejemplo. *Senna* y *Cassia*, dos géneros cercanamente emparentados, no ofrecen néctar. Las flores de estas leguminosas tienen anteras que abren solamente en sus ápices de manera que el polen no escapa fácilmente sino es por aberturas de éstos y ciertas abejas no son capaces de obtener polen de manera tradicional (Michener 1962). Aquí presenciamos heterantería o diferenciación de los estambres: el polen es seco y dispersado desde el ápice de las anteras para la polinización mientras que hay otros estambres que son nutritivos y atractivos para los polinizadores pero infértiles en algunos casos.

Así, algunas especies de abejas han desarrollado una técnica de recolectar polen cuando se encuentra escondido forzándolo a salir por medio de vibraciones. Estas vibraciones provienen de los músculos para el vuelo que hacen vibrar las alas a una baja amplitud, energetizando así a los granos de polen que son liberados de la antera y dispersados al cuerpo de la abeja que al limpiarse los transfiere a las corbículas (Proctor *et al.* 1996, Wille 1963).

Como *Cassia biflora*, *Senna reticulata* crece fácil y rápidamente y empieza a florecer en Noviembre hasta finales de la época seca (Wille 1963). Muchas plantas producen regularmente más óvulos que semillas maduras. Algunas veces el óvulo no logra producir una semilla madura porque la polinización o la fertilización no ocurrieron o por factores externos como depredación de semillas pero muchas veces los óvulos abortan antes de su maduración (Rocha & Stephenson 1990).

Este trabajo pretende analizar diferentes aspectos de la polinización de *Senna reticulata*: el patrón de actividad de sus polinizadores, las interacciones entre ellos y el comportamiento de éstos con respecto a la heterantería. Además se estudiará si existe algún patrón de distribución en el porcentaje de éxito de desarrollo de semillas en los frutos de esta planta.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El estudio se realizó en los alrededores de la quebrada de la Lechería de la Reserva de Vida Silvestre Golfito, en Puntarenas Costa Rica. Este sector es un bosque de bajura en regeneración que está caracterizado según Holridge, como tropical muy húmedo (Hartshom 1991) y que presenta una precipitación anual de 4256mm (Jiménez y Soto, 1985).

Especie en estudio. *Senna* (Caesalpinaceae) es un género cosmopolita, con aproximadamente 260 especies. *S. reticulata*(Willd.) H.S. Irwin y Barneby es un árbol o arbusto de hasta 8-9 metros de alto, que se encuentra en tierras bajas, frecuentemente a orillas de quebradas hasta en zonas inundadas (Weber 2001) y comúnmente su distribución es agregada (Silander 1978). Tiene inflorescencias axilares racemosas. Sus flores son hermafroditas, el cáliz está compuesto por 5 sépalos imbricados, la corola es cigomorfa, de 5 pétalos. El androceo es

comúnmente zigomorfo, con 10 estambres, de tres tipos: 3 adaxiales estaminoidales, 4 medianos y 3 abaxiales mayores, de dehiscencia poricida o por breves fisuras apicales. El pistilo es céntrico, con un estigma puntiforme. Sus frutos son oblongos aplanados de 15 cm en promedio, con dehiscencia longitudinal (Bianco y Kraus 1997).

El trabajo de campo se realizó durante 15 días distribuidos en el mes de enero del 2005. En tres parches de *S. reticulata* se hicieron observaciones desde la 7:00 de la mañana hasta la 1:00 de la tarde anotando por diez minutos cada media hora las especies de abejas visitantes a las inflorescencias. En cada muestreo se anotó la nubosidad del cielo. Para determinar si una especie era visitante o polinizadora se observó si los individuos tenían polen en las corbículas de las patas traseras o en alguna otra parte del cuerpo. Se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnoff para dos muestras con el propósito de determinar si existen diferencias en el patrón de visitación durante el día de las diferentes especies.

Durante las horas de mayor frecuencia de visitación, se extrajo los estambres grandes a las flores de la mitad del parche. También se extrajo los estambres medianos a las flores de la otra mitad. Se contaron las visitas de las diferentes especies así como su comportamiento por diez minutos alternadamente entre los dos tratamientos. Estos comportamientos se clasificaron en las siguientes acciones: sobrevuelo, cuando el insecto se aproximaba a la flor y no se posaba; búsqueda, cuando el insecto se posaba sobre la flor pero aparentemente no extraía polen; y recolección y vibración que eran los dos métodos de extracción del recurso según la especie.

Por último, se tomaron al azar 30 frutos de cada uno de los tres parches y se contó el número de lóculos por fruto. Se anotó en cuáles lóculos había una semilla desarrollada o un aborto partiendo del extremo donde estuvo el estilo hasta el extremo peduncular o basal.

Resultados

Se encontró un total de 7 especies de abejas polinizadoras así como una especie de mosca y una de avispa como visitantes o posibles depredadores (Cuadro 1).

Se encontró que los momentos de mayor visitación no coincidieron con la nubosidad en el cielo. Se encontraron diferencias en cuanto al patrón de actividad de la cantidad total de polinizadores ($X^2= 25.46$; $gl = 7$; $p = 0.0078$). Las horas de mayor cantidad de visitas promedio fueron entre las 9:00 y las 11:00 de la mañana (Figura 1). Sin embargo, no hay diferencias entre la presencia de las diferentes especies de polinizadores ($p>0.05$, prueba Kolmogorov-Smirnoff).

Hubo diferencias significativas en la frecuencia total de visitación de polinizadores a flores con estambres medianos y con estambres grandes ($X^2= 12.67$; $gl = 1$; $p = 0.00036$). Se observó una tendencia a visitar más las flores con estambres grandes (Figura 2).

Las abejas vibradoras *Ceratina* sp1 y sp2, *Centris* sp y Halictidae se acercaron de igual manera a las flores con estambres grandes que a las que tenían estambres medianos ya sea sobrevolando o vibrando pero “buscaron” más en las flores con estambres medianos ($X^2= 5.14$; $gl = 1$; $p = 0.023$). En cuanto al comportamiento de forrajeo de cada especie polinizadora, solamente *Trigona* sp. no utiliza el método de la vibración para recolectar polen (Figura 3) y recolecta más en las flores con estambres grandes ($X^2= 16.08$; $gl = 1$; $p = 6.07 \times 10^{-5}$). Esta especie fue observada alimentándose junto con varios individuos de su especie en la misma flor y elegía las flores que habían sido visitadas por alguna abeja vibradora (observación personal).

En la Figura 4 se muestra que hay mayor porcentaje de abortos en los lóbulos 35 a 39, es decir los que están más lejanos al estilo. Estas diferencias en la distribución fueron significativas ($X^2 = 22.26$; $gl = 7$; $p = 0.0023$).

Discusión

Senna reticulata parece ser una fuente importante de polen para muchas especies de abejas (Cuadro 1). Las abejas vibradoras en flores sin anteras tubulares recolectan normalmente. Esto indica que vibran cuando reconocen este tipo de flores (Michener 1962). El hecho de poder vibrar ha de ser heredado como una actividad potencial, primero estimulada posiblemente por la dificultad de obtener polen de flores con anteras tubulares. En *S. reticulata*, las abejas polinizadoras se dedicaron más a la búsqueda en las flores con estambres medianos pues éstos son ópticamente más atractivos y es donde las abejas son atraídas para recolectar alimento, mientras el polen para la fertilización en los estambres grandes, crípticos, se les adhiere en otras partes del cuerpo (Endress 1996).

Trigona fuscipennis solo se observó recolectando, de hecho suele forrajear haciendo pequeños huecos con sus mandíbulas en las anteras y colectando el polen con ayuda de la proboscis, y también se ha reportado recogiendo los granos de polen que dejan las abejas vibradoras (Wille 1963). Además, solo se observó una especie de este género. Esto puede explicarse por el hecho de que *Trigona fuscipennis* frecuentemente marca su fuente de alimento con ferormonas que tendrían la función de agregarlas y ayudarlas a localizar el alimento en un siguiente viaje. Estas ferormonas también sirven para alejar potenciales competidores como *T. fulviventris* (Johnson *et al.* 1975). Estas abejas de tamaño mediano forrajean en grupo y también utilizan técnicas agresivas en la competencia por recursos. Es por esto que deben especializarse en sus fuentes de alimento en el espacio y en el tiempo.

Como *Cassia biflora*, *Senna reticulata* crece fácil y rápidamente y empieza a florecer en Noviembre hasta finales de la época seca (Wille 1963), también se ha observado que los polinizadores de *C. biflora* están positivamente correlacionados con la densidad de la planta (Silander 1978). La especie de planta en estudio atrajo muchas especies de abejas que aunque sean poliléticas en su mayoría pueden compartir una fuente de alimento dominante incluso con un véspido probablemente depredador. La coincidencia de estas especies en el mismo recurso parece ser explicada por diferencias en sus comportamientos de forrajeo. Los individuos del género *Trigona* dominan el recurso entre los que realizan su técnica pero parece serles conveniente compartirlo con las abejas vibradoras que les dejan polen esparcido en la flor adelantándoles parte del esfuerzo de obtención de polen. Es posible que por este oportunismo se haya observado una preferencia de las abejas por los estambres grandes pues liberan mayor cantidad de alimento y además porque contendrían más polen esparcido para las *Trigona* sp.

Varios autores han especulado que la sobreproducción de óvulos seguida de aborto de semillas no azaroso podría aumentar el vigor promedio de las semillas de la planta (Lee en Rocha & Stephenson 1990). En otra leguminosa se encontró que el aborto de semillas es no azaroso con respecto a la posición del óvulo en el ovario (Rocha & Stephenson 1990). Las posiciones de los óvulos que son fertilizadas primero son aquellas más cercanas al estilo y de hecho las fertilizadas por los tubos polínicos más vigorosos, los que crecen más rápido y podrían tener una ventaja temporal en la competencia por los recursos maternos (Buckholtz & Blakeslee en Rocha & Stephenson 1990). Es posible que suceda lo mismo con los frutos de *Senna reticulata*, pues vimos que también tiene más abortos en el extremo más lejano al estilo donde la

probabilidad que lleguen los tubos polínicos es menor. Según Rocha & Stephenson (1991), las semillas que sobreviven podrían revelar un genotipo superior o una superior combinación polen-pistilo y que podrían resultar en una mejor progenie. También cabe destacar que el aborto de algunos óvulos basales ya podría haber eliminado a los genotipos débiles haciendo difícil encontrar diferencias de desempeño de la progenie en frutos con pocas semillas (Nakamura en Rocha & Stephenson 1990).

Referencias

- Barth, F.G. 1991. Insects and flowers. Princeton University Press. Estados Unidos. Pp. 64.
- Bianco C.A. & T.A. Kraus. 1997. Observaciones sobre las especies de *Senna* (Leguminosae. Caesalpinoideae) del Sur de la provincia de Córdoba. *Multequina*, 6: 33-47.
- Endress, P.K. 1996. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. Estados Unidos.
- Hartshom, G. 1991. En: D.H. Janzen (ed). Historia natural de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp. 123.
- Janzen, D.H. 1970. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology*, 52(6):964-979.
- Jiménez, J.A. & 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.
- Johnson, L.K. & S.P. Hubbell. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology*, 56: 1398-1406.
- Johnson, C.D. & C.N. Slobodchikoff. 1979. Coevolution of *Cassia* (Leguminosae) and its seed beetle predators (Bruchidae). *Environ. Entomol.*, 8:1059-1064.
- Michener, C.D. 1962. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Rev. Biol. Trop.*, 10(2): 167-175.
- Proctor, M., P. Yeo & A. Lack. 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press, Portland.
- Rocha, O.J. & A.G. Stephenson. 1990. Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* (Leguminosae) AMER. *J. Bot.* 77(10): 1320-1329.
- Rocha, O.J. & A.G. Stephenson. 1991. Order of fertilization within the ovary in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). *Sex plantreprod*, 4: 126-131.
- Silander, J.A. 1978. Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. *Biotropica*, 10(4): 292-296.
- Weber, A. (ed). 2001. An introductory Field Guide to the Flowering Plants of the Golfo Dulce rain forests, Costa Rica. Biologiezentrum des Obösterreichischen Landesmuseums. Linz. Pp. 259-60.
- Wille, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Rev. Biol. Trop.*, 11(2): 205-210.

Cuadro 1. Familias, subfamilias y géneros de los diferentes polinizadores y visitantes de las flores de *Senna reticulata* Golfito, 2005.

Familia	Subfamilia	Género	Polinizador	Visitante
Apidae	Anthophoridae	<i>Ceratina sp1</i>	X	
		<i>Ceratina sp2</i>	X	
		<i>Centris sp1</i>	X	
		<i>Centris sp2</i>	X	
			X	
	Meliponinae	<i>Trigona fuscipennis</i>	X	
	Xylocopinae	<i>Xylocopa sp.</i>	X	
	Halictidae		X	
	Vespidae			X
	Syrphidae			X

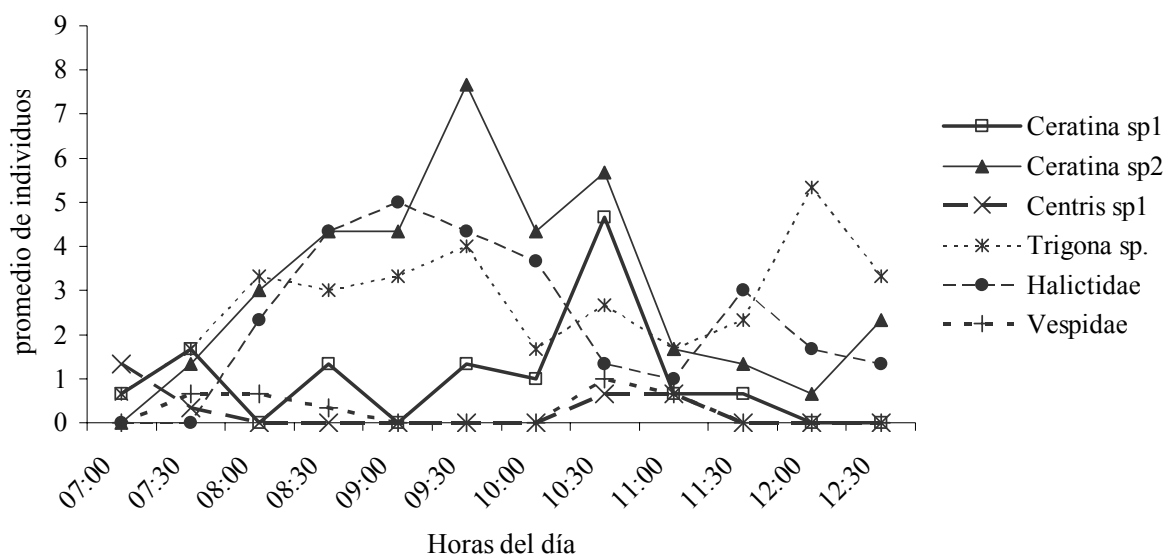


Figura 1 Actividad promedio de las especies polinizadoras y visitante de las flores de *Senna reticulata*. Golfito, 2005.

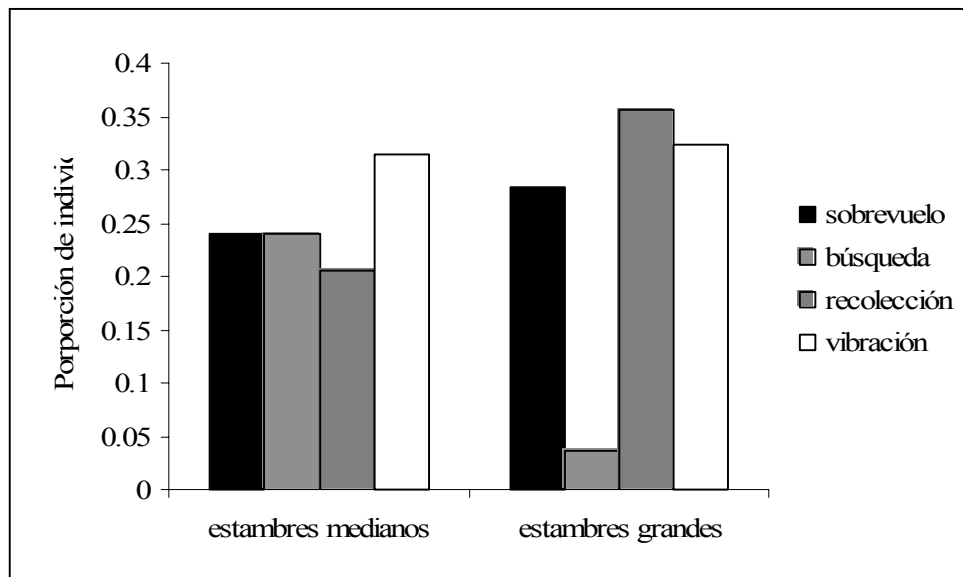


Figura 2. Porcentaje de individuos que visitaron las flores de *Senna reticulata* que tenían solamente estambres medianos y estambres grandes, y su comportamiento. Golfito, 2005.

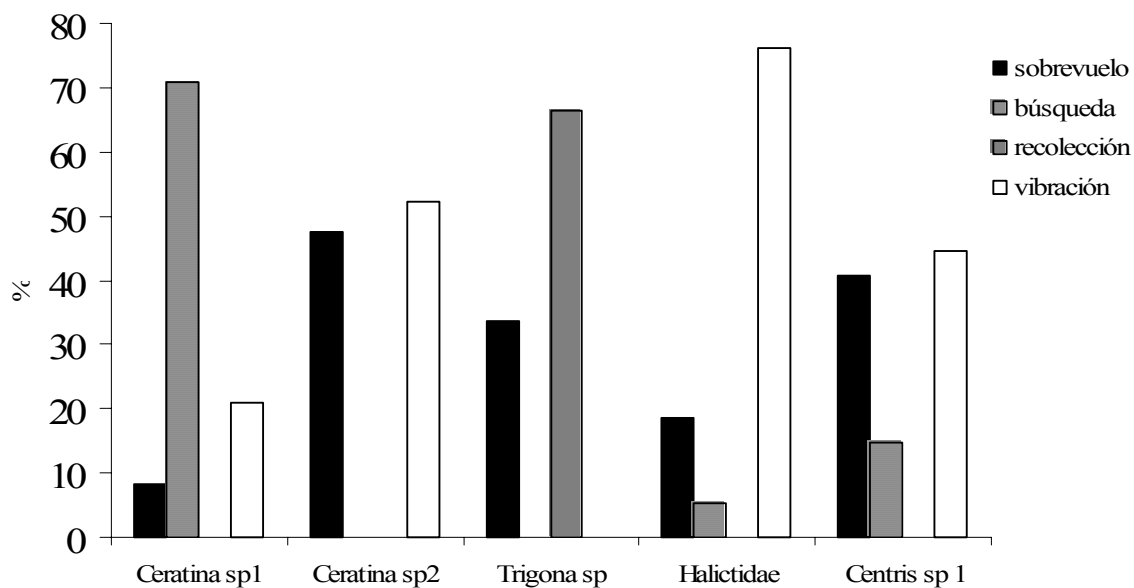


Figura 3. Comportamiento de cuatro abejas vibradoras y una especie de *Trigona* en las flores de *Senna reticulata*. Golfito, 2005.

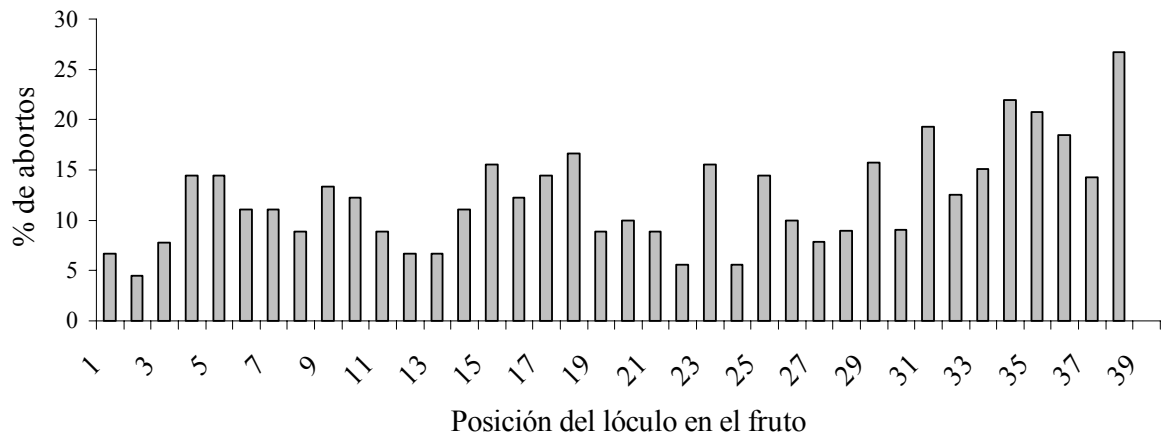


Figura 4. Porcentaje de abortos de semilla por posición en el fruto de *Senna reticulata*. Golfito, 2005.

Preferencias de sustrato por el cangrejo *Uca argillicola* (Decapoda:Ocypodidae) en una zona intermareal

Ana Gloria Guzmán Mora

Los miembros de la Familia Ocypodidea se caracterizan por ser cangrejos excavadores, gregarios, que se distribuyen dentro de hábitats en la zona entre mareas y estuarinos de las zonas tropicales y subtropicales, también pueden encontrarse en desembocaduras y están principalmente asociados a manglares. Suelen encontrarse en altas densidades y ven restringida su distribución y sus patrones de actividad debido a las características del medio en el que se desenvuelven (Crane 1975).

La especie *Uca argillicola* se distribuye en el Pacífico Occidental Tropical. Como todos los miembros de esta familia son organismos diurnos altamente tolerantes a cambios de salinidad, siendo activos solo durante la marea baja (Crane 1975). Por otra parte se ha visto que la presencia de otros organismos puede, también, influenciar en la distribución de los cangrejos violinistas. Además por su hábito alimenticio, estos cangrejos violinistas se ven afectados por el tipo de sustrato de la zona entre mareas y en sitios donde haya recurso disponible y ello por su parte pueden alterar la topografía del manglar y su microflora relacionada (Mouton y Felder 1996 y Olafsson y Ndaró 1997).

Dependiendo de la especie de Ocypodidae, sus necesidades alimentarias y capacidad de explotación, las preferencias por el sustrato en el que habitan cambian. Por esta razón, el objetivo de este trabajo es determinar si en la especie *Uca argillicola* existen preferencias en el tipo de sustrato en el que se encuentran, si hay un efecto en el tiempo de exposición a la marea y si la relación con el sustrato varía entre machos y hembras.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en entre los días 10 y 28 de enero en un playón cerca del manglar del Deposito, Golfito, Puntarenas; durante la marea baja. El área del playón se mantiene cubierta durante la marea alta y consta de un sustrato principalmente rocoso y fangoso que se mantiene sin sombra a lo largo del día.

