



**Universidad de Costa Rica**  
**Escuela de Biología**



## **Libro del Curso**

# **Biología de Campo 2010**



**Universidad de Costa Rica  
Facultad de Ciencias  
Escuela de Biología**

# **Biología de Campo 2010**

**Coordinadores:  
Federico Bolaños  
Eduardo Chacón  
Jorge Lobo**

**Golfito, Puntarenas  
Enero-Febrero 2010**

## Indice

Presentación del curso .....	6
Lista de participantes:.....	7
Fotografía de grupo .....	8
Fotografías de participantes .....	9
Trabajos Grupales .....	23
Éxito reproductivo de la palma neotropical dioica <i>Chamaedorea tepejilote</i> (Arecaceae) .....	24
Efecto de la invasión del bastón del emperador <i>Etilingera elatior</i> (Jack) R. M. Smith (Zingiberaceae) en la diversidad y abundancia de plántulas en un bosque secundario ..	30
Éxito reproductivo y enantiofilia en <i>Senna reticulata</i> (Caesalpinaceae) .....	37
Sistema de polinización por viento en <i>Myriocarpa longipes</i> (Urticaceae) .....	46
Curvas de polen para <i>Myriocarpa longipes</i> en La Gamba, Golfito. ....	54
Comparación de tres métodos de valoración de importancia arbórea en el tropical lluvioso .....	61
Comparación de tres métodos de estimación de las condiciones lumínicas del sotobosque .....	71
Composición del zooplancton según diferentes métodos de muestreo en las estaciones de Llano Bonito y Punta Mala.....	81
Composición de la fauna bentónica según la zonación intermareal en el Manglar de Llano Bonito.....	88
Caracterización y variabilidad físico química de las quebradas la Gamba y Colosal.....	100
Efecto de la metodología y la experiencia del colector sobre la estimación de la calidad del agua en tres quebradas.....	106
Relación entre el hábitat y los grupos funcionales alimenticios presentes en tres quebradas de Golfito .....	115
Presencia de Nemátodos en <i>Cecropia peltata</i> y <i>C. obtusifolia</i> , y su relación con las hormigas <i>Azteca</i> spp. (Formicidae) en Golfito, Puntarenas .....	122
Distribución diferencial de agallas en las hojas de tres especies de plantas .....	129
Dinámica de forrajeo de Abejas y Avispas sociales en trampas de miel en el Refugio de Golfito .....	135
¿Cómo está la Llama del Bosque “quemando” a las abejas en Golfito?.....	145
Uso diferencial del bastón del emperador <i>Etilingera elatior</i> ( Zingiberaceae) como recurso alimenticio para colibríes (Trochilidae) .....	150
Distribución de renacuajos en tres quebradas de Golfito .....	155
Efecto de los murciélagos en la dispersión de semillas grandes en el bosque La Gamba, Golfito-Costa Rica.....	163
Metabolismo específico en animales ectotermos: Validación de una técnica de respirometría en el campo .....	170

Trabajos individuales .....	174
Éxito reproductivo y género funcional en una población de <i>Psychotria solitudinum</i> (Rubiaceae) .....	175
Distribución de estadios de tres especies de árboles en el Manglar de Llano Bonito, Golfito. ....	184
Efecto del gradiente lumínico en la distribución, reclutamiento y distribución de biomasa en tres especies arbóreas tropicales .....	197
Lombrices (Anélida: Oligoqueta) bioindicadoras de las condiciones bióticas y abióticas del bosque .....	208
Diversidad de cangrejos (Decapoda: Brachyura) según sustrato en el manglar de Llano Bonito, Golfito .....	222
Estado actual de dos zonas de manglar alteradas y comparación de la abundancia, diversidad y distribución de moluscos (Phylum: Mollusca) con el Manglar de Llano Bonito .....	230
Influencia del tipo de marea en la abundancia y comportamiento de <i>Uca inaequalis</i> y <i>U. beebei</i> (Decapoda: Ocypodidae) en una playa lodosa .....	240
Influencia del envenenamiento químico en la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, en La Quebrada Corozal, Golfito .....	252
Efecto de la posición del alimento y la actividad de forrajeo en la detección de nuevos recursos por parte de las exploradoras de <i>Atta colombica</i> (Attini: Formicidae) en un Bosque Tropical Húmedo de Golfito, Puntarenas .....	262
Ectoparásitos en los murciélagos <i>Carollia perspicillata</i> y <i>Glossophaga soricina</i> (Chiroptera: Phyllostomidae): tasas de parasitismo, especificidad y relaciones parasito-hospedero. .	271
Distribución, diversidad y abundancia de peces a lo largo del gradiente manglar-río costero en la Quebrada Corozal, Golfito. ....	282
Morfoecología, estructura y relaciones tróficas entre las comunidades de peces y macroinvertebrados acuáticos en la quebrada Corozal .....	291
Efecto de la concentración del insecticida cipermitrina en el desarrollo y comportamiento de renacuajos de <i>Smilisca sordida</i> (Peters, 1863) (Fam: HYLIDAE) .....	305
Distribución espacial en sitios reproductivos y escogencia de la percha por machos de <i>Smilisca sordida</i> (Anura: Hylidae).....	313
Patrones en la abundancia de <i>Craugastor stejnegerianus</i> durante la estación seca: humedad, hojarasca e interacciones con otras especies .....	320
Distribución vertical de las especies y los gremios alimenticios en la comunidad de aves del bosque en regeneración El Naranjal.....	332
Reconocimiento del canto y agresividad hacia no vecinos de <i>Thamnophilus bridgesi</i> (Thamnophilidae).....	345
Variación del dueto entre parejas y grado de sincronización dentro de la pareja de los duetos del soterrey <i>Thryothorus semibadius</i> (Aves: Troglodytidae).....	354
Comportamiento de selección y dinámica de entrada a hojas tubulares por el murciélago <i>Thyroptera tricolor</i> (Chiroptera: Thyropteridae) .....	365