En el sitio se hicieron 5 transectos de 20m, paralelos a la línea de la marea y separados entre sí por 10 m (Fig 1). En cada transecto se muestrearon 12 cuadrículas de 0.50 por 0.50 m, donde se contabilizó visualmente el número de individuos (hembras y machos), y el tipo de sustrato. Para realizar los conteos, se colocó la cuadrícula y se esperó entre 3 y 4 min hasta que se reestableciera la actividad normal de los cangrejos. El sustrato se clasificó en piedra (entera), barro (con piedras pequeñas), barro húmedo (con una película de agua) y agua.

Para analizar si existen diferencias entre el número de hembras y de machos se realizó una prueba de chi-cuadrado. Para determinar si existían diferencias en el número de individuos por transecto y las posibles preferencias de la especie por el tipo de sustrato se realizaron pruebas de Kruskal –Wallis.

Resultados

En total se contabilizaron 206 individuos de *Uca argillicola*. Inicialmente se determinó que la población se encuentra distribuida de manera agrupada (Cuadro 1) lo que se observó con 30% de cuadrículas sin individuos mientras que en el otro extremo se observó 1 cuadrícula con 19

cangrejos. Se observó un número de hembras significativamente mayor que de machos (χ^2 : 124.272, gl: 1, $p < 0.001$) al tomar en cuenta los datos totales (Fig 2).

Por otra parte, se observaron diferencias significativas en la abundancia de cangrejos por transecto (Kruskal: 15.16, gl: 4, $p < 0.005$) (Fig 3). La caracterización de cada transecto según los sustratos se puede observar en la figura 4.

En cambio para la población no se observaron diferencias significativas en las preferencias entre los tipos sustratos (Kruskal: 6.5493, gl: 3, $p: 0.088$) (Fig 5).

Discusión

Los individuos de esta especie de Ocypodidae tienden a excavar sus madrigueras de manera agrupada lo que explicaría la forma en que se distribuyeron los individuos observados. Además, Crane (1975) menciona que los periodos de inactividad de *Uca argillicola* son largos, incluso en condiciones óptimas para forrajear o realizar otras actividades. Sin embargo las agrupaciones grandes no se pueden relacionar con territorios debido a que este grupo solo los define durante el periodo reproductivo (Crane 1975)

Por otra parte, el que se observara una mayor abundancia de hembras puede deberse a que en ambos sexos los patrones de actividad pueden variar. Por ejemplo se ha observado que los machos se pueden desplazar mayores distancias con respecto a su madriguera por lo que pudieron alejarse del punto de muestreo; por otro lado se ha visto que las hembras tienen un período de forrajeo (tasas de alimentación) mayor que los machos de manera que se mantienen mayor tiempo sobre la superficie (Weissburg 1992 y Skov et al 2002).

De igual forma, la relación de abundancia entre machos y hembras puede deberse a el momento en el que se realizó la cuantificación de los individuos. Se ha observado que antes del punto de marea baja la proporción machos hembras es mayor comparada con la proporción observada luego de que inicia a subir la marea (Skov y Hartnoll 2001). Además, el alto número de hembras puede deberse que regresan a su actividad normal de manera más rápida que los machos (Obs. Pers).

El hecho de que se observaran diferencias entre el número de individuos visto por transecto puede estar relacionado con el tipo de sustrato que lo constituía. Es decir, se sabe que los cangrejos se distribuyen de manera diferencial entre los diferentes sustratos que caracterizan una zona entre mareas (Crane 1975) ya sea por preferencia por algún sustrato determinado o por efecto de la marea (Mouton y Felder 1996). Weissburg (1992) menciona que se pueden encontrar relacionado a un sustrato de determinada composición que sea adecuado para el desarrollo de la microflora de la cual se alimentan los violinistas.

Sin embargo, al compararse el número de individuos por sustrato se observa que en términos generales no hay preferencias. A pesar de que se observaron tendencias a no utilizar el agua ni la piedra de igual forma que al barro húmedo y el barro. En cuanto al agua es de esperarse que el número de individuos sea mucho menor debido a que no son activos cuando están sumergidos, prefiriendo mantenerse dentro de sus madrigueras hasta que no las cubra el agua para alimentarse (Crane 1975).

La baja preferencia por el sustrato de piedra no es de extrañar pues se ha observado que en hábitats costeros rocosos o de solo arena no son comunes estos cangrejos. Así mismo, se ha determinado que en sustratos duros tanto el gasto energético para obtener el alimento como el costo de la construcción de madrigueras es mayor (Crane 1975).

En conclusión, se puede decir que aunque para esta especie solo se observan tendencias por algunos tipos de sustratos, de igual forma, se mantienen las preferencias presentes en otras especies de esta familia. Probablemente para definir las preferencias se podría trabajar en una zona con menor incidencia de luz donde se ha visto que *Uca argillicola* se encuentra en mayor abundancia, de manera que al tener una población más grande los patrones se puedan determinar mejor.

Agradecimientos

A Viviana Arguedas por su ayuda en los muestreos y Jeffrey Sibaja por su ayuda técnica. A la Rita Vargas por la identificación de los especímenes y a Gerardo Ávalos por el soporte estadístico

Referencias

- Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the World, Ocypodidae: genus *Uca* Princeton University Press, Princeton. New Jersey. 736p.
- Mouton, E.C.Jr and D.L. Felder.1995.Burrow distribution and population estimates for the fiddler crabs *Uca longisignalis* and *Uca spinicarpa* in Gulf of Mexico Salt Marsh. Estuaries 19:51-61
- Olafsson, E. and N. Ndaró.1997.Impacto of mangrove crabs *Uca annulipes* and *Dotilla fenestrata* on meiobenthos. Mar Ecol. Prog. Ser 158:225-231.
- Skov, M.V. and R.G.Hartnoll.2001.Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation for the quantification of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes* (H.Milne Edwards). Hydrobiology 449:201-212.
- Skov, M.W., M. Vannini, J.P. Shunula, R.G. Hartnoll and S. Canicicci. 2002. Quantifying the density of mangrove crabs Ocypodidae and Grapsidae. Marine Biology 141:725-732
- Weissburg, M. 1992. Functional analysis of fiddler crab foraging: sex-specific mechanism and constraints in *Uca pugnax* (Smith).J.Exp.Mar.Biol.Ecol:156:105-124.

Cuadro 1. Valores de promedio, Desviación estándar y Coeficiente de dispersión y su prueba de significancia para la población estudiada de *Uca argillicola*

Población Total	
Promedio	3.433
Desviación estándar	4.424
CD	1.289
χ^2	264.245
gl	205
p	< 0.005

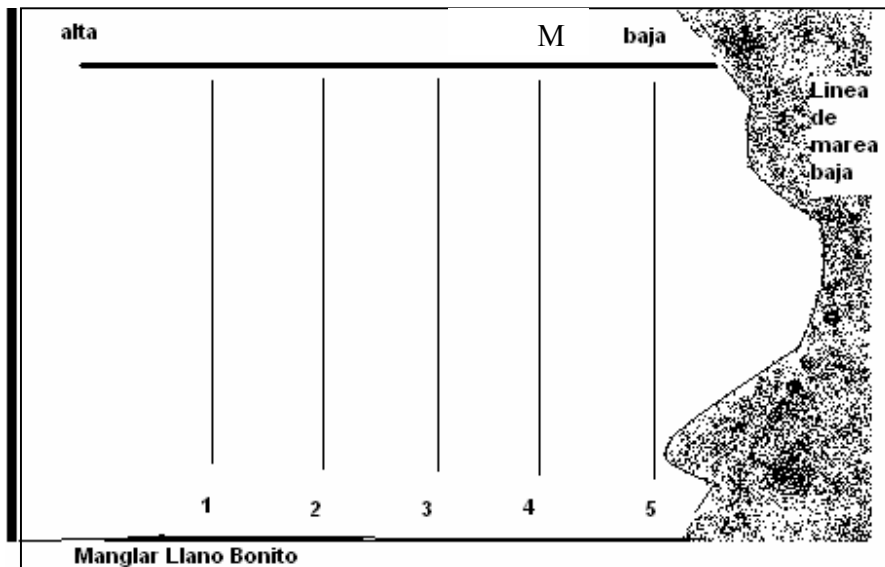


Figura 1. Distribución de los transectos dentro de la zona de estudio durante la marea baja.

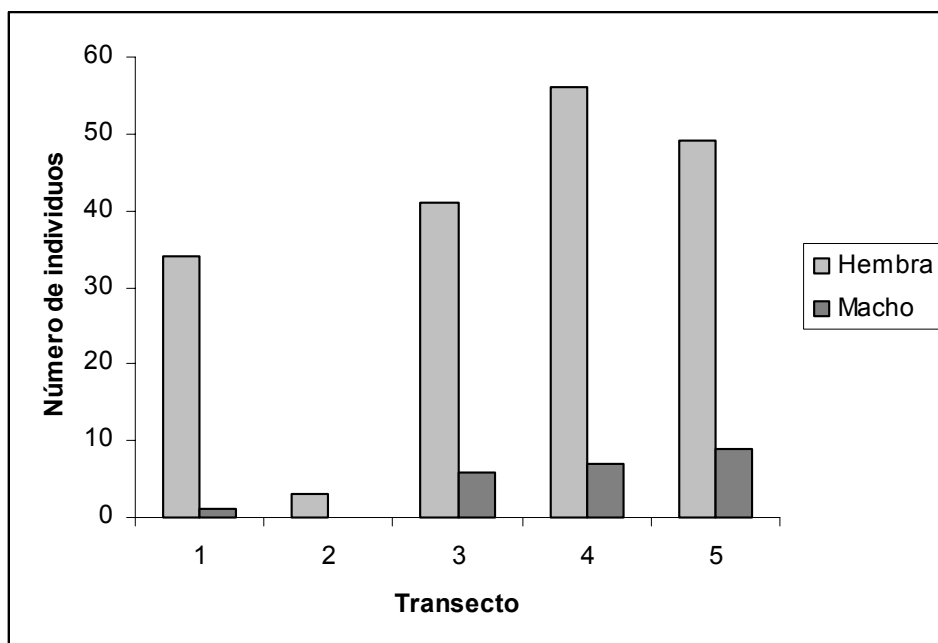


Figura 2. Número de individuos observado por sexo por transecto

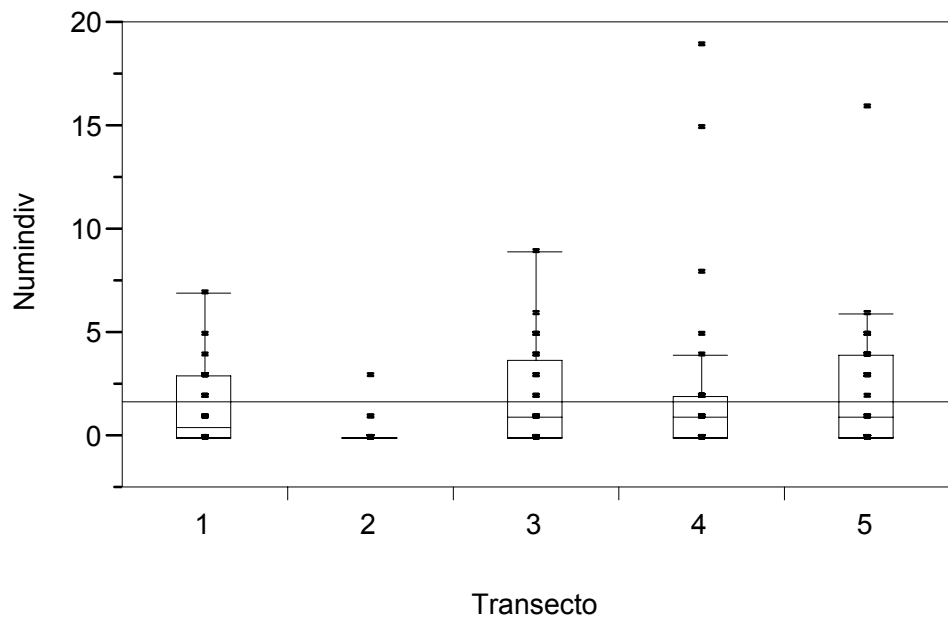


Figura 3. Número de cangrejos observados por transecto

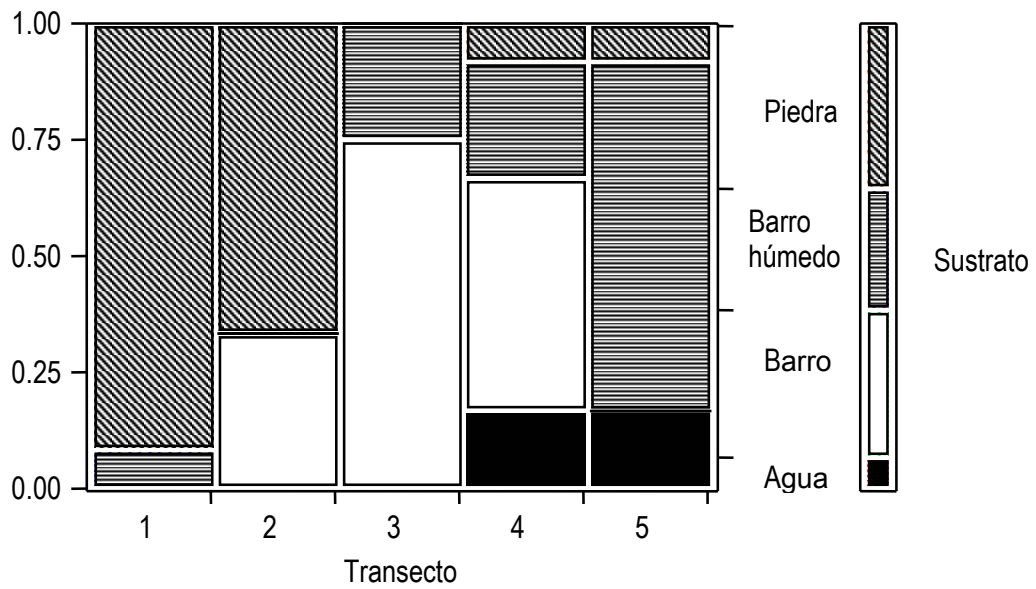


Figura 4. Caracterización de los tipos de sustrato en cada transecto.

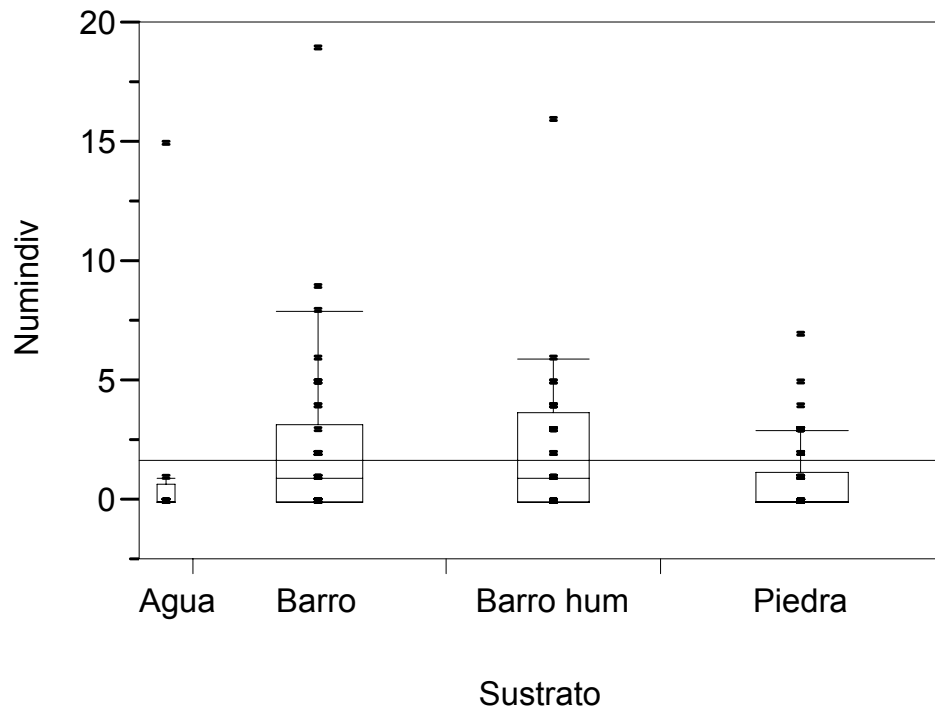


Figura 5. Número de individuos por tipo de sustrato.

Diversidad y cobertura de líquenes crustosos sobre corteza de árboles en dos habitats forestales

Daniela Lizano Quesada

La simbiosis entre hongos y algas o cianobacterias que conforma los líquenes, constituye una forma de vida muy exitosa, condición que favorece su diversidad y amplia distribución a lo largo y ancho de prácticamente todos los ecosistemas terrestres (Kappen 1988). Los líquenes pueden colonizar casi cualquier sustrato que les provea la suficiente humedad y luz que les permita mantener un metabolismo activo. Los líquenes crustosos se desarrollan asociados y adheridos directamente con su sustrato (Brodo 2001), crecen relativamente despacio y persisten decenas o cientos de años en sustratos como troncos de árboles, rocas u hojas, si las condiciones son las adecuadas (Richardson 1992), lo anterior dada su capacidad de fotosintetizar y al mismo tiempo aprovechar una gran cantidad de nutrientes, además de poseer la habilidad de deshidratarse (Kappen 1988).

Las zonas tropicales cuentan con una gran diversidad de vegetación, lo cual provee de muchos sustratos disponibles para el establecimiento de los líquenes y otros epífitos (Sipman y Harris 1989; Aptroot y Sipman 1997). Se ha documentado que los epífitos, entre estos los líquenes; ejecutan funciones importantes en bosques tropicales primarios, adquieren nutrientes directamente de recursos atmosféricos e indirectamente de sus sustratos. Pueden contribuir a la biomasa total del bosque y proveer a otros organismos de alimento o refugio (Merwin 2003). Sin embargo, se sabe muy poco de su ecología en bosques secundarios o en plantaciones forestales (Merwin *et al.* 2003). Ha habido un incremento en los trópicos húmedos en la necesidad de promover sistemas de uso de la tierra que suplan la demanda de productos maderables sin continuar el bien documentado incremento en la deforestación y degradación de los bosques. Los sistemas agroforestales y plantaciones de árboles pueden contribuir al suplemento de estas necesidades si son bien implementadas, sin embargo, se necesita más información al respecto (Montagnini & Sancho 1990).

Estudios recientes han mostrado que existe una alta diversidad de líquenes en bosques tropicales de bajas altitudes, principalmente líquenes crustosos sobre cortezas de árboles (Sipman y Harris 1989; Aptroot y Sipman 1997). Sin embargo, existen muchos aspectos por estudiar. (Sipman 1995, Lücking 1997a).

El presente trabajo tiene como objetivo determinar la diversidad de líquenes crustosos en árboles de bosque primario y de un monocultivo forestal de teca (*Tectona grandis*, Verbenaceae) en la zona de Golfito, con el fin de establecer posibles comparaciones en cuanto a la dinámica ecológica de estos organismos con respecto a su diversidad y cobertura en estos dos tipos de ambientes de la región.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en el mes de enero de 2005 en el Refugio Natural de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica.

Se escogieron dos sitios para realizar los muestreos. Una parcela correspondiente a bosque primario de bajura, ubicada en el Sector de La Gamba, de 50 x 20 m de longitud. Allí se marcaron a lo largo y ancho de la parcela 25 árboles que tuvieran un DAP entre 8 y 20 cm. El segundo sitio correspondió a una plantación de teca (*Tectona grandis*) ubicada aproximadamente

4 Km antes de la entrada a La Purruja, carretera a Río Claro, en la misma zona. Esta plantación corresponde a un monocultivo forestal artesanal de aproximadamente 10 años de antigüedad (Sr. Adonai Alvarez, propietario, com.pers.). De la misma manera, se marcaron 25 árboles entre 8 y 20 cm de DAP, en los que se realizó el muestreo de líquenes crustosos.

Para ambos sitios se determinó el porcentaje de cobertura de dosel utilizando un densiómetro, como indicador de la cantidad de luz. Se realizaron cuatro estimaciones de cobertura en diferentes puntos de cada sitio, que posteriormente se promediaron.

Se realizó un muestreo de líquenes crustosos sobre la corteza de cada árbol a una altura de aproximadamente 1.50 m. Se utilizó una filmina (transparencia) de 21.5 cm de ancho alrededor de todo el tronco del árbol y se calcularon los contornos de los líquenes en el mismo. Posteriormente, se colectaron muestras de cada espécimen calcado para su identificación.

Se calculó el área de cobertura de cada individuo en cada uno de los árboles a partir de las figuras calcadas con el programa ImageTool, tomando en cuenta el área superficial total de muestreo de cada árbol, con lo que se calculó el porcentaje de cobertura para cada especie por árbol.

Análisis estadístico. Se aplicaron pruebas de "t" de student para comparar los porcentajes de cobertura de dosel en cada sitio, también para el área de cobertura, el número de individuos y el número de especies por árbol en cada sitio.

La diversidad de líquenes en ambos sitios se calculó con el Índice de Shannon-Weinner para cada uno de los árboles muestreados, junto con el método de "Jackknife" para estimar el error asociado al valor de H'. Para analizar la estructura de las comunidades en ambos sitios en cuanto a número de individuos, se utilizó el Índice de Similitud de Morisita. Para analizar la estructura de las comunidades en lo referente a porcentaje de cobertura por árbol, se comparó mediante el cálculo del Índice de Similitud de Sorensen.

Resultados

Los dos habitats forestales estudiados difieren en la cantidad de luz que alcanza los niveles donde crecen los líquenes muestreados, siendo el bosque más oscuro que la plantación, con porcentajes de cobertura de dosel de 59% y 89% respectivamente ($t=13.93$, $p<0.05$)

Para el bosque se obtuvo un promedio de cobertura de dosel de 58.86%, mientras que en la plantación se obtuvo un promedio de 29.35%, encontrándose el bosque con una cantidad menor de luz que la plantación ($t=13.93$, $p<0.05$).

El esfuerzo de muestreo indicó que la cantidad de especies encontradas es mayor en la plantación forestal, con un máximo de 45 especies encontradas en dicho sitio (figura 1).

Además, se encontró un número mayor de especies por árbol en la plantación forestal. De la misma manera, se encontró un promedio de individuos por árbol mayor en la plantación que en el bosque (15 individuos, $F=6.8$ y 7 individuos, $F= 4.02$ respectivamente; ver Cuadro 1). Por el contrario, se encontró un porcentaje promedio de cobertura líquénica total por árbol mayor para el bosque que para la plantación (21.01%, $F=10.8$ y 12.80%, $F=6.21$ respectivamente ver Cuadro 1).

Con base en el número de individuos, en el bosque se obtuvo un Índice de diversidad H' de 4.3893 ± 0.1246 con una equidad de 0.8426. Para la plantación se obtuvo un Índice de 4.4857 ± 0.0753 , con una equidad de 0.8168.