Preferencia de tiendas por *Dermanura watsoni* (Chiroptera:Phyllostomidae): relación con altura y dureza de la especie de planta .....377

## 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 décima ocasión se desarrolla el curso en la región de Golfito, desde el 8 de enero al 3 de febrero del 2010. Golfito continúa 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 del país. Como resultado de los cursos pasados y con ayuda de los coordinadores, profesores y estudiantes que han participado es que se publicó en el 2005 el libro "Historia Natural de Golfito". Igualmente algunos de los trabajos realizados durante el curso se han publicado en revistas científicas internacionales. Esperamos que el esfuerzo de este año aporte información para futuros trabajos de este tipo y motive a otros estudiantes y profesores a participar en futuros cursos.

En total hubo 20 estudiantes; 9 de grado y 6 de licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, 3 del Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica y por primera vez se aceptaron a 3 estudiantes de licenciatura de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional. Participaron 12 profesores visitantes. En Golfito la mayoría de los profesores invitados brindaron una conferencia sobre aspectos biológicos de su interés. Se contó con cuatro periodos de tres días para realizar los proyectos de grupo, dirigidos por los profesores invitados o los coordinadores o el asistente, 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 al Dr. Gustavo Gutiérrez 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. Al Lic. Mario Chacón y a Lic. Lucía Riba quienes ayudaron a coordinar nuestra estancia en el Recinto de Golfito y a todo el personal de la Universidad en Golfito que hacen posible que el curso cuente con áreas para alojamiento, alimentación y trabajo, apropiadas para su 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 y Limnológicas facilita parte de éste. Muy especialmente a Magvis, Piano, Dimas, Seidy, Chepe, Jorge; y a la maravillosa cuchara de Maritza Ramírez y Elieth Morera, buenas amigas y compañeras en todo el tiempo de estadía en Golfito.

## **Lista de participantes:**

### **Estudiantes:**

Adriana Rebolledo Navarro  
Allan Carrillo Baltodano  
Arturo Angulo Sibaja  
Beatriz Willink Castro  
Carla Trejos Araya  
Carlos Garita Alvarado  
Carolina Méndez Vásquez  
Carolina Salas Rojas  
Esteban Arroyo Retana  
Genuar Núñez Vega  
Juan Manuel Ley López  
Junior Pérez Molina  
Karina Montero Calderón  
Margarita Loría Naranjo  
María Fernanda Obando Quesada  
Marvin Argueta García  
Masís Calvo Marianela  
Priscilla Alpízar Alpízar  
Yelma Pinto Valerín

### **Profesores invitados:**

Adarli Romero  
Alfredo Cascante  
Alvaro Morales  
Bernal Rodríguez  
Eric Fuchs  
Gerardo Umaña  
Jeffrey Sibaja  
Maurico Quesada  
Monika Springer  
Paul Hanson  
Roberto Cordero  
Rodolfo Ortíz