Con relación al porcentaje de cobertura por especie por árbol, en el bosque el Índice de diversidad fue de 4.1646 ± 0.1209 con una equidad de 0.7994. En la plantación se obtuvo un Índice de 4.2847 ± 0.0686 con una equidad de 0.7802. (Fig. 2).

Con base en los datos anteriores, no se encontraron diferencias en cuanto a la diversidad entre los sitios tanto en el índice basado en el número de individuos ($t=0.189$, $p=0.852$, $gl=24$), como en el basado en el porcentaje de cobertura por especie por árbol ($t=0.101$, $p=0.920$, $gl=24$) sin embargo, se denotó una muy baja similitud de 0.0249 entre ambos sitios según el Índice de Morisita para el número de individuos, mostrando así que los sitios son muy diferentes entre sí en cuanto a la composición de especies, compartiendo solamente un 2.49% que corresponde a 4 especies en común.

El Índice de Similitud de Sorensen fue de 0.0976 entre el bosque y la plantación para el porcentaje de cobertura líquénica por árbol, lo cual indica que ambos sitios también son muy diferentes en este aspecto, semejándose únicamente en un 9.76%; lo cual respalda los datos obtenidos a partir de los promedios de cobertura total mostrados anteriormente.

Discusión.

Los bosques primarios poseen una condición lumínica pobre en el sotobosque (Lambers et al 1998) Las plantaciones forestales y bosques secundarios tienden a poseer una estatura menor en sus árboles y una apertura mayor en el sotobosque en comparación con los bosques primarios, lo cual provee de una condición lumínica más favorable que reduce el problema de acceso al dosel que se da en el bosque primario por parte de los epífitos (Merwin *et al* 2003). En este estudio se encontró un número de individuos y especies mayor por árbol en la plantación, ya que, al poseer una cobertura de dosel menor, hay mayor incidencia de luz, por tanto los individuos no precisan subir al dosel en busca de ésta, situación que probablemente sí se da en el bosque primario, ya que existe una relación entre los requerimientos de luz y la preferencia de hábitat por parte de los líquenes (Richardson 1973).

Se puede considerar que los sitios son similarmente diversos, sin embargo, la composición de especies en ambos sitios es muy distinta. Los líquenes presentan especificidad por el tipo de sustrato que colonizan; un factor de considerable importancia en la probabilidad de que dos o más especies de líquenes estén presentes en el mismo lugar o sustrato responde a su especificidad por éste; entre más específicas sean por el tipo de sustrato, más probabilidad de encontrarlas juntas (Brodo 1973). La asociación de líquenes con su sustrato puede variar dependiendo del forófito (en este caso la corteza del árbol). Si se considera una región que contiene varias especies de forófitos, entonces el sustrato jugará una parte importante en la determinación de relaciones interespecíficas (Brodo 1973). Una composición tan diferente para ambos sitios puede deberse a las diferentes características que puedan tener los forófitos del bosque en comparación con los árboles de teca de la plantación, las cuales puedan permitir el establecimiento de especies muy diferentes en ambos sitios. Según Brodo (1973), estas características pueden ser concentraciones de ciertas sustancias como Ca o N, humedad, dureza, estabilidad, otros minerales y productos orgánicos como azúcares, aminoácidos vitaminas u otros. Sería recomendable determinarlas en los árboles muestreados para obtener datos que puedan respaldar la posible diferencia en composición de especies debido a este tipo de factores.

La cobertura mayor presente en el bosque puede explicarse a partir de los datos obtenidos de número de individuos y especies por árbol. Además de los factores abióticos que afectan el crecimiento de los líquenes crustosos, tales como luz, humedad y disponibilidad de sustrato

(Brodo 2001). La presencia de otras especies se consideró inicialmente como un factor posible que afecta la cobertura de las diferentes especies de líquenes. Se encontraron diferencias en cuanto a la cobertura total liquénica en cada sitio, sin embargo no por especie, lo cual nos impide argumentar la hipótesis en este caso, ya que el total de cobertura liquénica no toma en cuenta especies que están creciendo más que otras, lo anterior aunado a la poca cantidad de especies comunes entre ambos sitios.

Estimar la cobertura y diversidad de líquenes crustosos tanto en bosque como en plantaciones puede darnos una idea de cómo la comunidad de epífitos afecta los procesos que se dan en estos ambientes, o bien, cómo el posible crecimiento en área y abundancia de los mismos puede incrementar el funcionamiento o desarrollo de las plantaciones mismas con una mayor productividad. Sin embargo, es de suma importancia realizar más investigaciones en este campo, incluir aspectos como características de los forófitos que puedan eventualmente derivar en recomendaciones nuevas para los sistemas actuales de reforestación. Sin embargo, la carencia de información y de investigadores en los trópicos es evidente (Herrera-Campos & Lücking 2005), situación que puede generar un atraso en la obtención de la información que se necesita.

Agradecimientos

Al Sr. Adonai Alvarez por permitirnos trabajar en su plantación, a Don Eliécer, su esposa y sus hijos, por su amable y cálida atención. Al profesor Roberto Cordero por su ayuda en el campo y sus recomendaciones tan valiosas, por llevarme y traerme y por aguantarme durante todo el mes en Golfito. Al profesor Federico Bolaños por su ayuda tan valiosa en la estadística, sus recomendaciones y buenos consejos en Golfito. A Guido por ayudarme con el transporte y por sus recomendaciones. A todos los compañeros y profesores que hicimos la parcela en la que trabajé durante el proyecto grupal, a Luis por ayudarme a subir y a Matías por acompañarme a muestrear a La Gamba.

Referencias

- Aptroot, A. y Sipman, H. J. M. 1997. Diversity of lichenized fungi in the tropics. In Hyde, K. D. (ed.) Biodiversity of tropical microfungi. Hong Kong. Hong Kong University Press. pp. 93-106.
- Brodo, I. 1973. Substrate Ecology. En: Ahmadjian, V & E. Mason. 1973. The Lichens. Academic Press. London. 697pp.
- Brodo, I.; S.Duran; S. Sharnoff. 2001. Lichens of North America. Yale University Press. New Heaven and London. 795 pp.
- Herrera-Campos, M; R. Lücking. 2005. Biodiversidad, ecogeografía y potenciales usos de microlíquenes crustosos tropicales de México. En elaboración.
- Kappen, L. 1988. Ecophysiological relationships in different climatic regions. En: Galun, M. (ed.): CRC Handbook of lichenology, vol II: 37-100. Boca Ratón: CRC Press.
- Lambers, H.; F.,Chapin; T., Pons. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag New York Inc. New York, USA. 540 pp.
- Lücking, R. 1997a. Estado actual de investigaciones sobre líquenes foliícolas en la región neotropical, con un análisis biogeográfico preliminar. Trop. Bryol. 13: 87-114.
- Merwin, M.; S. Rentmeester, N. Nadkarni. 2003. The influence of Tree Species on the Distribution of Epiphytic Bromeliads in Experimental Monospecific Plantations, La Selva, Costa Rica. Biotropica 35 (1): 37-47.

- Montagnini, F.; F. Sancho. 1990. *Impacts of Native Trees on Tropical Soils: A Study in the Atlantic low lands of Costa Rica*. En: Montagnini, F. (Editora) *Impacts of Plantations with Native Trees on Soils at La Selva Biological Station, Costa Rica: Results from 1988-1994*. Collection of Articles. CATIE, CR. Noviembre, 1999.
- Richardson, D.H.S. 1973. *Photosynthesis and Carbohydrate Movement*. En: Ahmadjian, V & E. Mason. 1973. *The Lichens*. Academic Press. London. 697pp.
- Richardson, D.H.S. 1992. *Pollution Monitoring with Lichens*. Richmond Publishing Co. Ltd. Great Britain, 75 pp.
- Sipman, H. J. M. y Harris, R. C. 1989. Lichens. In Lieth, H. y Werger, M. J. A. (eds.). *Tropical Rain Forest Ecosystems - Biogeographical and Ecological Studies [Ecosystems of the World 14B]*: 303-309. Elsevier, Amsterdam.
- Sipman, H. J. M. 1995. Preliminary review of the lichen biodiversity of the Colombian montane forests. En: Churchill, S. P. et. al. (eds.) *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*: 313-320. New York. The New York Botanical Garden.

Cuadro 1. Valores de t y sus probabilidades, asociados a la comparación de promedios de cobertura líquénica total por sitio, número de individuos y número de especies por árbol por sitio. t= t de student, p=valor de probabilidad de t

VARIABLES	t	p
No. individuos / árbol	-5.086	0.000
No. especies / árbol	-4.127	0.000
Cobertura líquénica por árbol / sitio	3.296	0.002

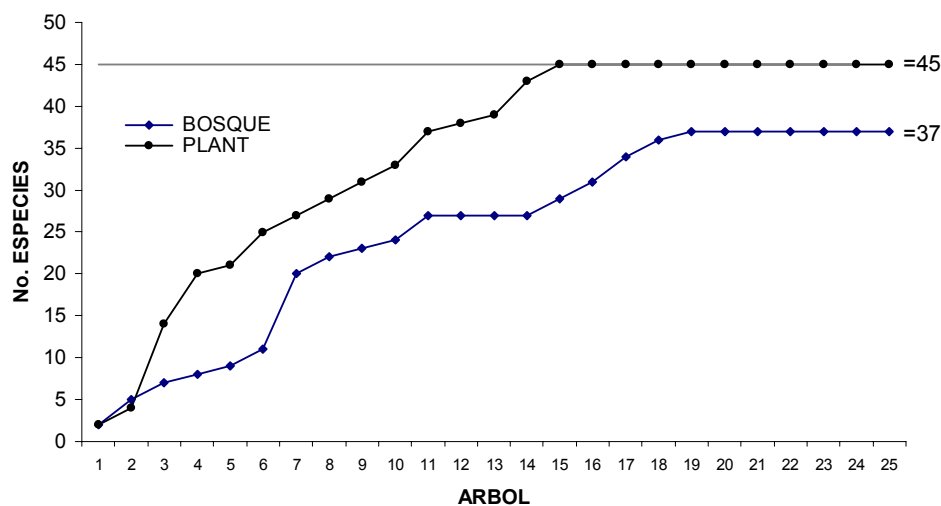


Figura 1. Número de especies por árbol muestreado para cada sitio.

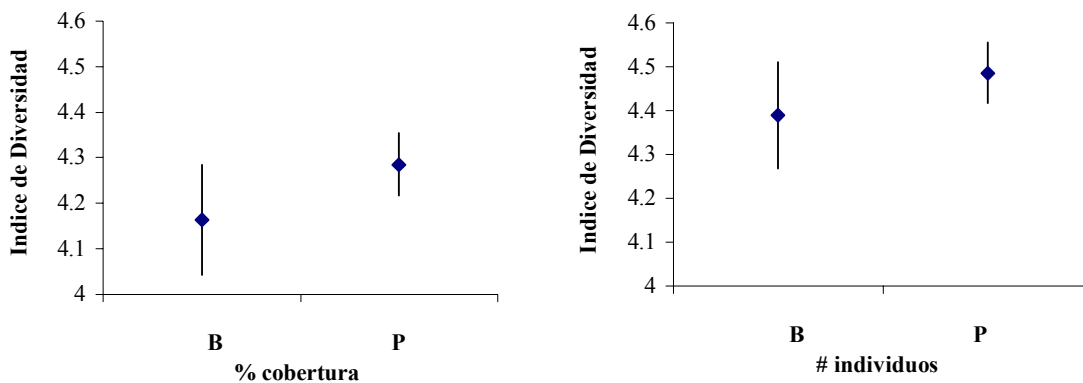


Figura 2. Índices de Diversidad H' y error estándar asociado para porcentaje de cobertura y número de individuos en ambos sitios de estudio (bosque y plantación). B: bosque, P: plantación

ANEXO I: Lista de especies por sitio y número de individuos correspondiente encontrados durante el estudio para cada sitio.

ESPECIE	Bosque	Plantación	ESPECIE	Bosque	Plantación
<i>Arthonia platygraphidea</i>	0.0	29.0	<i>Fissurina sp5</i>	0.0	1.0
<i>Arthonia sp2</i>	0.0	6.0	<i>Fissurina sp6</i>	0.0	2.0
<i>Arthonia sp3</i>	4.0	0.0	<i>Glyphis cycatricosa</i>	0.0	4.0
<i>Arthonia sp4</i>	2.0	0.0	<i>Glyphis sp2</i>	0.0	6.0
<i>Buellia sp1</i>	0.0	1.0	<i>Graphis crysocarpa</i>	0.0	11.0
<i>Buellia sp2</i>	0.0	2.0	<i>Graphis sp 15</i>	0.0	5.0
<i>Buellia sp3</i>	0.0	13.0	<i>Graphis sp1</i>	0.0	33.0
<i>Byssoloma sp1</i>	0.0	8.0	<i>Graphis sp10</i>	0.0	4.0
<i>Calopadia sp1</i>	0.0	24.0	<i>Graphis sp11</i>	0.0	6.0
<i>Calopadia sp2</i>	0.0	9.0	<i>Graphis sp12</i>	3.0	0.0
<i>Candelaria sp1</i>	0.0	2.0	<i>Graphis sp14</i>	2.0	0.0
<i>Coenogonium?</i>	0.0	1.0	<i>Graphis sp2</i>	0.0	6.0
<i>Cryptothecia</i>	0.0	53.0	<i>Graphis sp3</i>	0.0	1.0
<i>Cryptothecia rubrocincta</i>	8.0	8.0	<i>Graphis sp4</i>	0.0	1.0
<i>Chroodiscus sp1</i>	9.0	0.0	<i>Graphis sp5</i>	0.0	3.0
<i>Chroodiscus sp2</i>	2.0	0.0	<i>Graphis sp6</i>	0.0	2.0
<i>Chroodiscus sp3</i>	2.0	0.0	<i>Graphis sp7</i>	0.0	2.0
<i>Dichosporidium nigrocinctum</i>	46.0	0.0	<i>Graphis sp8</i>	0.0	5.0
<i>Dyctyonema phyllogenum</i>	1.0	0.0	<i>Graphis sp9</i>	0.0	2.0
<i>Fissurina sp1</i>	0.0	9.0	<i>Leptogium</i>	0.0	1.0
<i>Fissurina sp2</i>	0.0	4.0	<i>Malcolmiella granifera</i>	5.0	0.0
<i>Fissurina sp3</i>	0.0	1.0	<i>Malcolmiella sp1</i>	2.0	29.0
<i>Fissurina sp4</i>	0.0	6.0	<i>Malcolmiella sp2</i>	0.0	3.0

ESPECIE	Bosque	Plantación
<i>Morfoespecie1</i>	0.0	1.0
<i>Morfoespecie10</i>	3.0	0.0
<i>Morfoespecie2</i>	0.0	1.0
<i>Morfoespecie3</i>	0.0	1.0
<i>Morfoespecie4</i>	1.0	0.0
<i>Morfoespecie5</i>	1.0	0.0
<i>Morfoespecie6</i>	3.0	0.0
<i>Morfoespecie7</i>	4.0	0.0
<i>Morfoespecie8</i>	1.0	0.0
<i>Morfoespecie9</i>	1.0	0.0
<i>Myriotrema sp1</i>	10.0	0.0
<i>Myriotrema sp2</i>	0.0	2.0
<i>Ocellularia sp1</i>	2.0	0.0
<i>Ocellularia sp2</i>	6.0	0.0
<i>Pertusaria sp1</i>	5.0	0.0
<i>Pertusaria sp2</i>	5.0	2.0

ESPECIE	Bosque	Plantación
<i>Phyllopsora sp1</i>	0.0	4.0
<i>Phyllopsora sp2</i>	3.0	0.0
<i>Pseudopyrenula sp1</i>	0.0	50.0
<i>Pyrenula sp1</i>	2.0	18.0
<i>Pyrenula sp10</i>	2.0	0.0
<i>Pyrenula sp2</i>	3.0	0.0
<i>Pyrenula sp3</i>	3.0	1.0
<i>Pyrenula sp4</i>	5.0	0.0
<i>Pyrenula sp5</i>	4.0	0.0
<i>Pyrenula sp6</i>	1.0	0.0
<i>Pyrenula sp7</i>	13.0	0.0
<i>Pyrenula sp8</i>	7.0	0.0
<i>Pyrenula sp9</i>	1.0	0.0
<i>Thelotrema urceolare</i>	8.0	0.0
Total general	180.0	383.0

Relación entre la velocidad de forrajeo, el tamaño de la obrera, la presencia o ausencia de carga y el área superficial de ésta en *Atta colombica* (Formicidae: Myrmicinae)

Mauricio Losilla Lacayo

La importancia ecológica de las hormigas cortadoras de hojas (*Acromyrmex* y *Atta*) es indiscutible. Sus nidos pueden albergar una alta diversidad de artrópodos (Hölldobler y Wilson, 1990). Son los herbívoros dominantes en muchos ecosistemas neotropicales, donde tienen la capacidad de recoger hasta un 17% de la producción de hojas de un bosque (Hanson y Longino 2005). Además favorecen el reciclaje de nutrientes y el establecimiento de plantas, que pueden recolonizar sus nidos abandonados (Farji-Brener y Medina, 2000). Inclusive pueden llegar a rivalizar con las lombrices de tierra en cuanto a sus efectos en el movimiento, la aeración y el drenaje del suelo (Folgarait, 1998). Además tienen mucha importancia en la agricultura. Pueden ser plagas de cultivos forestales, agrícolas y en pastizales (Cherrett 1986).

Las especies de *Atta* presentan polimorfismo en el tamaño de sus obreras. Se dividen en mínimas, medianas, forrajeadoras y máximas (soldados), aunque la variación de tamaño sigue más bien un continuo (Hanson y Longino 2005). Las obreras son las encargadas de conseguir el material vegetal, transportarlo hasta el nido, procesarlo dentro de éste y eliminar los desechos. El material vegetal forrajeado es utilizado para cultivar hongos, los cuales cosechan y usan para alimentar a las larvas y, en menor cantidad, a las adultas (Quinlan y Cherrett 1979). Por lo tanto la eficiencia del forrajeo es un factor crucial en el éxito de una colonia.

El desplazamiento desde y hacia el nido es parte integral del forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas, y su estudio contribuye a ampliar la información de la biología de estas hormigas. El objetivo de este trabajo es revelar detalles de las relaciones entre la velocidad, tamaño, la presencia o ausencia de carga y el área superficial de la hoja transportada en obreras de un mismo nido de *Atta colombica*.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en los últimos siete días de enero del 2005 con individuos de una sola colonia de *Atta colombica* de más de cinco años de edad. Esta colonia se encontraba en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, en el sitio conocido como el Naranjal. Los muestreos se realizaron entre 8:00am y 11:30am; y entre 1:30pm y 5:30pm. Durante estas horas, el sitio de estudio estaba bajo sombra. Durante todo el estudio las hormigas forrajearon simultáneamente en dos árboles cercanos de la misma especie (no identifica).

Se delimitó una distancia de 50cm del camino utilizado por las hormigas. Esta distancia estaba sobre terreno plano, con el fin de reducir efectos de pendiente al máximo. Las hormigas estudiadas se seleccionaron al azar. A cada una de estas, se le tomó el tiempo (en segundos) que tardaba en cruzar la distancia marcada. Posteriormente fueron recolectadas y colocadas en frascos con alcohol de 70%. Si la hormiga llevaba alguna hoja, esta se colectó en frascos vacíos. Estas hojas fueron prensadas en papel blanco dentro de las seis horas siguientes al momento de colecta.

Las hormigas fueron medidas en un estereoscopio con un micrómetro ocular. Se les tomaron tres medidas (todas en mm): ancho máximo de la cabeza (vista frontal, incluyendo los

ojos), longitud máxima del tórax (vista dorsal), y longitud máxima del fémur de una de las patas del segundo par (vista dorsal).

A las hojas colectadas se les midió su área superficial (mm^2). Para esto se utilizó el programa ImageTool v3.00 (The University of Texas Health Science Center in San Antonio, UTHSCSA). Para obtener la velocidad de cada hormiga (cm/s), se dividió la distancia recorrida (50cm) entre el tiempo que tardaba cada una en recorrerla.

Para determinar si había alguna relación entre las medidas de tamaño de hormiga estudiadas, se realizaron correlaciones de Pearson con probabilidades obtenidas con la prueba de Bonferroni. Estas mismas pruebas se utilizaron para analizar la relación entre el tamaño de la hormiga y el área superficial de la hoja transportada; y entre ésta y la velocidad de la hormiga. Además se realizó un análisis de covarianza (“ANCOVA”) de Fisher para evaluar simultáneamente el efecto de llevar carga o no (factor categórico) y del tamaño del tórax (covariable) sobre la velocidad de la hormiga.

Todas las pruebas se realizaron con el programa estadístico Systat v10 (SPSS Inc.). Para todas éstas se utilizó $\alpha = 0,05$ para el nivel de significancia.

Resultados

En total se trabajó con 90 hormigas, de las cuales 60 llevaban carga. Los promedios, desviaciones estándar (D.E.) y ámbitos obtenidos para cada una de las variables estudiadas se presentan en el cuadro 1.

Se encontró una fuerte correlación positiva entre las medidas del cuerpo de las hormigas estudiadas (cuadro 2). También se encontró una correlación positiva significativa entre el área superficial de la hoja transportada y las medidas de tamaño del cuerpo de la hormiga que la transportaba (cuadro 3). Por otro lado, no se encontró correlación entre la velocidad de la hormiga y el área de la hoja que transportaba ($r = 0,02$; $p = 0,87$; $n = 60$).

La velocidad promedio (\pm D.E.) de las hormigas sin carga ($n = 30$) fue de $4,8 (\pm 0,8)$ cm/s; mientras que las que sí tenían carga ($n = 60$) promediaron $3,7 (\pm 0,6)$ cm/s (un 23% menos). Este acto de llevar o no carga, tuvo una fuerte influencia en la velocidad de la hormiga ($F_{(1, 87)} = 94,9$; $p < 0,001$). Esta misma influencia en la velocidad se encontró para la longitud del tórax ($F_{(1, 87)} = 43,6$; $p < 0,001$); de tal manera que las hormigas más grandes se desplazaron significativamente más rápido.

Discusión

Se encontró que todas las partes del cuerpo tenían una alta correlación positiva, con valores muy cercanos a la unidad (cuadro 2). Esta alta relación lineal sugiere que las diferentes partes del cuerpo son proporcionales entre sí, y que por lo tanto todas podrían ser adecuadas para comparar el tamaño del cuerpo con el resto de las variables analizadas.

Se encontró una relación positiva entre el área superficial transportada y el tamaño del cuerpo (cuadro 3). El valor de la correlación obtenido es muy similar a uno ya reportado para esta misma colonia (Venegas 2003). En 1972, Weber sugirió que el tamaño de la hoja transportada podría estar determinado por el tamaño de la hormiga debido al método de corte de la hoja. Sin embargo, Rudolph y Loudon (1986) aportan datos que no apoyan esta idea. Es más probable que la relación se deba a una combinación de factores, entre ellos el rendimiento de forrajeo.