### **Asistente:**

Marcelo Araya

### **Colaboradores:**

Eddy Camacho  
Mauricio Alfaro  
Mauricio Calderón



Fotografía de grupo



## **Fotografías de participantes**



Adriana



Allan



Arturo



Beatriz



Carla



Carlos



Carolina Méndez



Carolina Salas



David



Esteban



Genuar



Juan Manuel



Junior



Karina





Margarita



Maria Fernanda



Marianela



Marvin



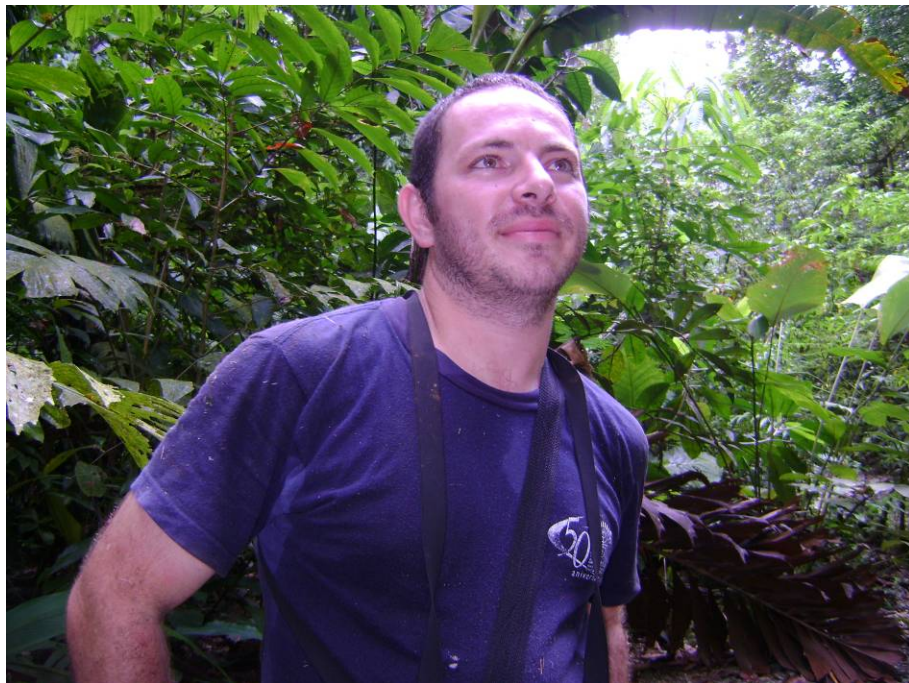
Priscila



Yelma



Fede



Lalo



Lobo



Marcelo



Canelo



## Trabajos Grupales

## Éxito reproductivo de la palma neotropical dioica *Chamaedorea tepejilote* (Arecales: Arecaceae)

David Villalobos

Coordinador: Alfredo Cascante-Eric Fuchs

Se estudió la influencia de diferentes variables espaciales y morfométricas sobre el éxito reproductivo de individuos femeninos de *Chamaedorea tepejilote* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Para esto se realizó una búsqueda de palmas femeninas, a las cuales se les recolectó la inflorescencia más joven. Tanto a la planta focal, como a todos los individuos en un radio de 5m, se les midieron las siguientes variables: altura, inflorescencias, hojas, foliolos y distancia a la planta focal. Se contabilizó el número de flores y frutos por inflorescencia. Se registraron 19 hembras y 27 machos. 14 palmas femeninas poseían machos alrededor y 5 estaban solitarias. Ninguna de las variables medidas se relacionó con las medidas del éxito reproductivo ( $P > 0.05$ ). La presencia de machos a una cierta distancia de la hembra está relacionada positivamente con la proporción fruto/flor ( $P = 0.0358$ ). La alta disponibilidad de recursos en el trópico podría explicar la ausencia del efecto de las variables vegetativas sobre el éxito reproductivo. Parece ser que factores como la transferencia de polen, entre otros, son más determinantes en la fecundidad, ya que la presencia/ausencia de machos si tiene efecto significativo en la proporción fruto/flor. La efectividad y las limitaciones de los posibles polinizadores, podrían explicar en alguna medida la relación entre la distancia y presencia/ausencia de los machos en el éxito reproductivo. Un mayor esfuerzo de muestreo y la inclusión de ciertas variables no medidas, podrían esclarecer las relaciones entre las diferentes variables y la fecundidad de *C. tepejilote*.

**Palabras claves:** Polinización, factores bióticos y abióticos, presencia/ausencia, proporción fruto/flor.

Las palmas son uno de los elementos más notorios del sotobosque de los bosques tropicales (Otero & Oyama 2001). Dentro de estas, el género *Chamaedorea spp* es uno de los más diversos y representativos con alrededor de 100 especies, distribuyéndose desde México hasta Brasil y Bolivia y encontrándose en tierras húmedas y calientes de las zonas bajas (Castillo *et al.* 1994, Otero & Oyama 2001). Es el único género de palmas que posee ambos sexos separados (dioica), debido a esto siempre es una especie de especial interés para estudios ecológicos de polinización, requiriendo de un vector (biótico o abiótico) para transferir el polen entre las especies (Berry & Gorchoy 2004). La mayoría de estas palmas presentan flores poco llamativas o notorias con grandes cantidades de polen diminuto. Se ha sugerido que estas palmas presentan una polinización por viento, sin embargo no se ha documentado claramente cuál o cuáles son los principales factores o medios polinizadores (Otero & Oyama 2001).

La polinización por viento es muy común en las regiones templadas, sin embargo se cree que es rara en las regiones del bosque lluvioso tropical, debido principalmente a que el viento es un vector ineficiente que no transporta el polen en comunidades con una alta riqueza de especies, donde los individuos de la misma especie por lo general están cerca (Bawa & Crisp 2004). Por el contrario la polinización por animales posee las limitaciones de abundancia de polinizadores y distancias de forrajeo dependiendo de la especie (Berry & Gorchoy 2004).

*Chamaedorea tepejilote* es una de las especies de este género, es una palma de 2-7 m de alto y 2-10 cm de diámetro, con un tallo único o muy pocas veces agrupado, posee de 3-7 hojas pinnadas, cada hoja tiene de 6-25 pinnas de cada lado. Las inflorescencias, masculinas o femeninas son casi siempre solitarias con flores densamente agrupadas. Las masculinas tienen alrededor de 7-50 ramillas colgantes,



mientras que las femeninas tienen de 5 a 20 ramillas gruesas erectas. Los frutos son bayas de 1-2 cm de longitud, más o menos redondeados. Es común encontrarla en el estrato inferior del bosque natural lluvioso y lluvioso premontano, a veces en el seco premontano en microhábitat más húmedos. Se le encuentra a menudo en suelos calcáreos, hasta los 1600 m de elevación. Naturalmente se distribuye desde el sur de México por toda América Central y alcanzando hasta Colombia occidental (Castillo *et al.* 1994, Cordero *et al.* 2003).

Se ha propuesto que en algunas ocasiones y dependiendo de la especie estudiada ciertas variables vegetativas están relacionadas al éxito reproductivo de las plantas (Cunningham 1997, Solbrig 1981, Svenning 2002, Berry & Gorchov 2006), ya que las hembras con una alta disponibilidad de recursos se encuentran en condiciones más aptas para aumentar su éxito, ya sea produciendo más flores o teniendo una más alta producción de frutos por flor. Este tipo de estudio se ha aplicado en diversas plantas incluyendo las palmas del género *Chamaedorea spp* (Oyama 1990, Scariot *et al.* 1995, Barot & Gignoux 1999, Berry & Gorchov 2004).

El objetivo de este trabajo es relacionar ciertas variables vegetativas, de distancia y de presencia/ausencia de los machos con el éxito reproductivo de la palma dioica neotropical de sotobosque *C. tepejilote*.

## **Materiales y Métodos**

El estudio se llevó a cabo el día 19 de enero del 2010 en los alrededores del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVS-G) ubicado en la provincia de Puntarenas, Costa Rica. Esta zona presenta bosque tropical húmedo ubicado entre los 5 y 190msnm, con una precipitación anual de entre los 3000-5000mm (Maldonado 2005).

Se ubicaron todas las palmas femeninas con una altura mayor a 1.20 m de la especie *C. tepejilote*. Una vez situadas, se recolectó la inflorescencia más joven de cada palma, para luego en un radio de 5 metros alrededor de la planta focal contabilizar todas las palmas masculinas y femeninas de la misma especie que se encontraran. Tanto a la planta focal, como a las demás que se encontraran en el área establecida alrededor de ella, se les midieron las siguientes variables: Altura, número de inflorescencias, hojas, folíolos y la distancia de las palmas macho a la planta focal, las cuales fueron promediadas para los cálculos correspondientes. Posteriormente se contabilizaron el número de flores y frutos presentes por inflorescencia. Los espacios con drupa y sin ella, fueron tomados como presencia de fruto y presencia de flor respectivamente.

Se realizó un análisis descriptivo de todas las variables medidas en el campo, además se realizaron regresiones simples para determinar la relación entre las variables vegetativas y reproductivas (Flores, frutos, relación fruto-flor) de las palmas femeninas, así como para relacionar el éxito reproductivo femenino y la presencia de plantas masculinas. También se realizó una prueba de Wilcoxon (U de Mann-Whitney) para determinar la relación de la presencia/ausencia de machos en el porcentaje fruto/flor para las hembras de *C. tepejilote*. Las pruebas se realizaron con el paquete estadístico *Statgraphics Centurion XV*.

## **Resultados**

Se registraron un total de 19 palmas femeninas y 27 masculinas. De estas, 14 poseían una o varias palmas macho a sus alrededores y 5 se encontraban solitarias. Se encuentran alrededor de 1.90 machos por hembra, con una distancia promedio de 2.38 m de las palmas hembras. Todas las variables vegetativas y reproductivas descritas (Cuadro 1) coinciden con las mencionadas por Cordero *et al.* (2003) para esta misma especie.

Ninguna de las variables utilizadas se relacionó directamente con alguna de las diferentes medidas sexuales relacionadas con el éxito reproductivo de *C. tepejilote* (Cuadro 2). La presencia de machos a una cierta distancia de la hembra (Fig 1) está relacionada positivamente con la proporción de fruto/flor ( $p= 0.0358$ ).

## Discusión

Una de los principales factores que restringen el éxito reproductivo de una planta dioica es la polinización y las limitaciones que esta pueda presentar, si estas no existen, ciertas condiciones naturales o recursos podrían influir de una manera significativa en la fecundidad. Hembras con una alta disponibilidad de recursos se encuentran en condiciones más aptas para aumentar su éxito, ya sea produciendo más flores o teniendo una más alta producción de frutos por flor (Berry & Gorchov 2006). Este patrón varía entre las diferentes especies, sin embargo se ha demostrado que estas variables aumentan o disminuyen en respuesta a la limitación de recursos como luz o agua (Herrera 1991, Niesenbaum 1992, Niesenbaum 1993, Cunningham 1997, Svenning 2001). A pesar de esto, variables como las mencionadas anteriormente no son frecuentemente cuantificadas en los estudios sobre éxito reproductivo. En vez de estas, ciertas características vegetativas han sido más comúnmente utilizadas como predictores de la disponibilidad de recursos (Cunningham 1997, Solbrig 1981, Svenning 2002). La altura, el número de hojas y el largo de las inflorescencias son algunos de las medidas propuestas para explicar el éxito reproductivo en ciertas plantas, incluyendo las palmas del género *Chamaedorea spp* (Oyama 1990, Scariot *et al.* 1995, Barot & Gignoux 1999, Berry & Gorchov 2004). No se encontró alguna relación significativa entre las diferentes variables medidas y la producción de flores, frutos o la proporción fruto/flor (Cuadro 2), evidenciándonos que la presencia de los factores sexuales cuantificados no se ven influenciados por el vigor vegetativo de la planta. La alta disponibilidad de recursos como agua, temperatura, nutrientes, humedad, entre otros en las regiones tropicales nos podría indicar que en nuestro estudio la fecundidad de las palmas hembras de *C. tepejilote* depende más del éxito en la transferencia de polen desde los machos, pudiendo ser este caso un recurso limitante en esta especie de palma. Para obtener resultados más significativos se recomienda incluir variables como el largo de la infrutescencia, la cual fue la medida vegetativa más explicativa en el estudio llevado a cabo por Berry & Gorchov (2004). Además, de incorporar para el análisis las palmas hembra que no tuvieron flores en ese tiempo, esto para evaluar plenamente la relación entre el éxito reproductivo y las variables vegetativas (Berry & Gorchov 2004).