El área superficial de las hojas transportadas podría tener influencia en la escogencia de fragmentos por parte de las hormigas. Los fragmentos de mayor tamaño podrían discriminarse por factores físicos: su paso puede ser más fácilmente obstaculizado por vegetación colgante, o el viento puede afectar a las hormigas en forma proporcional al área expuesta, especialmente en la copa de los árboles (Rudolph y Loudon 1986). Sin embargo, la variable más estudiada es la masa de la hoja transportada, no su área, ya que la primera parece tener una importante influencia en la velocidad y desempeño de forrajeo en hormigas cortadoras de hojas (Röschard y Roces 2002, Tonhasca Jr. y Lima 2000, Quirán y Steibel 2001 en *Acromyrmex*. Ver Rudolph y Loudon (1986) para una comparación entre área y masa del fragmento transportado en *Atta cephalotes*).

Se deseaba tomar la masa de los fragmentos transportados, pero no fue posible ya que para esto era necesario pesar las hojas a las pocas horas de ser colectadas. Estas se secan rápidamente, y no hay garantía de que su peso seco sea proporcional al peso húmedo, ya que algunos fragmentos podrían contener más agua que otros (tanto dentro del fragmento como gotas sobre la cutícula). Se espera que el área superficial calculada esté relacionada proporcionalmente con la masa de cada fragmento, asumiendo diferencias pequeñas en densidades y grosor de las hojas. Esto porque se tiene certeza de que todas las hojas eran de dos árboles de las misma especie. (Aunque se admite que algunos fragmentos tenían más venas gruesas que otros, y que podrían haber diferencias de densidad entre hojas jóvenes y hojas viejas de un mismo árbol).

Sorprende el hecho de que no se encontrara relación entre el área de la hoja transportada y la velocidad de la hormiga ($r = 0,02$; $p = 0,87$; $n = 60$). Si bien esto coincide con lo reportado por Gomides *et al.* (1997) para *Acromyrmex subterraneus* (utilizando también área de la hoja transportada), contradice parcialmente la relación positiva reportada en muchos otros trabajos entre la masa de la hoja y la velocidad de la hormiga que la carga (Rudolph y Loudon 1986; Burd 2000a-b, 2001; Röschard y Roces 2002-2003; Hart y Ratnieks 2001). Si se asume una relación proporcional entre el área de la hoja y su masa, entonces la correlación reportada en los trabajos mencionados debió haber sido detectada aquí. Quizá esta relación lineal no es tan fuerte como se asume, o también otros factores pudieron haber influenciado la velocidad de la hormiga, como la densidad de obreras en el camino (Burd *et al.* 2002) o la temperatura del suelo. Se sabe que los factores ambientales pueden influenciar rápidamente a las hormigas (Hölldobler y Wilson 1990).

A pesar de la ausencia de correlación entre el área foliar y la velocidad entre las hormigas que llevaban hojas, el hecho de llevar o no carga si tuvo mucha influencia en la velocidad ($F_{(1, 87)} = 94,9$; $p < 0,001$). Esto era de esperar, ya que el llevar carga implica no sólo un peso extra, sino también un ajuste en la locomoción para mantener el equilibrio. Este efecto no ha sido tan estudiado, pero lo reportado aquí coincide con lo hallado por otros (Rudolph y Loudon 1986, Gomides *et al.* 1997).

La influencia del tamaño del tórax sobre la velocidad de la hormiga ($F_{(1, 87)} = 43,6$; $p < 0,001$) también era de esperar, y concuerda con la literatura (Rudolph y Loudon 1986, Burd 2000a). Probablemente un mayor tamaño de cuerpo le permita a la hormiga recorrer más distancia con cada paso que da. Solamente se reportó el análisis con el tórax, pero los análisis con las otras medidas de cuerpo (no presentados) produjeron los mismos resultados (cuadro 3).

Las variables aquí estudiadas constituyen sólo una pequeña parte de la dinámica del forrajeo de *Atta*. Sin embargo no fue posible profundizar en los aspectos más comúnmente analizados de este comportamiento (e.g. la tasa de transporte de material vegetal y el cociente de carga de las hormigas, ver Rudolph y Loudon 1986) por varias razones.

Primero, no se contó con las unidades normalmente utilizadas: masa de la hormiga y masa de la hoja transportada. Para tener estos valores con niveles de confianza aceptables, hubiera sido necesario pesar las hojas y las hormigas a las pocas horas de ser colectadas, lo cual resultó imposible. Quizá más importante que esto, es el hecho de que al trabajar con variables diferentes en las mismas unidades, se facilita su manipuleo aritmético, cosa que no ocurre con las unidades utilizadas en este trabajo.

Otro factor importante es que no hay acuerdo en la comunidad científica en considerar la tasa de transporte como un buen indicador del rendimiento del forrajeo, y si el cociente de carga óptimo es variable según el tamaño de la hormiga (ver Burd 2000a, 2001). Además, para estudiar el efecto de la carga en el rendimiento es necesario eliminar la covarianza natural entre la masa de la hormiga y la de la carga, mediante manipulación experimental de la carga (Burd 2000a).

Agradecimientos

Roberto Cordero realizó importantes sugerencias y correcciones a la metodología del estudio y a la elaboración de este informe. Federico Bolaños fue clave en el análisis estadístico. La toma de medidas se realizó gracias a William Eberhard. Paul Hanson aportó referencias bibliográficas vitales. Jorge Lobo contribuyó decisivamente en la metodología empleada. Muchos compañeros del curso aportaron ideas y materiales.

Referencias

- Burd, M. 2000a. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology* 11: 125-131.
- Burd, M. 2000b. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants): an examination of two predictions for load selection. *Animal Behaviour* 60: 781-788.
- Burd, M. 2001. Leaf tissue transport as a function of loading ratio in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology* 26: 551-556.
- Burd, M., D. Archer, N. Aranwela, and D.J. Strandling. 2002. Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *The American Naturalist* 159: 283-293.
- Cherrett, J.M. 1986. The biology, pest status and control of leaf-cutting ants. *Agric. Zool. Rev.* 1: 1-37.
- Farji-Brener, A.G. and Medina, C.A. 2000. The importance of where to dump the refuse: seed bank and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *Atta colombica*. *Biotropica* 32: 120-126.
- Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.
- Gomides, C.H.F., T.M.C. Della Lucia, F.S. Araújo y D.D.O. Moreira. 1997. Velocidad de forrajeo y área foliar transportada por la hormiga *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biolo. Trop.* 45(4): 1663-1667.
- Hanson P.E y J.T. Longino. 2005. Las hormigas (Formicidae). *In*: P.E. Hanson y I.D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera del Neotrópico*. American Entomological Institute (en prensa).
- Hart, A.G. and F.L.W Ratnieks. 2001. Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job. *Animal Behavior* 62: 227-234.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, EU. 733 pp

- Quinlan, R.J. and J.M. Cherret. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomology* 4: 151-160.
- Quirán, E.M. y Steibel, J.P. 2001. *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae) y el peso de la carga, en condiciones de laboratorio. *Gayana (Concepc.)*.65(2): 113-118.
- Röschard, J. and F. Roces. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia* 131:319–324.
- Röschard, J. and F. Roces. 2003. Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. *Journal of Tropical Ecology* 19: 647–653.
- Rudolph, S.G. and Loudon, C. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology* 11: 401-410.
- Tonhasca Jr., A. and M.A. Lima. 2000. Forager size of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) in a mature eucalyptus forest in Brazil. *Rev. Biolo. Trop.* 48(4): 983-988.
- Venegas, R. 2003. Actividad de *Atta colombica* durante el periodo que su paso entre el nido y la zona de corta se ve interrumpido por la alta intensidad lumínica de la radiación solar. *In*: F. Bolaños y J. Lobo (Eds.). *Curso Biología de Campo*. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp. 233-237. (mimeografiado).
- Weber, N.A. 1972. *Gardening ants – the attines*. The American Philosophical Society, Philadelphia, E.U. 146 pp.

Cuadro 1. Promedios (\pm D.E.) y ámbitos de las variables estudiadas. Para todas $n = 90$, excepto para el área de la hoja, donde $n = 60$. Golfito, enero 2005.

Variable	Promedio	Ámbito
Cabeza (mm)	2,28 (\pm 0,27)	1,36 - 3,10
Tórax (mm)	2,95 (\pm 0,37)	1,74 - 4,12
Fémur II (mm)	3,17 (\pm 0,43)	1,51 - 4,24
Velocidad (cm/s)	4,1 (\pm 0,9)	2,1 - 6,3
Área de la hoja (mm ²)	89,7 (\pm 25,3)	26,3 - 144,6

Cuadro 2. Matriz con los coeficientes de las correlaciones de Pearson (r) entre las variables morfológicas de *A. colombica* ($n = 90$; en todos los casos $p < 0,001$). Golfito, enero 2005.

	Cabeza	Tórax	Fémur II
Cabeza	1,000		
Tórax	0,995	1,000	
Fémur II	0,990	0,987	1,000

Cuadro 3. Correlaciones de Pearson (r) entre las medidas morfológicas estudiadas y el área superficial de la hoja transportada (n = 60). Golfito, enero 2005.

Medida de cuerpo	r	p
Cabeza	0,363	0,013
Tórax	0,362	0,013
Fémur II	0,383	0,008

Efecto de factores ambientales en la distribución en una quebrada y desarrollo de algunas características fenotípicas en renacuajos del sapo *Bufo aucoinae*

Adriana Pérez Zúñiga

Las larvas de los anuros, acuáticos, están expuestas a diferentes presiones selectivas de las de los adultos (Altig y McDiarmid 1999, West-Eberhard 2003). Estas se desarrollan en gran variedad de hábitats acuáticos. Algunos se encuentran en hábitats bastante estables con temperatura y concentración de oxígeno casi constantes, mientras otros se desarrollan en ambientes de condiciones menos estables, sujetos a variaciones constantes en estos dos factores (Duellman y Trueb 1994).

Se han dado estudios en *Bufo aucoinae* en la quebrada La Cañaza, en Golfito, en años anteriores. En estos estudios se ha determinado la importancia de diversos factores abióticos y bióticos, entre ellos, presencia de depredadores, temperatura del agua, oxígeno disuelto, tamaño de los charcos, densidad y selección del sitio de oviposición .

Estas variables afectan la distribución de los individuos en un ambiente como una quebrada (Merche 2001), así como su densidad (Valverde 1999) y formas de agregación (Segura 1995, Merche 2001). Así se ha encontrado que los renacuajos presentan agregación durante el día y esta es mayor en la noche (Segura 1995).

Las variaciones en la forma del cuerpo aparentemente se correlacionan con la filogenia y la ecología (Altig y McDiarmid 1999). Algunas de las variables ambientales afectan las tasas de respiración y crecimiento y tienen efectos en los tipos adaptativos de larvas que se puedan desarrollar exitosamente en diferentes ambientes acuáticos (Feder 1983).

La mayoría de características morfológicas estudiadas, como su tamaño y forma, presencia o ausencia de rasgos típicos y proporciones relativas de las partes del cuerpo, reflejan diferencias en la estructura músculo esquelético que apoya y protege órganos vitales y provee los movimientos para locomoción y alimentación. Las formas del cuerpo y la configuración de la cola parecen variar a través de los hábitats, y la diversidad morfológica en todos los componentes del aparato bucal es extraordinaria (Duellman y Trueb 1994).

La cola está lateralmente comprimida y está compuesta de un eje central de musculatura caudal proveída de una aleta dorsal y otra ventral. La unión de estas aletas y, asume una variedad de formas terminales dependiendo del tipo adaptativo de larva. Similarmente, la forma y tamaño de estas aletas varía (Altig y Johnston 1989).

Es importante mencionar que el género *Bufo* tiene períodos larvales entre uno y dos meses (Savage 2002), sin embargo hay especies con períodos de desarrollo más corto en charcos no permanentes que han sido tomados en cuenta en estudios de plasticidad adaptativa (Denver et al 1998). Además, las diferencias en la etapa larval del anfibios en cuanto a morfología son evidentes, debido a que este estado no es solo para construcción de estructuras, sino que se da en un ambiente totalmente diferente al adulto (West-Eberhard 2003)

El objetivo del presente trabajo es determinar si algunos factores abióticos tienen efecto en la distribución de renacuajos en el río y en el desarrollo de algunas características morfológicas en *Bufo aucoinae*, en la quebrada la Lechería, Golfito.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en Golfito, Costa Rica, 9 días en enero del 2005, en la quebrada “Lechería”. Se utilizaron cinco sectores de 100m cada uno, en cada sector se tomaron dos transectos al azar a lo ancho del río, cada transecto se dividió en cuadrículas de (40x40)cm; en total se estudiaron 100 cuadrículas.

Para estudiar la abundancia de renacuajos, en cada cuadrícula se realizaron las mediciones de los factores abióticos y se contó el número de individuos 3 veces y se promedió. Los factores abióticos a considerar fueron: velocidad de la corriente, medida con un flujómetro; concentración de oxígeno (mg/L) y temperatura (°C) del agua, medidos respectivamente con un oxímetro y termómetro marca Hanna; profundidad en las cuatro esquinas y el centro de la cuadrícula con un metro. Se clasificó el tipo de sustrato en da cuadrícula, en 5 categorías: arena, piedra, piedra con alga piedra con limo y hojas.

Para determinar si las variables ambientales medidas tienen relación con el crecimiento de la boca y la cola se recolectaron un máximo de 5 individuos en cada cuadrícula, para un total de 90 renacuajos recolectados. Posteriormente, se tomaron fotos de estos individuos con una cámara digital Konica Minolta, de las cuales se realizaron medidas morfométricas con el programa Image Tool. Se tomó medidas de: largo total, ancho ventral y lateral del cuerpo, ancho mayor y menor de la boca, largo de la aleta y musculatura de la cola, ancho de la aleta y musculatura en tres secciones de la cola (a 1mm de cada extremo y en el centro).

Se realizó una regresión múltiple por pasos con una probabilidad de rechazo mayor a 0.05, para determinar si las variables abióticas tienen efecto en la distribución de individuos en la quebrada. Además se realizó una correlación canónica para determinar la relación de las variables abióticas con las variables morfológicas. Para este último análisis se tomaron en cuenta las proporciones de todas las medidas de la cola y la boca con respecto a la longitud total del individuo, esto para corregir las diferencias que se podrían presentar debido a diferentes estadios larvales.

Resultados

Solo 20 cuadrículas tenían renacuajos, de los cuales en promedio habían más individuos cerca de la orilla y el alejarse de la misma se encontraban menos individuos por cuadrícula (fig 1). Sin embargo este resultado no dio significativo, pero se puede observar una tendencia ($F=2.45$, $gL=10$, $p=0.58$)

El número de individuos por cuadrícula se relacionó positivamente con la temperatura (fig 2), el porcentaje de arena (fig 3), el de algas (fig 4), y el de hojas (fig 5), y relacionado negativamente con la profundidad (fig 6) (Cuadro 1) ($R^2=0.378$, $F=8.013$, $gL=5/94$, $p<0.001$). No se encontraron relaciones significativas de la abundancia de individuos con la concentración de oxígeno lejanía de la orilla y la velocidad así como el porcentaje de piedra ni piedra con limo, por esta razón salen del análisis estadístico. Se encontró relación significativa entre las variables morfológicas y las variables ambientales ($R=0.78$, $gL=130$, $p<0.001$). En donde el porcentaje de algas y la distancia respecto a la orilla, presentan la mayor influencia de las variables ambientales (fig 7). Para el caso de las variables morfológicas, las que presentaron mayor peso fueron la longitud total, el ancho y el alto del individuo, la musculatura de la cola al inicio y final y el ancho mayor de la boca (fig 7). El tamaño de la boca con respecto al cuerpo aumenta al aumentar profundidad, distancia con respecto a la orilla, temperatura y cantidad de hojas, arena y limo, y cuando hay menos oxígeno disuelto y menos velocidad, así como menor cantidad de piedras y

algas. En general, la proporción del ancho de la cola con respecto al cuerpo, aumenta en individuos más pequeños, sin embargo el largo de la cola es proporcionalmente mayor en individuos más grandes. En este último, la longitud de la cola con respecto al cuerpo, es mayor al aumentar la velocidad y el oxígeno disuelto, y disminuir la temperatura, así con la distancia con respecto a la orilla y la profundidad.

Discusión

El hecho de que solo se encontraron renacuajos en pocas cuadrículas, y que la mayoría se encuentra cerca de la orilla (fig.1), se relaciona con factores como la temperatura (fig.2); la cantidad de arena (fig.3), de hojas (fig.4), y de piedras con algas (fig.5); y la profundidad (fig.6), los cuales dieron significativos en el análisis estadístico influyen en la distribución de renacuajos. Se ha encontrado que otros factores pueden influir en esta distribución, como la presencia de depredadores, que en este caso se podría pensar que está relacionado a la profundidad, ya que en los lugares más profundos era donde se encontraba la mayor cantidad de peces y que son los principales depredadores en un río a diferencia de ambientes como charcos (Buskirk 2002). Además la temperatura es uno de los factores que más influye en la distribución de renacuajos y su densidad, ya que de ella dependen las tasas de respiración y la viscosidad del agua (Denver et al 1998, Vences et al 2002).

El encontrar que el tamaño del cuerpo se relaciona negativamente con la temperatura (fig.7) coincide con otros estudios en la naturaleza y laboratorio, donde se ha demostrado que las larvas prefieren un rango específico de temperatura (Denver et al 1998). Además el que esta relación sea negativa puede indicar que los jóvenes (individuos más pequeños) están en temperaturas más altas; esto se ha encontrado anteriormente donde se ha asociado estadios larvales con temperatura, donde los jóvenes poseen mayor resistencia y rangos de tolerancia que los mayores (Duellman y Trueb 1994). Sin embargo el hecho de que esta relación no sea fuerte, puede deberse a que los ectodermos acuáticos adoptan varias estrategias de comportamiento, bioquímicas y fisiológicas en sus procesos metabólicos para minimizar los efectos de un ambiente de temperatura variable y que no se reflejen en los rasgos morfológicos estudiados (Duellman y Trueb 1994).

El encontrar que las proporciones de tamaño de la boca con respecto al cuerpo aumenta en individuos más pequeños se puede explicar en que para suplir sus requerimientos de comida aumentan el tamaño bucal y les debe traer un beneficio mayor (Bernard y Fordyce 2003).

Las diferencias en proporcionalidad de la boca según la cantidad de algas, limo y hojas que fueron los sustratos con más peso (fig. 7), puede deberse a que estas diferencias intraespecíficas en las estructuras bucales y faríngeas probablemente reflejan diferencias en distribución de comida por el tamaño de las partículas en los micro hábitat de renacuajos (Vences et al 2003). Las larvas usan sus mandíbulas y estructuras queratinosas para cortar la comida en pedazos que pueden pasar a través de cavidad bucal y/o raspar comida de las superficies (Altig y McDiarmid 1999).

Además el hecho de encontrar una relación positiva entre la proporcionalidad de la boca con el cuerpo y la distancia a la orilla (fig.7), en donde se ha estudiado que hay menos velocidad (Duellman y Trueb 1994), se puede deber a que muchas de las larvas que tienen bocas largas y muchas filas de denticulos no solo usan sus estructuras bucales para remover comida de las rocas sino también usan sus bocas para sostenerse en la rocas y mantener sus posiciones en corrientes fuertes (Vences et al 2002, Altig y McDiarmid 1999).

El que la proporción del ancho de la cola con respecto al cuerpo aumenta en individuos más pequeños (fig.7), es de esperarse según otros estudios en donde individuos más pequeños poseen una cola más grande (Altig y McDiarmid 1999, Buskirk 2002). Otro factor muy importante que no se tomó en cuenta en este estudio son los depredadores, los cuales se ha visto que pueden hacer que se dé un aumento en el ancho de la cola, para una mejor reacción en otras especies del género Bufo (Buskirk 2002) y otras especies como *Scaphiopus hammondii* (Denver et al 1998).

Se espera que la proporción el largo de la aleta caudal y su musculatura con el cuerpo disminuya a lo largo del tiempo en los renacuajos (Savage 2002), sin embargo en este estudio esa relación es contraria, así el largo de la cola y su musculatura es mayor en individuos mayor tamaño. (fig.7). Esto puede estar relacionado a la cantidad de oxígeno disuelto ya que hay un incremento en la tasa de consumo de oxígeno con el incremento de tamaño, este consumo está relacionado a locomoción y comportamiento respiratorio (Vences et al 2002). Los patrones respiratorios pueden tener un mayor efecto en las capacidades locomotoras y viceversa. Así la actividad locomotora aumenta la demanda de oxígeno ya sea durante la actividad y cuando esta cesa (Feder 1983), así sería lógico que estos renacuajos con aparente mayor capacidad locomotora se encuentren en estos ambientes de mayor oxígeno disuelto.

Otro factor que está influyendo es la velocidad de la corriente, la cual se relaciona positivamente a la proporción del tamaño de la cola con el cuerpo, sin embargo esta relación no fue tan alta ya que sus pesos son bajos en la correlación (fig. 7). Así, se ha encontrado que en ambiente de mayor velocidad de corriente los renacuajos adaptan su cola para combatir la corriente (Duellman y Trueb 1994). Sin embargo queda la duda de porqué esta relación positiva no se mantiene con la distancia a la orilla, donde se supone hay más velocidad en el centro del río.

Se recomienda para futuros estudios, tomar en cuenta el número de papilas que pueden ayudar a entender la funcionalidad de la boca como órgano de sostén mecánico (Altig y McDiarmid 1999, Vences et al 2002) y ver su relación con las variables ambientales estudiadas. Además se recomienda realizar estudios en estadios tardíos, entre 34 y 37 ya que ahí es donde se pueden observar mayores diferencias en plasticidad de tamaño del cuerpo y la cola (Buskirk 2002).

Agradecimientos.

Agradezco a Federico Bolaños por su ayuda a lo largo de todo el proyecto. También a Gerardo Umaña por su ayuda al facilitarme el equipo para las mediciones abióticas y en los análisis estadísticos. Además le agradezco a Raphael Nydegger por su ayuda en la toma y ordenamiento de datos y a Jeffrey Sibaja por su ayuda en los análisis estadísticos. Agradecimientos a Guido por el transporte y también por las ideas aportadas, esto último le agradezco a Sofía y Roberto Cordero.