Parece que con el tamaño de la población femenina ( $n= 19$ ) y los otros factores posiblemente involucrados, no se puede explicar la relación entre la fecundidad de las hembras de esta especie y la distancia o número de machos, sin embargo se puede observar como la ausencia o presencia de machos en el área establecida si es significativa ( $p= 0.0358$ ), lo que no concuerda con lo observado para las distancias promedio de los machos (Cuadro 2), las cuales nos indican que el éxito reproductivo no depende de la cercanía o lejanía de los machos, sino de la presencia de ellos en un área de apareamiento alrededor del individuo femenino. Claramente la transmisión de polen y el éxito que este tenga en llegar de una planta a otra, es un recurso restrictivo en esta especie y en muchas otras. (Berry & Gorchov 2004). En el caso de *C. tepejilote* y otras palmas de este género (*C. radicalis*, *C. bartlingiana* y *C. alternans*) se ha propuesto que la polinización se da principalmente por efecto del viento más que por factores bióticos como insectos, vertebrados u otros (Oyama 1990, Ataroff, & Schwarzkopf 1992, Otero & Oyama 2001, Berry & Gorchov 2004). Esta afirmación podría ser la razón por la cual la distancia de los machos a las hembras no fue realmente significativa, ya que el polen

llegaría sin ningún problema a su destino, sin embargo no podemos afirmar que la polinización en esta especie sea exclusivamente por factores abióticos, ya que se ha descrito la posible intervención de insectos diminutos conocidos como thrips (Thysanoptera) (Otero & Oyama 2001). Si la intervención de estos invertebrados fuera realmente significativa en el éxito reproductivo, tanto la distancia como la presencia/ausencia de los machos en un área cercana a las hembras es de vital importancia para lograr la fertilización de las flores femeninas, ya que la movilización de los thrips es muy reducida. Sin embargo, más que observar si un macho está lejos o próximo a una hembra focal o si está presente o no en un área determinada, variables como número de inflorescencias macho, transmisión de polen por factores abióticos, bióticos o ambos, efectividad y limitaciones de la polinización, patógenos, depredación de flores o frutos y análisis de la composición, densidad, abundancia de la población de ambos sexos del lugar, son medidas claves para determinar con una mayor exactitud, la o las verdaderas razones que tienen más peso sobre el éxito reproductivo de esta palma dioica neotropical.

### Bibliografía

- Ataroff M. & T. Schwarzkopf. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* 92(2): 250-256.
- Bawa K & J. Crisp. 1980. Wind-pollination in the understorey of a rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 871-876.
- Berry E & D. Gorchoff. 2004. Reproductive biology of the dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis* in a Mexican cloud forest: Pollination vector, flowering phenology, and female fecundity. *Journal of Tropical Ecology* 20: 369–376.
- Berry E & D. Gorchoff. 2006. Female fecundity is dependent on substrate, rather than male abundance, in the wind-pollinated, dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis*. *Biotropica* 39(2): 186–194.
- Barot S & J. Gignoux. 1999. Population structure and life cycle of *Borassus aethiopum*: Evidence of early senescence in a palm tree. *Biotropica* 31: 439–448.
- Castillo J., N. Gallardo & D. Johnson. 1994. The pacaya palm (*Chamaedorea tepejilote*, *Arecaceae*) and its food use in Guatemala. *Economic Botany* 48(1): 68-75.
- Cordero J., F. Mesen., M. Montero., J. Stewart., D. Boshier., J. Chamberlain., T. Pennington., M. Hands., C. Huges & G. Detlefsen. 2003. *Chamaedorea tepejilote* Liebm. Ex Mart. p. 457-460. In: J. Cordero & D. Boshier (eds.). *Árboles de Centroamérica: Un manual para extensionistas OFI/CATIE*, Costa Rica. 1079p.
- Cunningham, S. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia* 111: 36–44.
- Herrera, C. 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72: 1436–1448.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. pp. 19- 23. In: J. Lobo & F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Editorial INBio. 261p.
- Niesenbaum, R. 1992. Sex ratio, components of reproduction, and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 79: 495–500.
- Niesenbaum, R. 1993. Light or pollen–Seasonal limitations on reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology* 81: 315–324.

- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* 78: 648–663.
- Otero A & K. Oyama. 2001. Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understory dioecious palm in a rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 17(5): 745-754.
- Solbrig, O. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola* II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35: 1080–1093.
- Svenning, J. 2001. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17: 97–113.
- Svenning, J. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachys*, *Arecaceae*). *Plant Ecology* 159: 185–199.