Referencias

Altig, R y G. F. Johnston. 1989. Guilds of anura larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*. Pp 81-109

- Altig R y R. W. McDiarmid. 1999. Body Plan: Development and Morphology. En: Altig, R y R. W. McDiarmid (eds.). Tadpoles: the biology of anuran larvae. The University of Chicago Press. USA. Pp 24-51.
- Bernad, M. F. y J. A. Fordyce . 2003. Are induced defensas costly? Consequences of predator-induced defenses in western toads, *Bufo boreas*. Ecology. 84 (1):68-78
- Buskirk J.V. 2002. A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. The American Naturalist. 160 (1):87-101
- Denver, R. J. Mirhadi, N y M. Phillips. 1998. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. 79(6):1859-1872
- Duellman, W. E. y L. Trueb. 1994. Biology of Amphibians. The John Hopkins University Press. USA. 141-171p.
- Feder, M.E. 1983. The relationship of air breathing and locomotion to predation on tadpoles. Phys Zool. 56:522-531.
- Meuche, I. 2001. Agregación de renacuajos de *Bufo melanochloris* (Anura, Bufonidae) con relación a algunos factores abióticos y bióticos. En: F. Bolaños (eds.). Curso Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Pp 189-193.
- Savage, J. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. University of Chicago Press. 1504 p
- Segura, S. 1995. Preferencia por sitios que aumenten el éxito reproductivo en *Bufo melanochloris* (Anura, Bufonidae) en la Quebrada Cañaza, Golfito, Puntarenas. En: F. Bolaños y D. Briceño(eds.). Curso Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Pp 176-183
- Valverde, R. 1999. Relación de algunos factores abióticos con la densidad de renacuajos de *Bufo melanochloris*. En: F. Bolaños y G. Umaña (eds.). Curso Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Pp 225-230
- Vences, M., Puente, M. Nieto, S. y D. R. Vieites. 2002. Phenotypic plasticity of anuran larvae: environmental variables influence body shape and oral morphology in *Rana temporaria* tadpoles. J. Zool. Lond. 257: 15-162
- West. Eberhard, M.J. 2003. Development plasticity and Evolution. Oxford University Press. USA: 794p.

Cuadro 1. Resultados de la regresión múltiple entre las variables ambientales y el # de individuos por cuadrícula.

Variable	Ecuación	T	p
Temp.	$y=0.776x-19.46$	3.36	0.001
Arena	$y=0.711x-19.46$	2.09	0.040
Piedra- alga	$y=3.562x-19.46$	4.59	0.000
Hojas	$y=0.933x-19.46$	2.43	0.017
Profundidad	$y=-0.028x-19.46$	-3.28	0.001

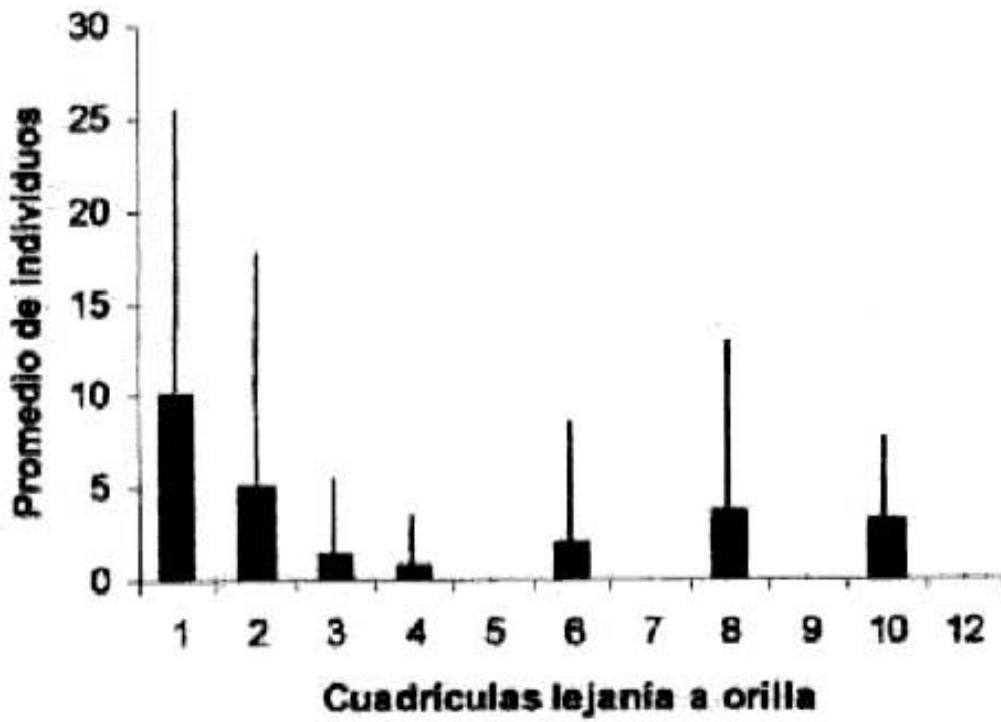


Figura 1. Promedio de individuos por cuadrículas en categorías según la lejanía a la orilla, los números menores en el eje de las componentes son las cuadrículas más cercanas a la orilla.

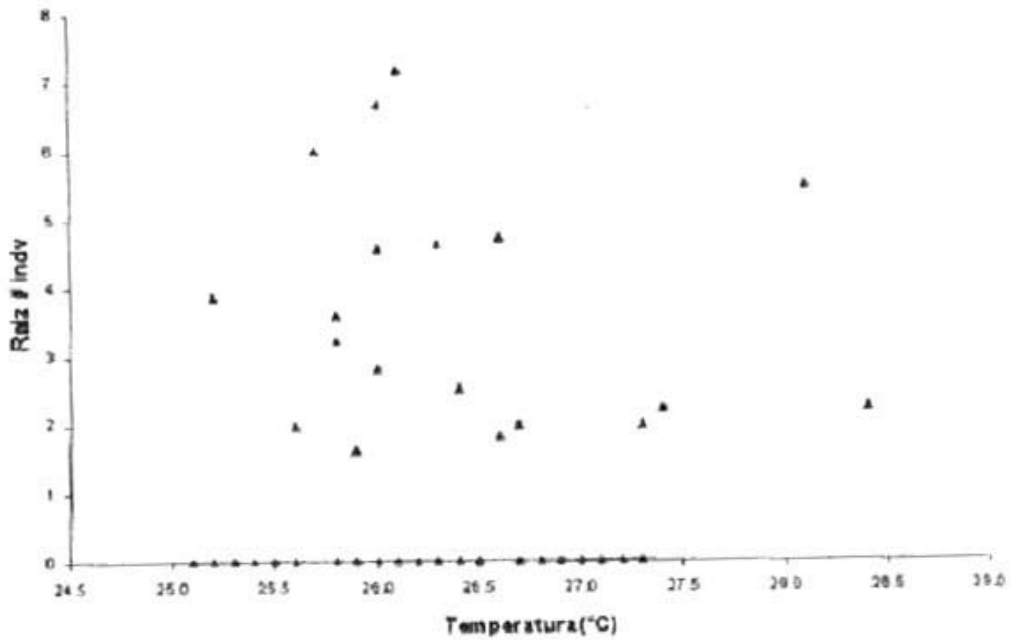


Figura 2. Efecto de la temperatura en el # de individuos

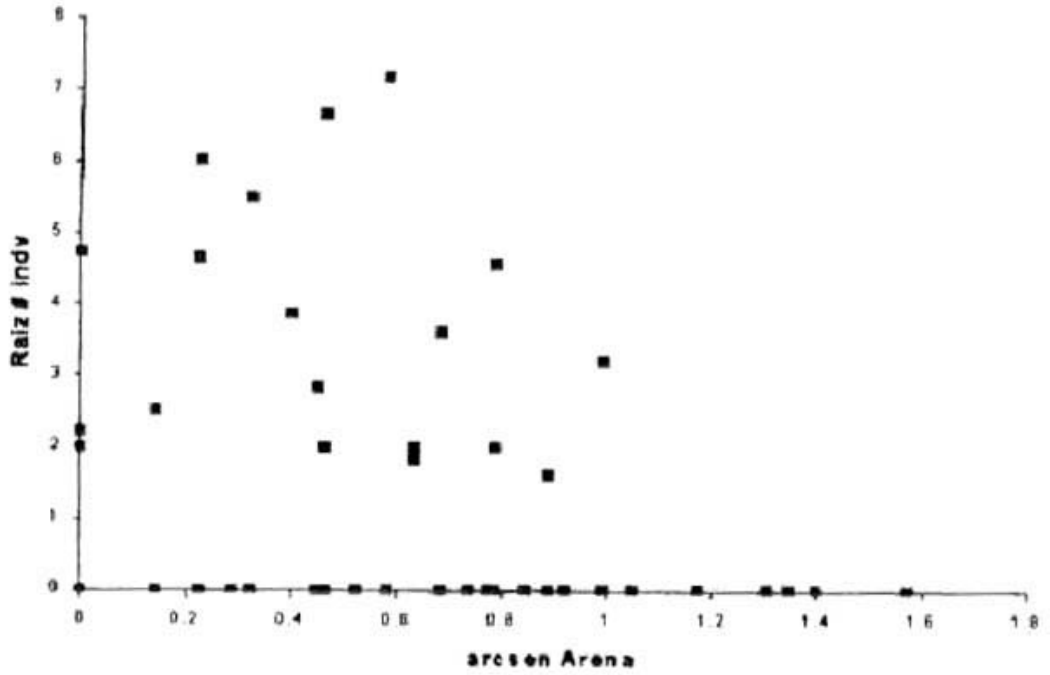


Figura 3. Efecto del porcentaje de arena en el # de individuos

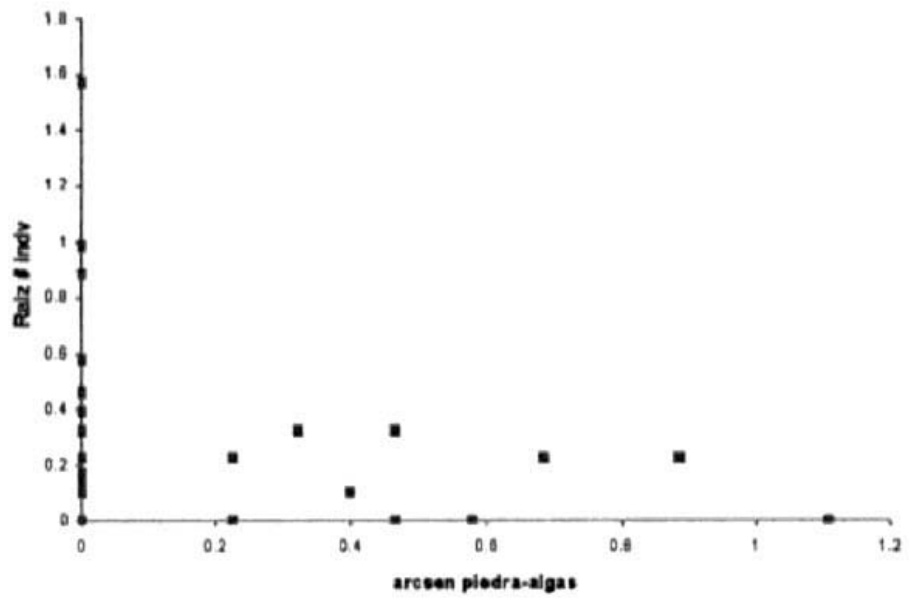


Figura 4. Efecto del porcentaje de piedra en el # de individuos

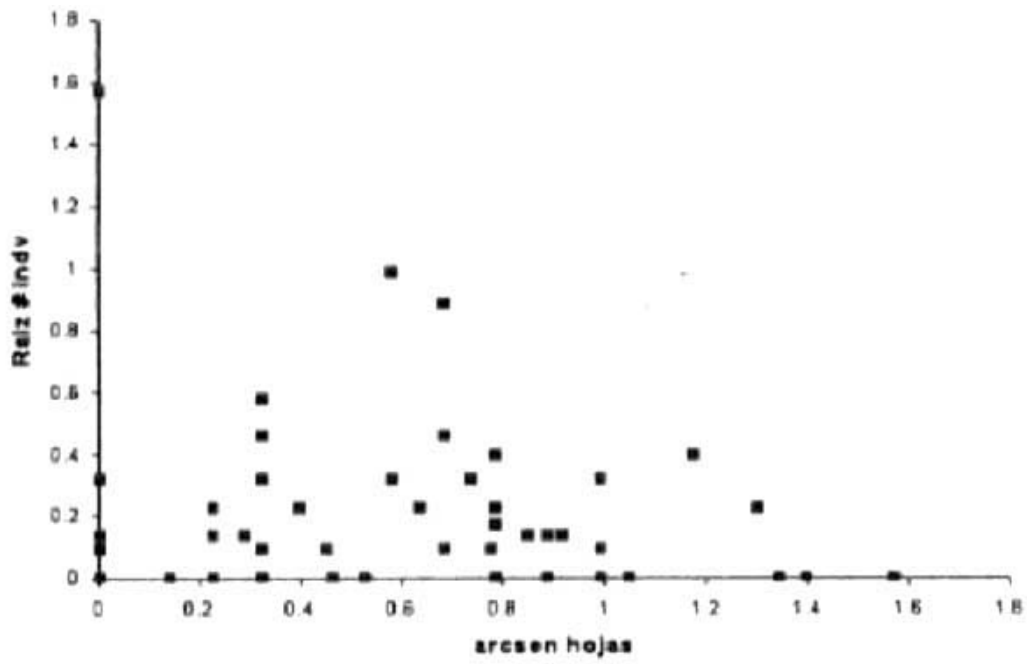


Figura 5. Efecto del porcentaje de hojas en el # de individuos

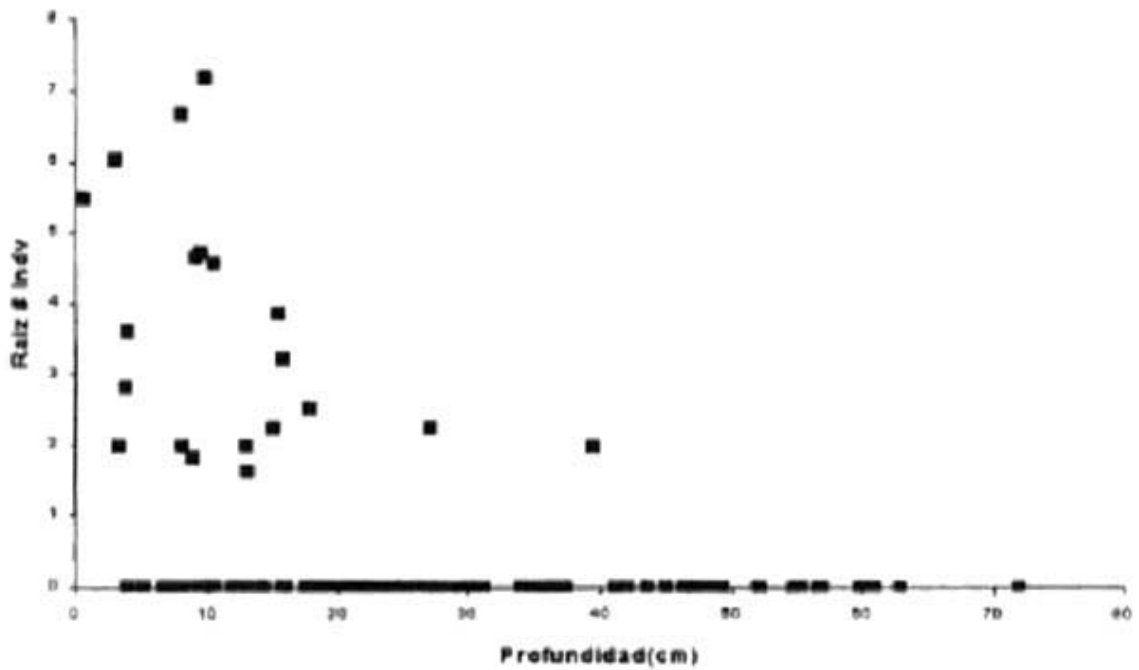


Figura 6. Efecto de la profundidad en el # de individuos

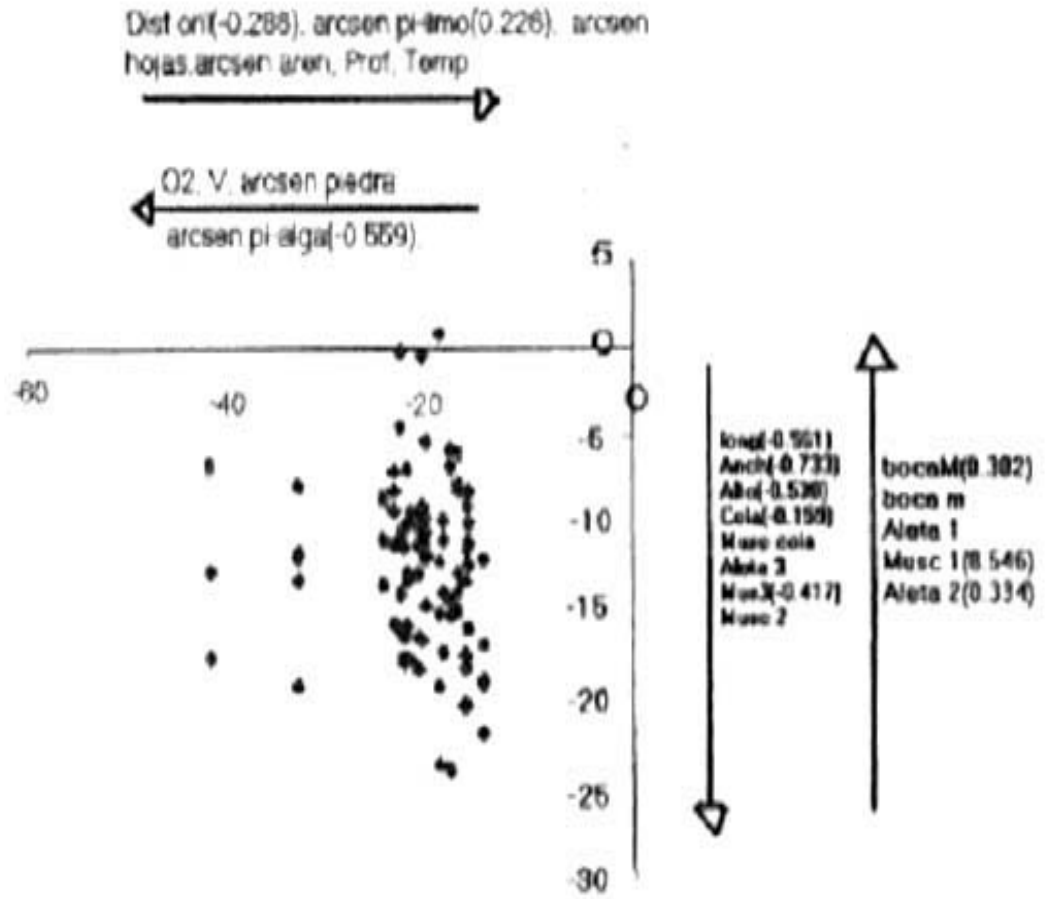


Figura 7. Resultado de la correlación canónica entre las variables ambientales y las morfológicas ($R=0.78$, $gL=130$, $p<0.001$)

Efecto de la vegetación en la distribución de las telas de *Modisimus dominical* (Araneae, Pholcidae)

Mauricio Roverssi Alvarado

Tres factores importantes afectan la abundancia y la distribución local de las arañas constructoras de telas: 1) abundancia de la presa, 2) exposición a la insolación y 3) la estructura de la vegetación y otros puntos de soporte (1993 Wise). Mucho de la estructura de algunas comunidades de arañas puede ser explicada por la heterogeneidad del hábitat, especialmente la vegetación (Colebourn 1974; Poste Y Reichert 1977). Las arañas constructoras de telas utilizan la vegetación como sitios para ocultarse de los depredadores, como refugio a condiciones ambientales adversas, y como sitios para anclar sus telas (1993 Wise). El uso de la vegetación no es al azar, pero depende de su arquitectura (Robinson 1981). Así los factores tales como la densidad y la composición de la vegetación pueden afectar la densidad y la distribución de arañas en un sitio dado. Los estudios experimentales han encontrado una correlación entre la proporción de estructuras de planta como las hojas y la abundancia de las arañas (Gunnarsson 1990).

En *Araneus diadematus* (Araneidae), la distribución espacial de los soportes y la estabilidad estructural del hábitat son factores importantes en la determinación de la distribución de las telas (Colebourn 1974). Los cambios en sitios de la tela en el theridiido *Latrodectus revivensis* se asocia con un incremento en la mortalidad, pero es periódicamente necesaria según el crecimiento de la araña (Lubin et al. 1993).

En el Nuevo Mundo uno de los grupos más comunes cerca del suelo del bosque es la familia Pholcidae, que sin embargo a sido muy pobremente estudiada (Eberhard 1992). El objetivo de este estudio es determinar la densidad del pholcideo *Modisimus dominical* (Huber) cerca del suelo en un bosque tropical, y utilizar experimentos de campo para determinarse si la vegetación afecta esta densidad. La tela de *M. dominical* es un tipo de domo con las líneas unidas arriba y abajo, y varias líneas que conectan el domo con la vegetación adyacente. La araña descansa sobre la superficie inferior del domo. Las estructuras elevadas son necesarias anclar estas telas.

Materiales y Metodos

La investigación fue realizada cerca de Golfito, Puntarenas, Costa Rica, entre el 9 y 29 de enero, 2005 en el bosque cerca de la quebrada La Gamba. Siete cuadrículas de 2x1m fueron establecidas a lo largo de un transecto de aproximadamente 60m en cada lado de la quebrada, para un total de 14 cuadrículas. Cada cuadrícula fue instalada poniendo un poste en cada esquina y conectando los postes con cuerdas. Cada cuadrícula estaba a 5-6m de la quebrada. Cuadrículas consecutivas estaban en los lados alternos del transecto. Cada cuadrícula fue dividida en 2 subcuadrículas de 1x1 m cada una; uno de éstos fue elegido al azar para ser el control, el otro el tratamiento. Antes de los experimentos se contó número de plantulas (10 entre 30cm de alto) en cada subcuadrícula, el número de telas de *M. dominical* también fue contado con una ligera nube de polvo de maíz, haciendo cada tela visible. Una cantidad mínima fue utilizada, apenas suficiente detectar la presencia de las telas.

Los dos experimentos tuvieron una duración de 4 días. Tres días transcurrieron entre el final del primer experimento y el principio del segundo. En el primer día del primer experimento

el número de telas de adultos y de plantas pequeñas fue contado en los 28 subcádrículas. Cada tela en las subcádrículas del tratamiento fue destruida sin quitar la araña. Este procedimiento repetido en cada uno de los cuatro días próximos. El segundo experimento utilizó las mismas subcádrículas, pero en el día antes de que comenzara el experimento el número de plantas pequeñas fue reducido por mitad en las subcádrículas del tratamiento. Las plantas que se eliminarán fueron elegidas al azar. Utilicé una correlación de Pearson (r) para probar una relación entre el número de telas y el número de plantas pequeñas en cada subcádrícula en el primer día del primer experimento. Los resultados de los experimentos fueron analizados con ANDEVAS de 2 y 3 vías, con el programa STATISTICA 6.0. Las medias son seguidas por +/- una desviación estándar.