Cuadro 1. Variables descriptivas para las palmas femeninas de *C. tepejilote*.

Variable	Promedio	Desv. Estándar (DE)	Mínimo	Máximo
Altura (m)	3.66	0.91	2.47	6
Hojas+	4.74	0.87	3	6
Foliolos*	40.37	3.55	32	45
Frutos*	174.53	87.81	69	341
Inflorescencia*	2.84	0.96	1	4
Flores/inflorescencia	404.58	273.33	82	1037

\*por individuo (para especificar la unidad de medición)

Cuadro 2. Coeficientes de correlación entre las distintas variables y tres medidas del éxito reproductivo de las palmas femeninas de *C. tepejilote* (n= 19 hembras). Donde \*  $p \geq 0.05$ , \*\* $p \leq 0.05$

Variables	Frutos		Flores		Fruto/Flor	
	r	p	r	p	r	p
Altura (m)	0.25531	*	-0.09469	*	0.07588	*
Foliolos	-0.30481	*	0.10258	*	-0.42469	*
Hojas	0.00916	*	-0.02846	*	-0.00771	*
Dist. machos (m)	0.36856	*	-0.23406	*	0.33138	*
Número de machos	0.30444	*	-0.13545	*	0.16012	*

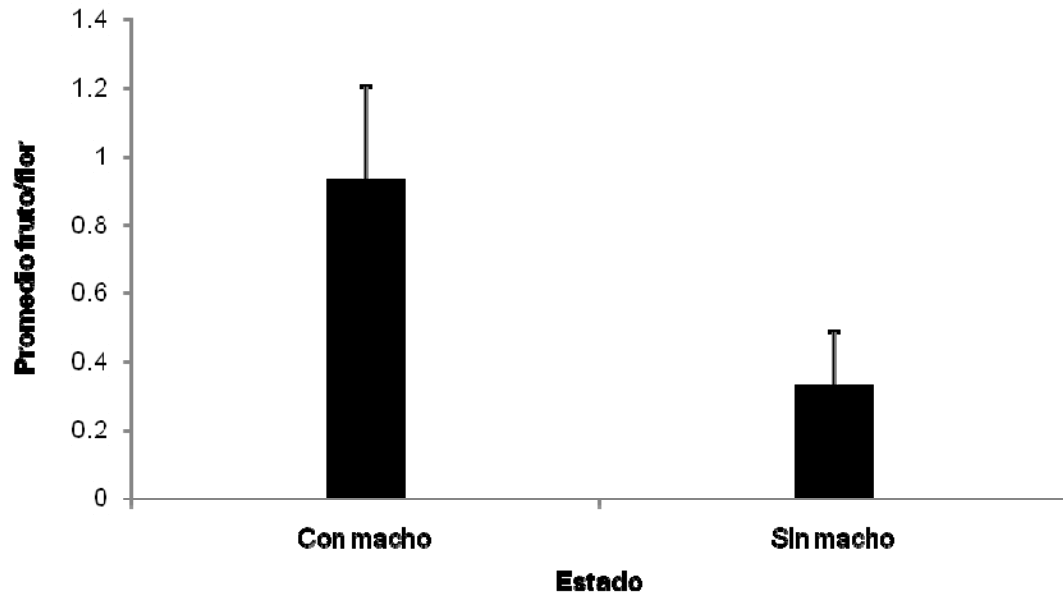


Fig 1. Relación de la presencia/ausencia de machos a una distancia de XX m (o en un área de XX m<sup>2</sup> alrededor de una planta femenina) en el porcentaje fruto/flor ( $\pm$  e. e) para las hembras de *C. tepejilote*. ( $W= 27.50$ ,  $n_1 = 14$ ,  $n_2 = 5$ ,  $p= 0.0358$ ).

# **Efecto de la invasión del bastón del emperador *Etilingera elatior* (Jack) R. M. Smith (Zingiberaceae) en la diversidad y abundancia de plántulas en un bosque secundario**

Juan Manuel Ley-López

Coordinador: Eduardo Chacón

Las especies invasoras son consideradas una de las causas principales de extinción de especies. En este estudio se analizan los impactos de la especie invasora *E. elatior* en un borde de bosque primario, con respecto a la abundancia y diversidad de plántulas en el sotobosque, así como el efecto de la especie en la disponibilidad de la luz como eventual mecanismo de exclusión. Para ello en 20 cuadrículas se determinaron la luz y la diversidad y abundancia de plántulas, las cuales se correlacionaron con el número de tallos de *E. elatior*. Se encontró un claro efecto negativo en la abundancia y la diversidad de plántulas en el sotobosque, pero no por efectos de disponibilidad de luz. Se sugieren mayores estudios en el interior del bosque para analizar los posibles efectos de *E. elatior* en las especies locales.

Palabras claves: Disponibilidad de luz, plantas invasoras, impacto, mecanismo exclusión

En las últimas décadas el interés en el tema de invasión de especies a aumentado considerablemente, debido principalmente a sus efectos como causa de extinción, los cuales están bien documentados (Lowe *et al.* 2001; Clavero & García-Berthou, 2005). Las especies invasoras tienen impactos directos sobre las especies nativas por exclusión competitiva, desplazamiento de nicho e hibridación (Money & Cleland, 2001), así como indirectos al afectar interacciones como polinización o dispersión (Traveset & Richardson, 2006).