Resultados

En los 28 subcádrículas se encontró un promedio de las telas 2.1 ± 2.2 y un promedio de 14.2 ± 5.6 de plantulas. Se encontró una correlación positiva entre el número de plantulas y el número de telas ($r=0.53830$, $p=0.003$, $n=28$) (fig. 1) En el primer experimento, la destrucción de las telas no encontró diferencias significativas en el número de telas entre las subcádrículas tratamiento y control ($F=1.1004$, $d.f.= 1.26$, $p=0.3038$). Cambios durante el tiempo no fueron significativamente diferentes ($F=1.2736$, $d.f.= 3.78$; $p=0.2893$). En el segundo experimento la reducción en la densidad de plantulas no se dieron diferencias significativas en el número de telas de las subcádrículas control ($F=2.0608$; $d.f.= 1.26$ $p=0.1630$), pero las telas disminuían considerablemente más rápidamente en el tiempo en las subcádrículas en las cuales las plantulas fueron removidas ($F=4.2335$; $d.f.=3.78$; $p=0.0079$).

El promedio de las telas para el experimento de la destrucción de telas (fig. 2A) diferenciado del promedio de las telas para el experimento de reducción de el número de plantulas (fig. 2B) (ANDEVA de mediciones repetidas $F=4.7486$, $d.f.= 3, 156$; $p=0.0034$).

Discusion

La relación entre el número de plantulas y el número de telas de araña se puede explicar por el hecho de que las telas están unidas a los soportes justo sobre la el suelo. Cuando el número de los sitios posibles del ancla para la tela fue reducido experimentalmente, la araña fue forzada buscar otro sitio que características estructurales permitieron que estableciera otra tela con éxito. Gunnarsson (1990) encontró una relación similar con las arañas que viven en las ramas de árboles. El aumento de la densidad de las hojas aumentó la densidad de telas y las reducciones experimentales del número de hojas redujeron la densidad de telas. En este caso la reducción en la densidad de telas no ocurrió debido a una reducción en los sitios para las telas que anclaban, pero incremento de depredación por parte de aves.

Migración, o la persistencia a pesar de daño de la tela, podría explicar porqué la destrucción experimental de telas en días sucesivos en este estudio no cambió perceptiblemente los números de arañas en los cuadrículas experimentales. Los resultados de este estudio están de acuerdo con los estudios anteriores que sugieren que la arquitectura del hábitat es un aspecto importante del ambiente en entender la distribución y la densidad de las arañas que construyen telas. Los resultados implican que los datos sobre la composición de la especie de la planta en diversos sitios, la estructura de cada especie de la planta, y también los contornos quizás en reducida escala de la tierra y la presencia de otras estructuras posibles de la ayuda tales como

hojarasca, puede influenciar las distribuciones espaciales locales de las arañas formadoras de telas.

Agradecimiento

Agradezco William Eberhard por ideas, consejo y ayuda en la ejecución de este trabajo, Gilbert Barrantes para la ayuda en planear el estudio, y Federico Bolaños y Roberto Cordero para los comentarios sobre versiones anteriores y consejos sobre la estadística.

Referencias

- Colebourn, P. H. 1974. The influence of habitat structure on the distribution of *Araneusdiadematus* Clerck. *Journal Animal Ecology*. 43(2): 401-409.
- Eberhard, W. G. 1992. Notes on the ecology and behavior of *Physocyclusglobosus*(Araneae, Pholcidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*. 9(2):38-42.
- Gunnarsson, B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *Journal Animal Ecology*. 59(2): 743-752.
- Henschel, J. R. and Y. D., Lubin. 1997 A test of habitat selection at two spatial scales in a sit and wait predator: a web spider in the Namib desert dunes. *Journal Animal Ecology* 66(3): 401-413.
- Lubin, Y., S. Ellner and M. Kotzman. 1993. Web relocation and habitat selection in desert widow spider. *Ecology* 74(7):1915-1928.
- Post, W. M. and S. E., Reichert. 1977. Initial investigation into the structure of spiders communities. *Journal Animal Ecology* 46(3): 729-749.
- Robinson, J.V. 1981. The effect of architectural variation in habitat on a spider community: an experimental field study. *Ecology* 62(1): 73-80.
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press. 328p.

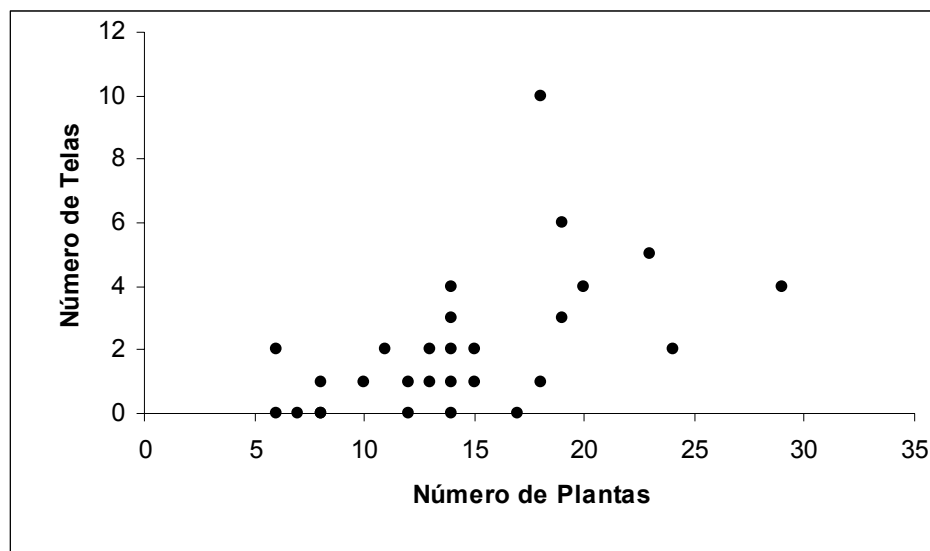


Figura 1: Relación entre el número de plantas el 10-30cm. alto y el número de telas en las subcuadrículas de 1m². ($r = 0.539$, $p=0.003$, $n = 28$)

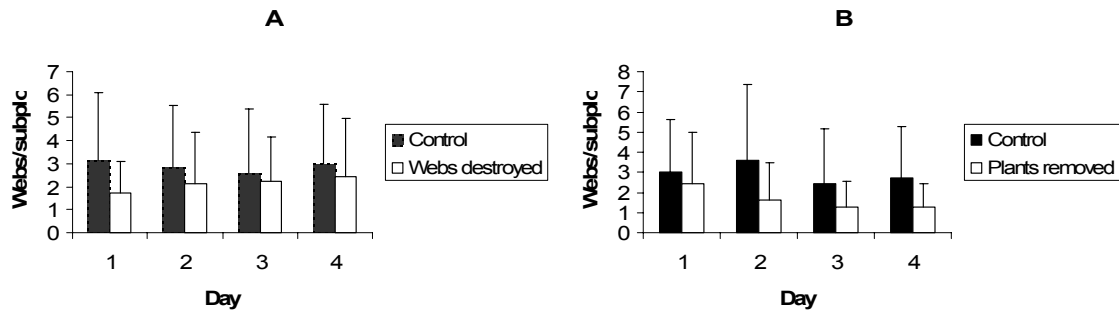


Figura 2: Números medios de telas cada día durante los experimentos de cuatro días. A) Efecto de la destrucción experimental de la tela cada día; B) Efectos del retiro experimental de plantas pequeñas al principio del experimento. Las barras de error representan las desviaciones estándar.

Distribución de frondas de *Adiantum latifolium* (Adiantaceae) y *Thelypteris dentata* (Thelypteridaceae) en una plantación de Palma Africana (*Elaeis guineensis*)

Ronald Iván Sánchez Argüello

La destrucción y fragmentación de ambientes, provocada por la actividad humana es la principal causa de la alteración del hábitat. Estas alteraciones se expresan como un cambio drástico de la cobertura original, la cual es reemplazada por otros hábitats como zonas de cultivo y bosques secundarios (Meffe y Carrol 1994). En las plantaciones agrícolas como la de palma africana *Elaeis guineensis*, que es un monocultivo ampliamente extendido en la zona pacífica, los límites físicos están bien definidos, lo que normalmente no ocurre en la naturaleza. Esta condición puede traducirse en un marcado efecto de borde sobre los organismos de este ambiente, especialmente en aquellos con requerimientos de microclima muy específicos. (Primack 1995)

Los helechos se caracterizan principalmente por ser pioneros en los procesos de sucesión dado a su elevada tasa de crecimiento, amplia dispersión, tamaño relativamente pequeño y rápido crecimiento poblacional (Smith y Smith, 2000); Al igual que los musgos, los helechos toman una posición transitoria en cuanto a la adaptación a la vida terrestre. Por esta razón no es sorprendente que la mayoría de las especies se encuentre en lugares de sombra más o menos húmedos (Weber, Herrera y Breckle.1996). Así pues el hábitat influye en el desarrollo de los helechos puesto que en bosques secundarios se ha comprobado que se produce mayor cantidad de frondas, rápida producción de soros y que el crecimiento es tres veces mayor que al de un bosque primario argumentos por los cuáles es aplicado fuertemente el concepto de especies pioneras (Bittner y Breckle 1995).

Alexander Rojas (com.pers.) menciona que en los helechos el tamaño físico y la abundancia dependen mucho de las características propias de la especie, es decir, existe una capacidad innata de cada especie a producir tantas o cuantas frondas por planta, así como el tamaño de las poblaciones. También las características físicas o biológicas del medio ambiente influyen en el tamaño de las plantas y de sus poblaciones, entre ellas: nutrientes, cantidad de luz, humedad, etc. La ecología de los helechos ha sido poco documentada ya que el énfasis es en la taxonomía.

Las especies de helechos sometidas a este estudio taxonomicamente se ubican en el orden filicales, son terrestres, neotropicales y generalmente encontradas en vegetación secundaria, sin embargo varían en su morfología y en su distribución de acuerdo a la altitud puesto que *Adiantum latifolium* (Adiantaceae) es reportada en zonas desde los 0-700 msnm como en las áreas de conservación Tortuguero, Osa, Pacífico central, Isla del Coco, región huetar Norte, la Amistad Caribe y Guanacaste (INBIO 2005), morfológicamente posee rizomas 2-3mm de diámetro, hojas de 30-75cm de largo y con soros marginales en forma de herradura. (Moran y Riba 1995)

Por su parte *Thelypteris dentata* (Thelypteridaceae) se encuentra desde los 0 hasta 1400 msnm en las áreas de conservación Tempisque, Arenal, Tortuguero, Guanacaste, La Amistad Caribe, La amistad Pacífico, Cordillera Volcánica Central, Pacífico Central y Osa (INBIO 2005); morfológicamente se caracteriza por poseer rizomas cortamente rastreros, hojas de 50-150 cm de largo y soros redondos dispuestos en filas a lo largo de la Pinna (Moran 1999)

El objetivo general del presente estudio fue determinar la distribución de frondas de *Adiantum latifolium* y de *Thelypteris dentata* en la plantación de palma africana *Elaeis guineensis*. Así como reconocer la repartición de recursos para cada especie.

Materiales y métodos

Área de Estudio. El estudio se llevó a cabo durante el mes de enero del año 2005 en una plantación de palma africana conocida como Finca 63 ubicada en Babel a 15 Km de Golfito Centro, en la provincia de Puntarenas, esta plantación tiene 21 años de existencia y sus propietarios son Cooprosur (hoy en día Sermocoop).

El área es una zona abierta y alterada, presenta una superficie aplanada y regular; el suelo es latosol (ultisol e ineptisol) con poco material húmico, deficientes condiciones de infiltración que favorecen procesos de erosión superficial y remoción en masa dado que los vientos obstaculizados por la península de Osa no adquieren gran fuerza (González 1999).

De acuerdo a la clasificación de Holdridge esta zona se incluye dentro del bosque basal muy húmedo tropical, con una precipitación anual de 4500 mm y una temperatura superior a los 25 °C. (Hartshorne, 1991).

Dentro de la plantación las palmas estaban dispuestas de modo regular aproximadamente 9 m entre columnas y 8, 50 m entre filas.

Metodología. La investigación se llevó a cabo con *Adiantum latifolium* especie de estudio de la familia Adiantaceae y *Thelypteris dentata* de la familia Thelypteridaceae.

Se establecieron dos sitios de muestreo uno denominado Centro (ubicado a 100 m de la carretera y a 50 m del río y del pastizal en la plantación), y el otro llamado Orilla (ubicada en el borde de la plantación). Luego con las mismas palmas para cada sitio se hacían 25 cuadrículas ubicadas sistemáticamente de por medio una con respecto a otra; en cada parcela se medía el porcentaje de claros y de cobertura boscosa con un densiómetro. Luego se contaba el número total de frondas de *Adiantum latifolium* y de *Thelypteris dentata*.

Posteriormente para cada especie en cada sitio se tomó al azar 30 frondas a las cuales se le medía el largo y ancho; luego se tomó una representación de 5 frondas de cada especie a las que se le medía el área foliar con el programa IMAGETOOLS; seguidamente para cada especie se le calculó una regresión lineal que luego se usaba para determinar el área foliar de las 60 frondas y así calcular un área foliar promedio.

Análisis numérico de los datos. Se obtuvo el índice de Cobertura Específica (ICE) multiplicando el N° frondas en cada parcela por el área foliar promedio. Se calculó también la dominancia relativa dividiendo el Ice de la especie entre el área de cada parcela y se estimó la relación de dominancia dividiendo el ICE de *A. latifolium* entre el ICE de *T. dentata*.

En el análisis estadístico se efectuó una prueba de bondad ajuste para ver la distribución de frondas en ambos sitios; posteriormente se realizó un ANDEVA anidado para comparar la densidad de frondas de ambas especies en cada sitio, también se aplicó un ANCOVA para cada especie tomando como covariable el sitio para determinar si hay relación entre las aberturas del dosel y el índice de cobertura específica (ICE) de acuerdo al sitio.

Luego se realizó una prueba T pareada para evaluar la relación de dominancia por parcela en cada sitio. Finalmente se aplicó otro ANDEVA anidado para comparar la dominancia relativa de ambas especies en ambos sitios.

Resultados

Las condiciones micro climáticas para los dos sitios fueron similares (Cuadro 1). Se contaron un total de 12507 frondas: 8045 de *A. latifolium* y 4462 de *T. dentata*; al aplicar el chi cuadrado no se obtuvo diferencia significativa en la distribución de frondas del centro con respecto a la orilla ($X^2=1.2E-09$, $gl=1$, $P=0.9$) (Cuadro 2). En *Adiantum latifolium* se encuentran una mayor densidad en frondas que en *Thelypteris dentata* ($F=31.426$, $GL=1$, $P=0.000$), sin embargo la distribución de frondas en el centro de *A. latifolium* y de *T. dentata* fue similar con respecto a la orilla ($F=0.503$, $gl=2$, $p=0.606$) (Fig. 1) a pesar que *T. dentata* aumenta en la orilla.

La regresión lineal obtenida para el área foliar de *A. latifolium* con un $R^2=0.98$ fue $y=0.3014x-17.706$ obteniéndose un área foliar promedio de 112.7 ± 62.6 y para *T. dentata* con $R^2=0.99$ fue $y=0.3052x-0.1501$ con un área foliar promedio de 196.8 ± 106.5 ; para *A. latifolium* en el centro el ICE fue similar respecto a la orilla ($F=0.611$, $gl=1$, $p=0.438$) (Fig. 2) y para *T. dentata* en el centro el ICE fue similar con respecto a la orilla ($F=0.255$, $gl=1$, $p=0.616$) (Fig 3). En *A. latifolium* el ICE fue similar al de *T. dentata* ($F=0.569$, $gl=3$, $p=0.637$) (Fig. 4)

En el centro la relación de dominancia fue similar con respecto a la orilla ($t=1.758$, $gl=24$, $p=0.091$). En *Adiantum latifolium* no se encuentra mayor dominancia relativa que en *Thelypteris dentata* ($F=0.088$, $GL=1$, $P=0.767$) (Fig.5) al igual que entre sitios ya que en el centro del palmar la dominancia relativa de *A. latifolium* y de *T. dentata* fue similar con respecto a la orilla en el ($F=0.810$, $gl=2$, $p=0.448$) (Fig.6)

Discusión

A. latifolium presentó la mayor cantidad y densidad de frondas en los dos sitios muestreados. Esto se debió a que esta especie se caracteriza por tener crecimiento rastrero en donde las frondas se distribuyen horizontalmente hacia los lados lo cuál no sucede en *T. dentata* que tiene un crecimiento asorretado y la distribución de frondas es vertical por lo que *T. dentata* podría invertir mayor energía en producir un mayor área foliar para pocas frondas que en producir muchas frondas como *A. latifolium*. (Moran 1999)

La distribución de frondas en el centro de *A. latifolium* y de *T. dentata* fue similar con respecto a la orilla, esto podría haberse dado porque las condiciones microclimáticas como temperatura, temperatura húmeda y temperatura del suelo no estén variando desde la orilla hacia el interior del palmar o que dicha variación no afecta la distribución de cada especie en cada sitio. Sin embargo en la orilla se presentó mayor porcentaje de aberturas que en el centro del palmar lo cuál es totalmente lógico puesto que en la orilla los límites físicos están bien definidos lo que normalmente no ocurre en la naturaleza en donde no hay otros árboles que incrementen la cobertura boscosa. (Primack 1995).

Por otro lado, los helechos forman un pre ecosistema (sensu Primack 1995) en la orilla dado que allí globalmente se contabilizó la mayor cantidad de frondas, lo cual hace indicar que el borde de la plantación esta influyendo en que los helechos colonicen primero allí y luego por acción de viento se dispersen en el centro.

La similaridad obtenida en los ICE se debió a que la mayor cantidad de frondas de *A. latifolium* era compensada con su menor área foliar promedio, y por otro lado la menor cantidad de frondas para *T. dentata* se compensaba con su mayor área foliar promedio. Por su parte al comparar las dominancias relativas en ambas especies se obtuvo similaridad dado que los ICE

eran similares. Sin embargo los datos indican que las especies por sí solas dominan diferentes microhabitats ya que *A. latifolium* dominaba mayormente en el centro del palmar dado que esta especie prefiere áreas de mayor sombreado, pero *T. dentata* predominaba principalmente en la orilla porque es tolerante a mayor cantidad de luz (Bittner y Breckle 1995).

Para estudios posteriores se recomienda tomar dos especies del mismo género para observar dominancia y competencia a corto plazo, o sino como mínimo tomar datos durante un año de ambas especies que se sometieron a este estudio

Agradecimientos

A Federico Bolaños por costearme los gastos de transporte de Golfito hacia Babel, a Roberto Cordero por la colaboración brindada en el análisis estadístico, a Alexander Rojas por clasificarme y brindarme información de los helechos, a Marta Araúz y Alberto Hamer Salazar por la información y bibliografía suministrada respecto al proyecto.

Referencias

- Bittner J. y S.W.Breckle. 1995. The growth and age of tree fern trunks in relation to habitats. *American Fern Journal* 85(2): 37-42.
- Harstshom, G. 1991. En: D.H.Janzen (Ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, San José-Costa Rica, p 43.
- González, C.1999. *Geografía física de Costa Rica Antología*. EUNED, San José-Costa Rica. 172 p.
- Lellinger, D. 1989. *The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panamá and the Chocó*. Smithsonian Institution. 364 p.
- INBIO. 2005. Plantas y taxonomía. *Adiantum latifolium* (También disponible en línea <http://www.inbio.ac.cr/bims/k03/p11/c043/o0226/f01502/q008789/s027808.htm>)
- INBIO. 2005. Plantas y taxonomía: *Telypteris dentata*. (También disponible en línea <http://www.inbio.ac.cr/bims/k03/p11/c043/o0226/f01505/g009103/s029091.htm>)
- Meffe, G. y R. Carroll. 1994. *Principles of conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- Moran, R. 1999. *The genera of neotropical ferns and Lycophytes*. Organization for tropical Studies (OTS), New York. 275 p.
- Moran, R. y R. Riba. 1995. *Flora Mesoamericana vol. I Psilotaceae y Salviniaceae*. Editorial Universidad Nacional Autónoma de México, México. 443 p.
- Moran, R. 2004. *A natural History of Ferns*. Timber Press, Portland. 301 p.
- Primack, R.B. 1995. *A Primer of conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. 594 p.
- Smith, L. y T. Smith. 2001. *Ecología*. Cuarta edición. Addison Wesley. México. 642 p.
- Weber, C., O. Herrera y S-W Breckle. 1996. Las relaciones de los nutrientes en las hojas de los helechos arborescentes en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes. *Revista Pensamiento actual* 2: 33-39.

Cuadro 1 Condiciones climáticas para ambos sitios de muestreo en la plantación de Palma africana durante enero del 2005

Sitio	Temperatura ambiente (°C)	Temperatura Húmeda (°C)	Temperatura de Suelo(°C)	Aberturas (%)
Centro	29.62± 2.59	27.90± 2.16	11.13± 1.66	20.6± 6.61
Orilla	28.93± 2.40	27.40± 1.98	10.65± 1.45	29.4± 6.9

Cuadro 2 Cantidad total de frondas presentes en los sitios de estudio en la plantación de palma africana.