Para que una especie llegue a ser invasora debe superar una serie de barreras en el transporte y establecimiento, así como lograr una dispersión exitosa desde el sitio de entrada (Kolar & Lodge, 2001). Existen dos hipótesis complementarias para explicar el desarrollo hasta nivel de invasora, por una parte el escape y reducción de los enemigos naturales pueden favorecer el éxito invasivo al reducir los efectos negativos que ocurren en la especie, por otra parte las interacciones con especies nativas como competencia, herbivoría o patógenos pueden limitar los impactos de la especie introducida e impedir un establecimiento o desarrollo agresivo de esta (Elton, 1958).

Existen ciertas características asociadas a las plantas invasoras, entre ellas las estrategias de reproducción "tipo R" (Rejmanek & Richardson, 1996) como alta producción de semillas o crecimiento rápido (Anderson *et al.* 1996). También se han reportado tasas fotosintéticas altas y de mayor duración (Dowell, 2002), rápida aclimatación y producción de hojas al incrementar la disponibilidad de luz (Yamashita *et al.* 2000) y autogamia (Anderson *et al.* 1996). Estos caracteres encontrados sugieren que las especies invasivas pueden usar los recursos más eficientemente (Baruch & Goldstein, 1999; Nagel & Griffin, 2001), lo cual les confiere ventajas sobre las nativas. Otro factor que puede determinar el potencial invasivo en un sitio es el desempeño de la especie en lugares donde han sido introducidas anteriormente (Reichard, 1997). A pesar de esto existe poca información para la mayoría de las especies invasivas (Binggeli, 1996), o sus alteraciones en los ecosistemas (Gordon, 1998), siendo especialmente escaso el conocimiento en los trópicos.

En presente estudio se llevó a cabo en un borde de bosque donde en décadas anteriores se introdujeron una gran cantidad de especies con fines ornamentales y experimentales, entre ellas *Etilingera elatior* la cual ha logrado establecerse exitosamente.

La especie ha alcanzado una alta densidad y abundancia de individuos en el borde del bosque, los cuales generan altos niveles de sombra en el sotobosque. Así mismo ya pueden observarse individuos de la especie en zonas más adentradas del bosque. Esta especie ya ha sido reportada anteriormente como invasiva en China (Weber *et al.* 2008) pero los mecanismos por los que actúa así como sus posibles efectos en la flora local aun son desconocidos.

Los objetivos de este trabajo son determinar los efectos de *E. elatior* sobre la diversidad y abundancia de plántulas y determinar si estos son dirigidos por la disminución de luz en el sotobosque que la planta provoca. Dado la alta diversidad y lo complejo de los ecosistemas tropicales se hace necesario comprender los mecanismos e impactos de las especies invasoras sobre las poblaciones nativas.

## **Materiales y Métodos**

El estudio se llevo a cabo el día 10 de enero del 2010, en el borde oeste del bosque del sector del Naranjal, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. El sitio es clasificado como bosque tropical muy húmedo (Maldonado 2005). *E. elatior* es una planta nativa de Sumatra, Indonesia, donde se utiliza en la medicina y cocina tradicional (Jaafar *et al.* 2007). Presenta 10 flores rosadas por día en cada inflorescencia (Sakai *et al.* 1999), donde se ha observado visitas de aves de la familia Nectariniidae y mariposas (Kittipanagkul & Ngamriabsakul, 2006). Por lo llamativo de la inflorescencia se utiliza como ornamental y se cultiva a lo largo del sureste asiático (Sirirugsa, 1999).

Para determinar el efecto de *E. elatior* en la diversidad y abundancia se realizaron 20 cuadrículas de 10 x 10m, en las cuales se contabilizaron el número de tallos y plántulas de *E. elatior*, así como las plantas entre 0,25 y 1 m de altura, los tallos mayores de 3 m y el número total de otras especies por cuadrícula. En cada cuadrícula se midió la cantidad de luz en las cuatro esquinas mediante el uso de un iluminómetro.

Se calculó una matriz de correlaciones de Pearson entre el número de tallos y de plántulas de *E. elatior*, el número de tallos mayores a 3 m, el número de especies e individuos de plántulas entre 0.25 y 1m y el promedio de luz de cada cuadrícula. Los efectos del número de tallos mayores a 3 m de otras especies, el número tallos similares y el número de plántulas de *E. elatior* en el número de especies e individuos de otras especies se analizo mediante regresiones múltiples con el método “stepwise”

## **Resultados**

No se encontró ninguna correlación entre las mediciones de luz y las otras variables medidas (Cuadro 1). Igualmente sucedió con el número de plántulas de *E. elatior* (Cuadro 1). El número de tallos mayores a 3 m de *E. elatior* tiene una relación inversa con el número de especies y el número de plántulas de otras especies (Cuadro 1). Mientras que el número de tallos mayores a 3 m de otras especies tienen una relación proporcional al número de especies y de plántulas de otras especies (Cuadro 1). El número de tallos mayores a 3 m de otras especies es inversamente proporcional al número de tallos de bastón mayores a 3 m (Cuadro 1, Fig.1).