Sitio	A. latifolium	T. dentata	Total
Centro	4088	2014	6102
Orilla	3957	2448	6405
Total	8045	4462	12507

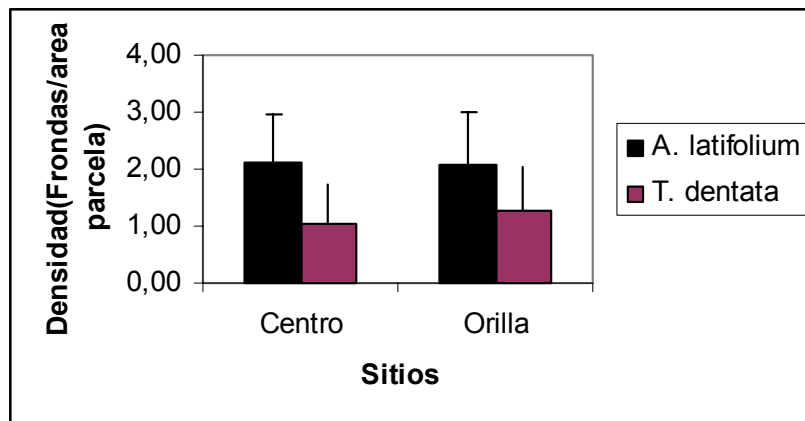


Figura 1: Densidad de frondas promedio según el sitio de muestreo para *A. latifolium* y *T. dentata* en la plantación de palma africana

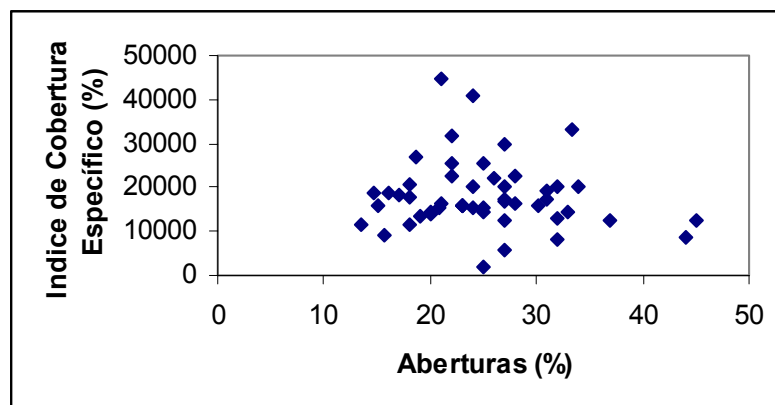


Figura 2: Índice de Cobertura Específico de *A. latifolium* de acuerdo al % de aberturas en la plantación de palma africana

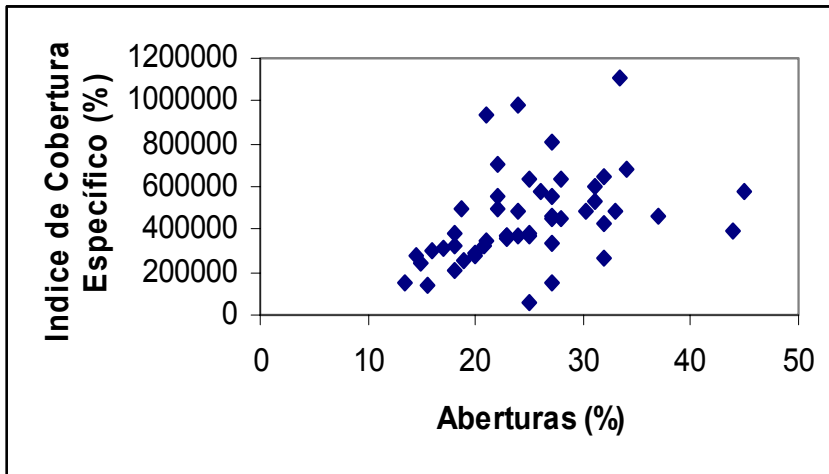


Figura 3: Índice de Cobertura Específico de *T. dentata* de acuerdo al % de aberturas en la plantación

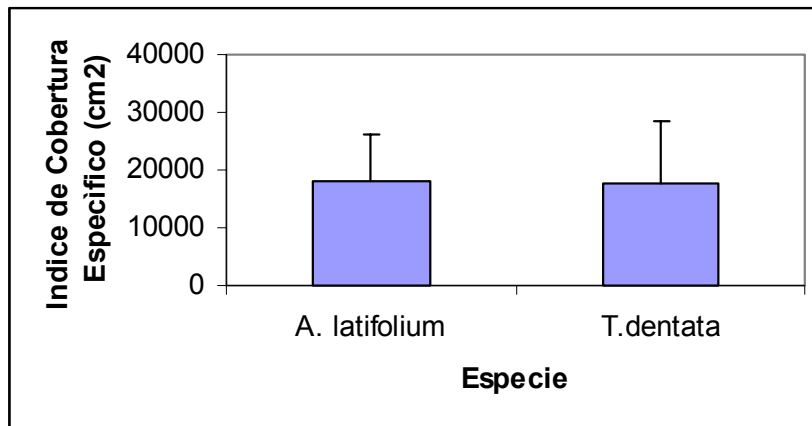


Figura 4: Índice de cobertura específico promedio según las especies en la plantación de palma africana

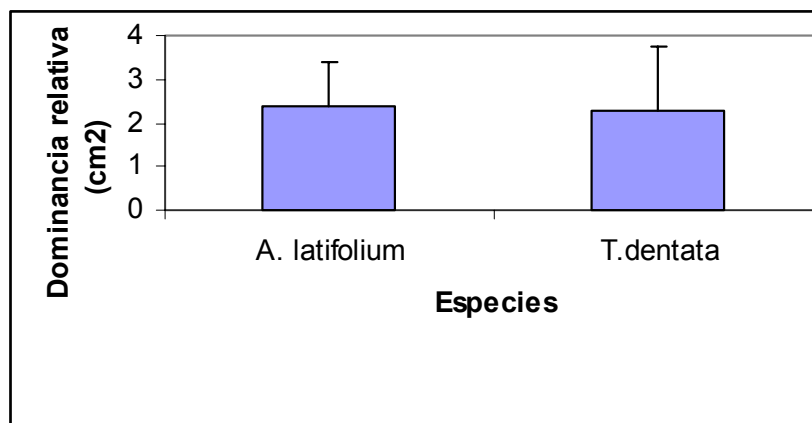


Figura 5: Dominancia relativa promedio según la especie en la plantación de palma africana

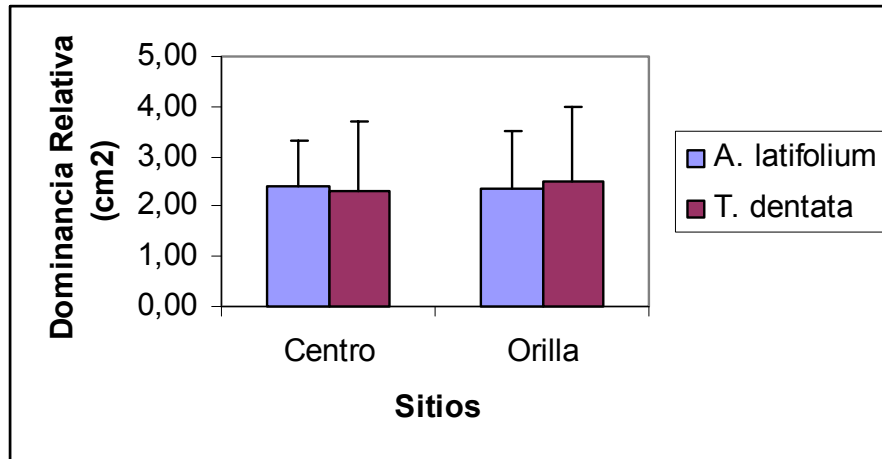


Figura 6 Dominancia relativa promedio según el sitio para cada especie en la plantación de palma africana

Selección de hábitat de *Thyroptera tricolor* (Chiroptera: Thyropteridae)

María Gabriela Solano Q.

Las condiciones ambientales pueden afectar profundamente la ecología de los vertebrados. La abundancia y la distribución de los recursos pueden afectar directa o indirectamente la densidad y la dispersión de los individuos (Clutton-Brock y Harvey 1984), influenciando así un gran rango de características ecológicas (Alexander 1974).

Los murciélagos presentan un desafío cuando se quiere estimar la disponibilidad del hábitat y el tamaño de la población, debido a su movilidad y a presentar un estilo de vida nocturno y hábitos sigilosos. El uso de perchas inaccesibles e inconspicuas durante el día por la mayoría de las especies de murciélagos, ha hecho imposible calcular la tasa exacta de la densidad de perchas, para cualquier especie que utilice perchas en sitios naturales, así como es imposible determinar si todas las perchas han sido encontradas en un área dada (Vonhof y Fenton 2004).

Thyroptera tricolor, conocido como murciélago platanillero (Mora 2000) es pequeño (3-4 g), insectívoro, se encuentra en el bosque tropical, desde México hasta el Sureste de Brasil (Wilson y Findley 1977). Esta especie ha sido típicamente encontrada perchando en hojas enrolladas de plantas del orden Zingiberales, incluyendo especies de *Heliconia* (Heliconiaceae) y *Calathea* (Maranthaceae), y también en plantas de banano (*Musa*) (Findley y Wilson, 1974). Se han encontrado ocasionalmente perchando en hojas enrolladas muertas (Simmons y Voss, 1998).

Según Timm (1982), muchos murciélagos modifican hojas de algunas especies de plantas, para adaptarlas, como dormideros o comederos diurnos. La forma generalmente de modificar estas hojas, es haciéndoles cortes parciales (centrales o secundarios), en las venas y en el tallo de la hoja, formando así un espacio semicerrado, en el cual los murciélagos se pueden perchar (Balasing et al 1993).

Sin embargo, *T. tricolor*, presenta discos en las muñecas y en los tobillos que los hacen morfológicamente especializados para utilizar las hojas enrolladas, ya que son incapaces de poder darle uso a otro tipo de estructuras para perchar, las cuales típicamente necesitan del uso de garras para poder agarrarse bien a la hoja (Riskin y Fenton, 2001). Por lo tanto, *T. tricolor* es altamente dependiente de la habilidad de las plantas para producir hojas enrolladas que presenten los requerimientos para ser perchadas (Vonhof, 2004).

Las plantas de *Heliconia sp.* y *Calathea sp.* se encuentran en claros del bosque ya sean naturales o hechos por el ser humano, bosque secundario, en pantanos o a la orilla de ríos. Las hojas, en su forma enrollada, pueden ser disponibles para los murciélagos por un periodo muy corto, aproximadamente 24 horas (Findley y Wilson, 1974). Debido a lo efímero de su percha, se ven obligados a encontrar nuevos sitios. El grupo de individuos, se mantiene junto mientras mudan de una percha a otra (Mora, 2000). Además dependiendo del hábitat y de las especies presentes, las plantas con hojas apropiadas se pueden encontrar en una alta densidad y casi con una distribución uniforme a lo largo de los claros o en campos abiertos, o en una baja densidad de parches discretos del bosque primario (Dobkin, 1984). Por lo tanto, dependiendo de las características del hábitat, a los murciélagos que utilizan hojas enrolladas como sitios de percha, les gusta experimentar una gran variedad de distribución de recursos y densidades, lo cual puede influir en su comportamiento y demografía (Vonhof y Fenton 2004).

El uso consistente de hojas enrolladas, accesibles y conspicuas, por los murciélagos platanilleros, hace de ellos un tema ideal para estudios de la selección del hábitat. Por esta razón,

el objetivo principal de este trabajo es estudiar los factores que influyen en la selección de sitios de percha por parte de *Thyroptera tricolor*. De igual forma, se observaron las características principales de los individuos capturados.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó del 15 al 31 de enero del 2005, en Golfito, Puntarenas. Se trabajó principalmente en el río La Gamba, también en La lechería y en Playa Cacao.

Se buscó plantas de *Heliconia sp.* y ocasionalmente de *Calathea sp.* que presentaran hojas enrolladas, para observar si tenían murciélagos de *Thyroptera tricolor*. Independientemente de la presencia de individuos, se tomaban medidas del microhábitat: longitud de la hoja, ancho de la base, ancho de la abertura, distancia del piso, distancia al río o a un claro, cobertura vegetal sobre la hoja, la cual fue categorizada de 0 a 5, siendo 5 la máxima cobertura vegetal, y también se contó hojas disponibles para un futuro hábitat, hojas cerradas y hojas abiertas en la misma planta.

Se observó también el macrohábitat, y se tomaron datos de cuantas plantas se encontraban cerca, en un radio de 5 metros, si estas plantas eran heliconias o calatheas se les tomaban datos de cantidad de hojas abiertas, cerradas o posibles hábitat, para observar si éstas influían en la selección del hábitat por parte de *T. tricolor*.

Con respecto a los murciélagos que se encontraban dentro de la hoja, éstos eran capturados con redes entomológicas, se pasaban a bolsas de tela y posteriormente eran procesados. Se les tomó datos de sexo, estado, longitud del antebrazo, peso, parásitos y se les realizó un pequeño corte de pelo en la espalda para enumerarlos con marcador negro.

Se realizaron pruebas de Regresión Logística, considerando la presencia o ausencia de individuos como variable dependiente y analizándolo con otras variables independientes. Esta prueba se realizó por pasos, en donde se fueron eliminando los factores que no fueron significativos, o sea que no influyeron en la selección de hojas por parte de los murciélagos. La prueba de signos, fue utilizada para observar si la vegetación circundante influye en la escogencia de las hojas. Por último, se realizó, una T- student para observar cual sexo pesa más y cual presenta una longitud de antebrazo mayor (Zar, 1996).

Resultados

Para un total de 59 hojas analizadas, donde 14 presentaban murciélagos y 47 no, se encontró que tanto el ancho de la base de la hoja como el ancho de la boca de la misma, junto con el número de heliconias cercas cerradas, influyen en un 95 % en la escogencia de la hoja por parte de *T. tricolor* ($G = 14.21$, $gl = 3$, $p = 0.003$).

El ancho de la base de la hoja abierta, influye en la presencia de individuos ($B = -0.476$, $n = 57$, $t = -2.073$, $p = 0.038$) (Figura 1). Con respecto al ancho de la boca de la hoja, entre más grande sea este, más probabilidad de que se encuentren los murciélagos ($B = 0.166$, $t = 1.966$, $p = 0.049$) (Figura 2). Igual sucede con el número de heliconias cercas cerradas ($B = -1.020$, $t = -2.415$, $p = 0.016$) (Figura 3), entre más hayan, más influyen en la escogencia de hojas por parte de los murciélagos.

Con respecto a la prueba de signos, se encuentra que la vegetación que rodea a la planta no influye en la escogencia por parte de los murciélagos ($p = 1$, $n = 25$) (Cuadro 1). Se observa que las hembras pesan más que los machos ($T = 5.006$, $gl = 1$, $p = 0.036$) (Figura 4). También se observa que son las hembras las que poseen una mayor longitud de antebrazo ($T = 4.039$, $gl = 1$, $p = 0.055$) (Figura 5).

Discusión

Existe una variación considerable en las dimensiones de las hojas ocupadas y de los microhábitats en los que se encuentra *T. tricolor*, y aproximadamente, el 5% de las hojas que utiliza tiene defectos de crecimiento (Vonhof y Fenton 2004). Sin embargo parece ser que el ancho de la base y de la boca de la hoja si es un factor importante que influye en la escogencia de la hoja, una razón para esto es el hecho de que al ser por lo general grupos conformados por más de tres individuos, necesitan de una hoja en la que puedan caber bien y tener un poco de movilización dentro de ésta.

El hecho de que la presencia de heliconias cercas cerradas sean influyentes en la escogencia de la hoja, se puede explicar debido a que en un día, el crecimiento de una hoja puede hacer de ésta un lugar apto o desfavorable para *T. tricolor*, por lo tanto puede que en durante este periodo necesite más de una percha. Sin embargo el cambio de percha durante el día incrementa la exposición hacia depredadores diurnos como halcones o gavilanes (Fenton et al 1994). De esta forma, los individuos se encuentran bajo presión al tener que seleccionar hojas que les provean un sitio de percha durante este periodo. Esto explica el hecho de tener heliconias cercas que en un futuro no muy lejano les puedan servir de percha y así disminuir la exposición hacia los depredadores diurnos.

La predicción realizada por Findley y Wilson en 1974, de que *T. tricolor* utiliza solo hojas enrolladas en las sombras del bosque, no fue soportada en este estudio, ya que se encontró regularmente, murciélagos perchando en hojas enrolladas que se encontraban directamente expuestas al sol y a la lluvia, lo cual se acerca más a lo predicho por Seifert (1982) y Stiles (1975), lo cuales afirman que este tipo de plantas, se encuentran por lo general en hábitats naturales o que han sido disturbados, en donde el dosel no las cubre totalmente.

En el estudio realizado por Vonhof y Fenton, en Tortuguero, citan la posibilidad de que el hecho de que las plantas de Heliconia y Calathea se encuentren rodeadas de otra vegetación, principalmente *Cecropia sp*, puede influir en la presencia- ausencia de individuos en el área. Sin embargo, en este estudio no se observó así, tal vez por que las plantas que mayoritariamente se encontraron rodeando a las heliconias y calatheas, fueron pequeñas y no llegaron a sobrepasar a las plantas, exceptuando algunos árboles los cuales no entraron en el radio de los 5 metros utilizado.

La observación realizada con respecto a que las hembras sean más pesadas y presenten una longitud de antebrazo mayor, es común en murciélagos, esto por que son las hembras las que deben cargar con las crías (B. Rodríguez, com. per.). Es importante considerar también que la muestra fue pequeña y se contó con cuatro hembras preñadas, las cuales fueron eliminadas para realizar la prueba de peso. También la longitud de antebrazo es apenas significativa.

Thyroptera tricolor, es raramente capturado en redes de niebla, y es considerado como un componente raro en las especies de mamíferos en estudios de la estructura de la comunidad y de la diversidad de mamíferos a través del neotrópico (Voss y Emmons 1996). No es correcto afirmar que son individuos abundantes donde haya hojas enrolladas. Aparentemente son muy locales en su distribución y se ha encontrado en 11 sitios en Costa Rica y Panamá, en un rango de elevaciones y hábitats que contienen heliconias y calatheas (Vonhof y Fenton 2004).

Referencias

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325- 383.
- Balasingh, J; J, Koliraj and T, Kunz. 1993. Tent construction by the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Vahl 1797) in Southern India. *Curr. Sci.* 65: 418.
- Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H.1984. Comparative approaches to investigating adaptation. Pp 7 - 29 in Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds.). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Dobkin, D. S. 1984. Flowering patterns of long- lived *Heliconia inflorescens*: implications for visiting and resident nectarivores. *Oecología* 64: 245-254.
- Fenton, M. B., Rautenbach, I.L., Smith, S.E., Swanepoel, C.M., Grosell, J. & Van Jaarsvald, J. 1994. Raptors and bats: threats and opportunities. *Animal Behaviour* 48: 9 - 18.
- Findley, J. & Wilson, D. E.1974. Observations on the neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* Spix. *Journal of Mammalogy* 55: 562- 571.
- Mora, J.M. 2000. Los mamíferos silvestres de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. Costa Rica. 240p
- Riskin, D. K. & Fenton, M.B. 2001. Sticking ability in Spix's disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* (Microchiroptera: Thyropteridae). *Canadian Journal of Zoology* 79: 2261-2267.
- Seifert, R.P.1982. Neotropical *Heliconia* insect communities. *Quarterly Review of Biology* 57: 1-28.
- Simmons, N. B. & Voss, R.S. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237: 1- 219.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Timm, R. 1982. *Ectophylla alba*. *Mammalian Species*. 166: 1-4.
- Vonhof, M.J. 2004. Analysis of Spix's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. *Animal Behaviour* 68: 507- 521.
- Vonhof, M. & M, Fenton. 2004. Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 20: 291-305.
- Voss, R. S. & Emmons, L. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assesment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230: 1- 115.
- Wilson, D.E. & Findley, J.S. 1977. *Thyroptera tricolor*. *Mammalian Species* 71: 1-3.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. 3^a ed. Prentice Hall, Inc. EEUU. 662 p.

Cuadro 1. Especies de plantas que rodean a *Heliconia* o *Calathea* y la influencia de éstas, en la escogencia por parte de *Thyroptera tricolor*.

Especie	Presencia de Murciélagos	
	no	si
acacia	+	+
araceae	+	+
araliaceae	+	-
burseraceae	-	+
cacao	+	-
calathea	+	+
ciclanthaceae	+	+
clusiaceae	+	+
costaceae	+	+
fabaceae	+	+
helechos	+	+
heliconias	+	+
malvaceae	+	-
melastomataceae	+	+
meliaceae	+	-
mimosaceae	+	+
moraceae	+	+
myrsinaceae	-	+
myrtaceae	+	-
palma	+	+
piper	+	+
rubiaceae	+	-
selaginella	+	+
verbenaceae	-	+
zacate	+	+

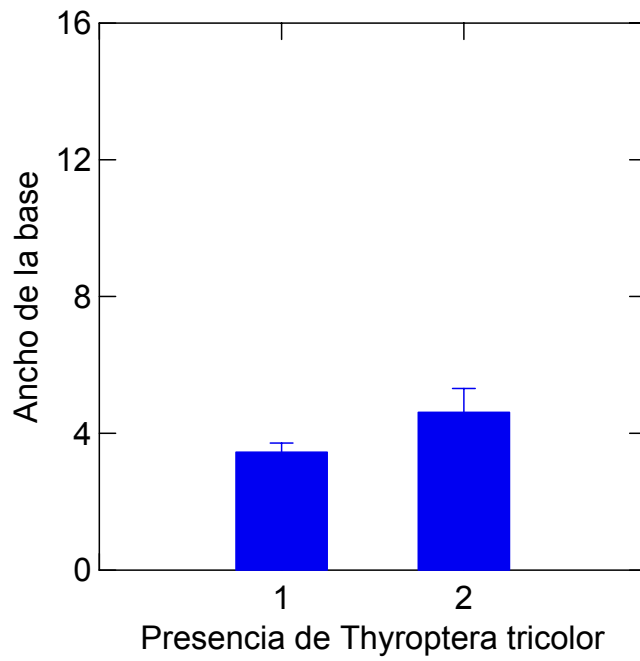


Figura 1. Presencia (1) o ausencia (2) de individuos de *Thyroptera tricolor* según el ancho de la base de las hojas.

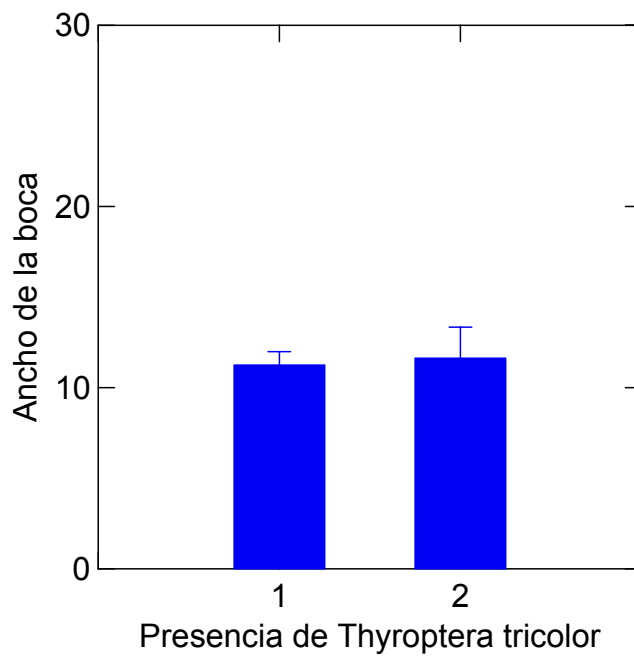


Figura 2. Presencia (1) o ausencia (2) de individuos de *Thyroptera tricolor* según el ancho de la boca de la hoja

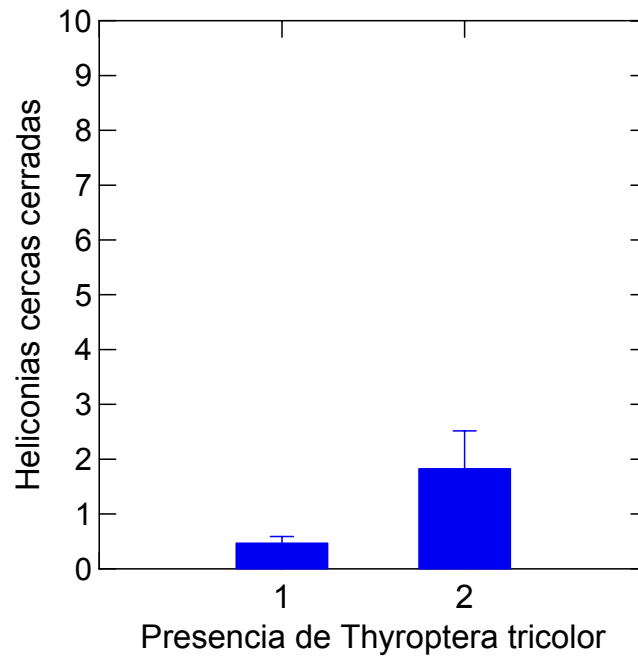


Figura 3. Presencia (1) o ausencia (2) de individuos de *Thyroptera tricolor* según el número de heliconias cercas cerradas.

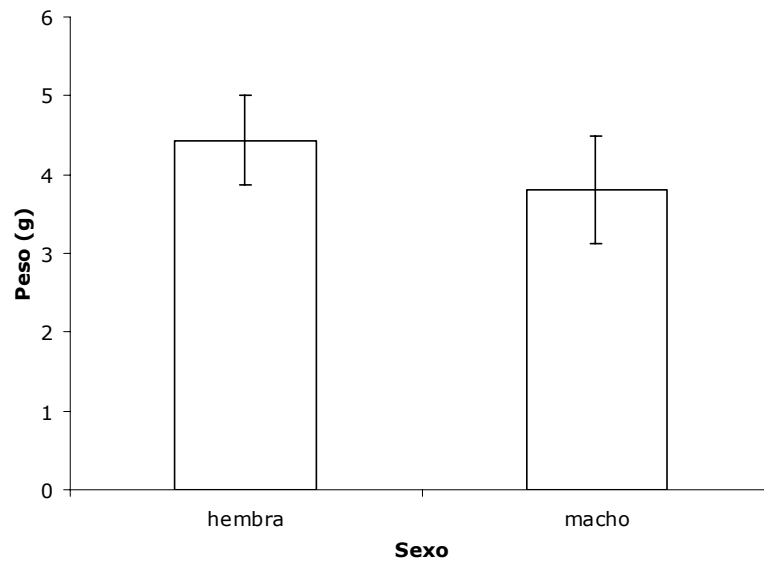


Figura 4. Promedio del peso de Hembras (\pm d.e) y de Machos (\pm d.e) de *Thyroptera tricolor*.

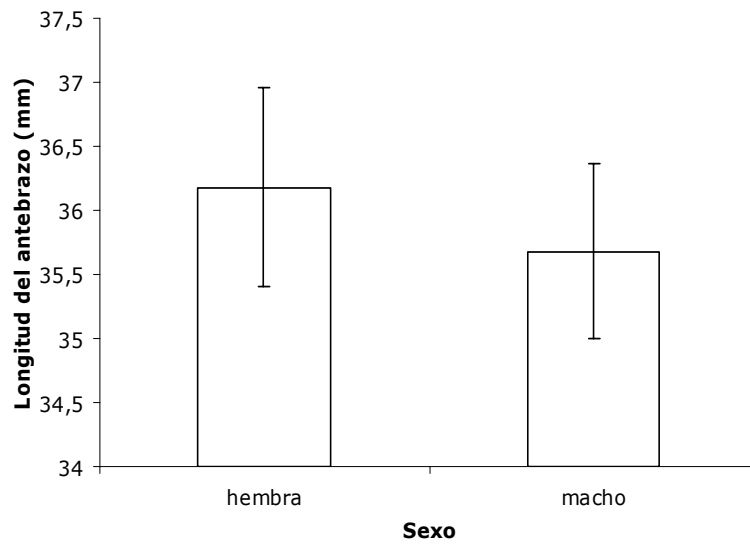


Figura 5. Promedio de la longitud del antebrazo para Hembras (\pm d.e.) y para Machos (\pm d.e.) de *Thyroptera tricolor*.

Daños en hojas de *Rhizophora mangle*, *R. racemosa* (Rhizophoraceae) y *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) en un gradiente de salinidad

Jose D. Zúñiga

Los manglares se encuentran ubicados en la interfase tierra-océano de regiones tropicales y subtropicales (Orcutt y Nilsen, 2000). A pesar de que tradicionalmente han sido menospreciados por el hombre debido a la poca cantidad de usos directos que le ofrecen (Lugo y Snedaker, 1974), varios estudios han demostrado que los detritos de los manglares son la base de las cadenas alimenticias estuarinas en las que se basa la pesca comercial costera, así como también han reconocido la función de recolección de sedimentos y formación de suelos que tienen los manglares (Onuf *et al*, 1977).

Los manglares han sido estudiados desde hace mucho tiempo, sin embargo se han realizado pocas investigaciones enfocadas en la relación que hay entre los manglares y sus consumidores directos. Los herbívoros que se alimentan de sus hojas, flores, tallos raíces y propágulos influyen en su establecimiento, reproducción, crecimiento y arquitectura (Farnsworth y Ellison, 1993).

La salinidad es el factor ambiental que influye de manera más importante en los árboles de los bosques de manglar. Es común encontrar distribuciones claramente marcadas de las especies de manglar a lo largo de un gradiente de salinidad (Orcutt y Nilsen, 2000), mientras que otras especies son capaces de tolerar rangos de salinidad más amplios y pueden hallarse en diferentes sitios dentro del manglar, como es el caso de *Avicennia germinans* (Soto y Jiménez, 1982; Jiménez y Soto, 1985; Jiménez, 1994).

Las especies vegetales de un manglar pueden ser afectadas de manera diferente por herbívoros dependiendo de cuál sea su posición a lo largo de un gradiente de salinidad. Los herbívoros que se alimentan de árboles que están constantemente inundados por agua de mar enfrentan situaciones diferentes en cuanto al acceso, movimiento y química de las hojas que herbívoros que se alimentan de árboles que se encuentran en zonas que nunca se inundan con agua salada (Farnsworth y Ellison, 1993).

El objetivo de este trabajo es determinar el efecto de la salinidad en el grado de herbivoría, cantidad de agallas y de raspadores en hojas de diferentes edades en tres especies del manglar de La Purruja.

Materiales y Metodos

El trabajo se realizó en el mes de enero del 2005 en el manglar de la Purruja, el cual se encuentra en Golfito, provincia de Puntarenas.

Los 4 sitios de colecta fueron escogidos tomando en cuenta el gradiente de salinidad que se presenta en este manglar (Jiménez y Soto, 1985). Se muestrearon individuos de *Rhizophora mangle* en la boca del canal principal del manglar en donde es común que esta especie sea más abundante y dominante (Jiménez y Soto, 1983; Jiménez, 1994). Las plantas de este sitio son las que toleran concentraciones de sal mayores en el sustrato ya que se encuentran sobre la línea costera (parte externa del manglar). Los árboles de *R. racemosa* se muestrearon en un sitio que se encuentra cerca de la línea interna del manglar (zona más alejada de la línea costera), por lo que se encuentran en suelos con salinidades menores. Las hojas de *Avicennia germinans* se colectaron en dos sitios: uno se ubicó sobre el canal principal del manglar, en una zona en la que la dominancia de *R. mangle* disminuye y es posible encontrar otras especies de árboles y arbustos

propios del lugar. Otro grupo de árboles de *A. germinans* se muestreó en una zona que se encuentra entre el límite interno del manglar y una calle que lleva a la autopista principal que llega a Golfíto. Este sitio está más allá de la línea de la marea alta, por lo que el nivel de salinidad en el suelo es menor que el que presenta el otro sitio de colecta de *A. germinans*.

En cada uno de los 4 sitios de muestreo se escogieron al azar 10 árboles, de los que se colectaron 10 hojas de cada uno, 5 hojas nuevas y 5 hojas viejas. Para cada hoja se contaron el número de agallas y el número de lugares afectados por raspadores. Para las hojas que presentaban herbivoría se hizo un molde en papel para poder medir el área total de la hoja (AT) y con la hoja comida se obtuvo el valor del área total menos el área comida (AT-C), todos estos valores se obtuvieron con un medidor de área LI-COR modelo LI-3100. Con la fórmula $[(AT)-(AT-C)/AT]*100$ se calculó el porcentaje de herbivoría para cada hoja.

A los porcentajes de herbivoría se les realizó la transformación arcoseno, para asegurar que estos tuvieran una variabilidad normal (Zar, 1998). Posteriormente se realizó un análisis de varianza anidado con los valores transformados, el número de agallas por hoja y el número de sitios raspados por hoja para determinar si varían de acuerdo a los factores: edad de la hoja, posición de la planta en el gradiente salino, género y especie de las plantas.

Resultados

Se encontró una diferencia importante en la herbivoría de las hojas con respecto a la posición de las plantas en el gradiente salino del suelo, los árboles en salinidades altas fueron menos atacados por los herbívoros ($F=15.409$, $gl=1$, $p<0.01$; Fig. 1). No se encontraron diferencias en la herbivoría de hojas nuevas y viejas ($F=0.455$, $gl=1$, $p=0.505$; Fig. 1), así como tampoco hubo diferencias entre hojas de diferentes edades en las dos condiciones de salinidad ($F=2.126$, $gl=1$, $p=0.146$; Fig. 1). Se determinó que los árboles de *A. germinans* que se ubicaban en suelos menos salados presentaron niveles de herbivoría mayores a los otros grupos muestreados ($F=33.293$, $gl=2$, $p<0.01$; Fig. 1), mientras que *R. mangle*, el cual se ubicaba en la zona de mayor salinidad, presentó el menor grado de herbivoría (Fig. 1). *R. racemosa*, obtuvo un porcentaje de herbivoría mayor a *R. mangle* pero menor que el de ambos grupos de *A. germinans*.

No se encontraron diferencias en la cantidad de sitios afectados por raspadores en hojas de salinidades altas y bajas ($F=2.399$, $gl=1$, $p=0.122$; Fig. 2), mientras que se encontró un mayor número de sitios raspados en hojas viejas ($F=15.713$, $gl=1$, $p<0.01$; Fig. 2). Las plantas de *Avicennia* fueron las más atacadas por los raspadores, siendo este efecto un poco más pronunciado en condiciones de salinidad baja, mientras que *R. mangle* fue la menos afectada por los raspadores ($F=9.095$, $gl=2$, $p<0.01$; Fig 2).

No se encontraron diferencias entre el número de agallas en las dos condiciones de salinidad ($F=1.997$, $gl=1$, $p=0.158$; Fig. 3), mientras que las hojas viejas presentaron un mayor número de agallas ($F=4.223$, $gl=1$, $p=0.041$; Fig. 3). *R. racemosa* presentó un número significativamente mayor de agallas con respecto a los otros tres grupos de plantas ($F=12.956$, $gl=2$, $p<0.05$; Fig. 3).

Discusion

Tanto los árboles de *A. germinans* que se encontraban en condiciones de salinidad baja, como los de *R. racemosa* (también suelo de salinidad baja), presentaron los mayores porcentajes de herbivoría (Fig. 1). Esto concuerda con las observaciones de Soto y Jiménez (1982), los

cuales señalan que los árboles en sitios de baja salinidad presentan hojas más grandes así como mayores grados de herbivoría. Farnsworth y Ellison (1991) también encontraron, en cuatro de los cinco sitios de estudio, una mayor cantidad de daño en hojas de árboles que crecían en suelos menos salados. En otro estudio, Lacerda *et al* (1986) no encontró relación entre las concentraciones de sodio y cloro de las hojas de *Avicennia*, *Rhizophora* y *Laguncularia* con la intensidad de herbivoría, pero sí encontró que los contenidos de ceniza y agua se correlacionaron negativamente con la intensidad de herbivoría. El autor luego señala que por tratarse de plantas halófitas, el contenido de agua de las hojas de manglar se relacionan directamente con la cantidad de ceniza en la hoja y que la ceniza es una medida indirecta de la concentración de sal en la hoja. Esta observación concuerda con lo encontrado por Camilleri y Ribí (1983), el cuál determinó que plantas de *R. mangle* que crecen en ambientes de salinidad alta tienden a incrementar la formación de tejido para almacenar agua.

Farnsworth y Ellison (1991) encontraron que el daño aumentó significativamente con la edad de la hoja, sin embargo en este estudio no se encontró diferencia en la herbivoría en hojas de diferentes edades (Fig. 2). Coley (1983) encontró que las hojas jóvenes presentaban mayores daños por herbivoría en 70 % de las especies que estudió, mientras que en otro estudio en bosques tropicales, se encontró que las hojas jóvenes presentan de 5 a 25 veces más daños por herbivoría en comparación con hojas maduras (Coley y Barone, 1996). Se esperaba que las hojas jóvenes de árboles de sitios de salinidad baja presentaran mayores daños por herbivoría que los otros grupos, especialmente en comparación con las hojas “viejas” de lugares con alta salinidad, sin embargo no se encontró ninguna diferencia en hojas de diferente edad en las dos condiciones de salinidad (Fig. 3).

Se encontró que los árboles de género *Rhizophora* presentaron porcentajes de herbivoría menores que los de *Avicennia* (Fig. 1). Esto concuerda con lo esperado, ya que el género *Rhizophora* contiene taninos los cuales son compuestos tóxicos que los animales tienden a evitar, aunque el mecanismo mediante el cual actúan no está claro (Orcutt y Nilsen, 2000). *A. germinans* por su parte, no tiene taninos por lo que su defensa frente a los herbívoros se basa únicamente en la sal que secretan las glándulas de sus hojas. Por esto y por el efecto de la sal en la herbivoría que se mencionó anteriormente, no es de extrañar que las plantas de *A. germinans* que se encontraban en suelos con salinidad baja fueron los que presentaron mayores daños por herbívoros y que *R. mangle* fue el que fue menos afectado (Fig. 1). También el mayor grado de dureza de las hojas de *Rhizophora* puede ser un factor que explica el menor grado de herbivoría encontrado en este género.

Se esperaba encontrar un mayor efecto de los raspadores en hojas de salinidad baja, sin embargo no se encontró diferencia en la cantidad de sitios raspados en las hojas de las dos condiciones de salinidad (Fig. 2). Se encontró que las hojas de mayor edad presentaron mayor cantidad de daño por raspadores, lo cual concuerda con lo esperado ya que las hojas viejas tienen acumulados los “raspones” que les hicieron cuando estaban jóvenes (Fig. 2). Las plantas de *Avicennia* son muy atacadas por mariposas raspadoras de la familia Pyralidae, lo que podría explicar por qué la diferencia de *Avicennia* con los otros grupos. A pesar de esto y debido a que lo que estas mariposas raspan es la sal en las hojas, se esperaba que los individuos de *A. germinans* que se encontraban en el sitio de mayor salinidad fueran los más afectados y esto no fue así (Fig. 2).

R. mangle en condición de salinidad alta fue el menos afectado por los raspadores. Aún así es importante mencionar que, aunque no se observó a ningún individuo raspando una hoja de *Rhizophora*, el tipo de daño que presentaban las hojas de las dos especies parecía haber sido

causado por cangrejos. Los cangrejos son un componente faunístico de los manglares y se han identificado varias especies que se alimentan principalmente de hojas de mangle (Jiménez, 1994).

Se esperaba encontrar un mayor número de agallas en hojas de salinidades bajas, sin embargo no hubo diferencias entre hojas en las dos condiciones de salinidad (Fig. 3). Las hojas viejas presentaron una cantidad mayor de agallas (Fig. 3), esto es de esperar ya que las hojas que tienen más tiempo de estar en el árbol tienen acumulados los daños por formadores de agallas de cuando estaban jóvenes. Se esperaba encontrar un mayor número de agallas en *A. germinans* de salinidad baja, sin embargo se encontró que el mayor número de daños por formadores de agallas los sufrió *R. racemosa* (Fig. 3).

Se esperaba encontrar diferencias en la herbivoría, en el número de agallas y en la cantidad de sitios afectados por raspadores en las hojas de diferentes edades y géneros, y en hojas de árboles que se encontraban en sustratos con diferentes concentraciones de sales. A pesar de que lo anterior no se logró para todos los casos, se establecieron diferencias en el grado de herbivoría entre géneros, así como también se encontró que plantas del mismo género en diferentes condiciones de salinidad no presentan los mismos niveles de herbivoría. Se determinó que las hojas viejas presentaban mayores daños causados por raspadores y que los raspadores atacaron más a *A. germinans* en suelos menos salinos. También se encontraron significativamente más agallas en hojas viejas, mientras que *R. racemosa* fue la que presentó un mayor número de agallas.

Agradecimientos

A Caro por la compañía en el manglar, así como por la ayuda en la colecta y en el procesamiento de las muestras. A Fede por ayudarme a definir el proyecto, por echarme una mano con la estadística y sobre todo por la paciencia que me tuvo.

Referencias

- Camilleri, J. C. y G. Ribí. 1983. Leaf thickness of mangroves (*Rhizophora mangle*) growing in different salinities. *Biotropica*. 15 (2): 139-141.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of three species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209-233.
- Coley, P. D. y J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335
- Farnsworth, A. J. y A. M. Ellison. 1993. Dynamics of herbivory in Belizean mangal. *J. Trop. Ecol.* 9: 435-453.
- Jiménez, J. A. y R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33(1): 25-37.
- Jiménez, J. A. 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. EFUNA. Heredia, Costa Rica. 336 p.
- Lacerda, L. D. De, José, D. V., Rezende, C. E. De, Francisco, M. C. F., Wasserman, J. C. y J. C. Martins. 1986. Leaf chemical characteristics affecting herbivory in a Mew World mangrove forest. *Biotropica*. 18(4): 350-355.
- Lugo, A. E. y S. C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 39-64.
- Onuf, C. P., Teal, J. M. y I. Valiela. 1977. Interactions of nutrients, plant growth and herbivory in a mangrove ecosystem. *Ecology*. 58: 514-526.

Orcutt D. M. y E. T. Nilsen. 2000. *Physiology of plants under stress*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 682 p.
 Soto, R. y J. A. Jiménez. 1982. Análisis fisionómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 30(2): 161-168.
 Zar, J. H. 1998. *Biostatistical analysis*. 4^{ta} ed. Prentice Hall. Nueva Jersey.

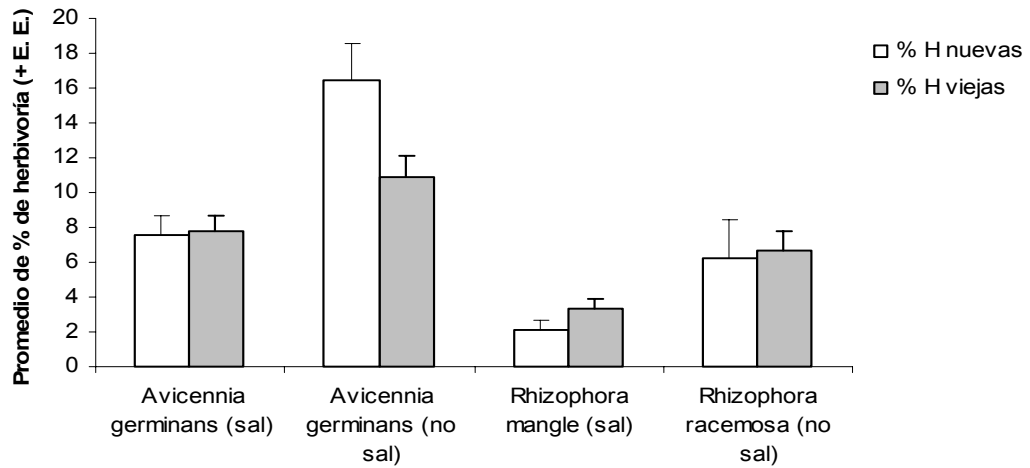


Figura 1 Porcentaje de herbivoría promedio según especie, condición de salinidad y edad de la hoja (promedios y error estándar).

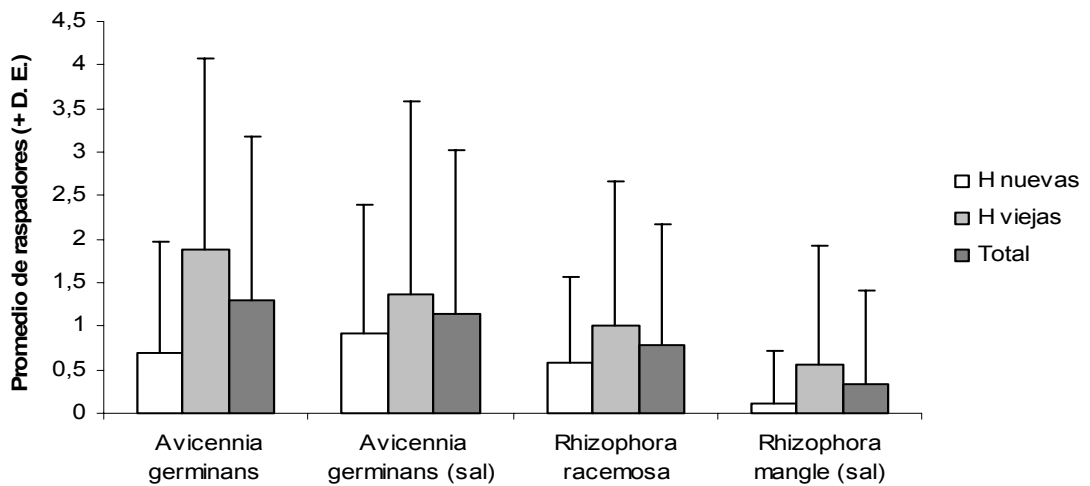


Figura 2 Promedio de sitios raspados más desviación estándar según especie, condición de salinidad y edad de la hoja.

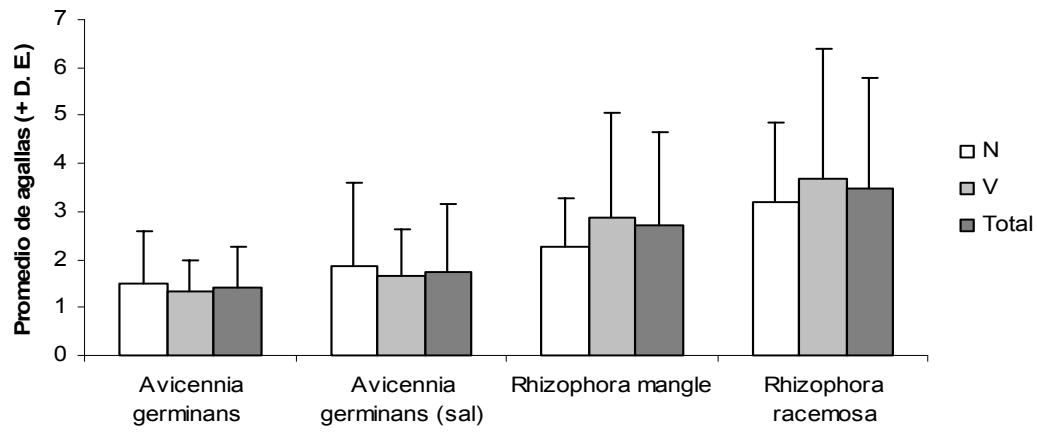


Figura 3 Promedio de agallas más desviación estándar según especie, condición de salinidad y edad de la hoja.