El número de tallos de *E. elatior* mayores a 3 m y el número de plántulas de *E. elatior* son las variables que mejor explican el número de especies, teniendo un efecto inverso en estos ( $R^2 = 0.383$ ,  $F_{2, 17} = 6.903$ ,  $p = 0.0064$ , Cuadro 2, Fig. 2). Según el análisis de regresión múltiple sólo el número de tallos mayores a 3 m de otras especies explica el número de plántulas entre 0.25 y 1 m, teniendo una relación directamente proporcional ( $R^2=0.2499$ ,  $F_{1, 18}=5.994$   $p<0.025$ , Cuadro 3)

## Discusión

*E. elatior* presentó un efecto negativo sobre la abundancia y diversidad de plántulas de otras especies, evidenciado por el aumento de plántulas bajo tallos de otras especies y la disminución bajo tallos de *E. elatior*. La disminución en la diversidad y abundancia por especies invasivas ya ha sido reportada anteriormente (Avalos *et al.* 2006; Fierke & Kauffman, 2006). También bajo árboles de especies invasivas se ha encontrado una menor riqueza y densidad de especies (Wyckoff & Webb, 1996), así como una reducción en el crecimiento y abundancia de plantas (Fagan & Peart, 2004).

Los efectos en la disminución plántulas podrían estar afectando a especies particulares que no puedan presentar reclutamiento bajo *E. elatior*, por ejemplo Reinhart *et al.* (2006) encontraron como la sombra producida por un árbol introducido redujo sobrevivencia en 5 de 6 especies nativas estudiadas. El estudio se llevo a cabo en un borde de bosque, estos sitios se caracterizan por poseer mayor exposición a disturbios (Laurance *et al.* 2002), y también pueden actuar como barreras contra las plantas invasoras (Cadenasso & Pickett, 2001;). Sin embargo *E. elatior* ya puede observarse en zonas del interior del bosque donde su capacidad de establecimiento y potencial dañino permanece desconocido, Yates *et al.* (2004) estudiaron tres especies invasoras y observaron como todas lograron invadir el interior del bosque, sin embargo solo una de ellas estaba bien establecida en el interior lo cual incrementaba su daño potencial en el ecosistema.

Los mecanismos por los cuales las plantas invasoras afectan las poblaciones locales aun son poco conocidos (Levine *et al.* 2003). A pesar de la alta densidad de tallos y las condiciones de sombra en el sotobosque generadas por *E. elatior*, la luz no fue un factor importante en explicar los efectos negativos de la especie. La influencia de la luz no puede descartarse, principalmente por efectos fisiológicos, así otros estudios han reportado un mejor uso y captura de luz por plantas invasoras (Baruch *et al.* 2000), o un mayor crecimiento debido a mayores capacidades fotosintéticas, menor respiración y mayor tasa de área foliar (Pattison *et al.* 1998)

*E. elatior* presenta la capacidad de formar agrupaciones de tallos, lo que se ve reflejado en las densidades encontradas en las diferentes parcelas, el crecimiento clonal ha sido reportado como mecanismo en plantas invasoras (Foster & Vitousek, 1990), esta característica podría estar permitiendo una mayor reproducción y colonización de sitios para *E. elatior*. Aunque permanece sin aclarar el mecanismo por el cual *E. elatior* afecta la regeneración o sobrevivencia de plántulas en el sotobosque, los resultados de este estudio muestran que un claro efecto negativo. Es de importancia establecer los efectos que esta especie pueda estar teniendo en especies nativas y en el interior del bosque con el fin de tomar medidas que permitan un eventual control.

## Bibliografía

- Anderson R.C., S.S Dhillion. & T.M.Kelley. 1996. Aspects of the Ecology of an Invasive Plant, Garlic Mustard (*Alliaria petiolata*), in Central Illinois. *Restoration Ecology*. 4:181-191.
- Avalos G., K.Hoell., J.Gardner., S.Anderson. & C.Lee. 2006. Impact of the invasive plant *Syzigium jambos* (Myrtaceae) on patterns of understory seedling abundance in a Tropical Premontane Forest, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 54(2):415-421.
- Baruch Z. & G.Goldstein. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*. 121:183-192.
- Baruch Z., R.R. Pattison. & G.Goldstein. 2000. Responses to Light and Water Availability of Four Invasive Melastomataceae in the Hawaiian Islands. *International Journal of Plant Sciences*. 161:107-118.



- Binggeli P. 1996. A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *Journal of Vegetation Science*. 7(1):121-124.
- Cadenasso M.L. & S.T.A.Pickett. 2001. Effect of Edge Structure on the Flux of Species into Forest Interiors. *Conservation Biology*. 15(1):91-97.
- Clavero M. & E.Garcia-Berthou. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*. 20(3):110.
- Dowell S.C.L. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*. 89:1431-1438.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions*. - Methuen., Londres. Reino Unido.
- Fagan M.E. & D.R.Peart. 2004. Impact of the invasive shrub glossy buckthorn (*Rhamnus frangula* L.) on juvenile recruitment by canopy trees. *Forest Ecology and Management*. 194(1-3):95-107.
- Fierke M.K. & J. B.Kauffman. 2006. Invasive Species Influence Riparian Plant Diversity Along a Successional Gradient, Willamette River, Oregon. *Natural Areas Journal*. 26(4):376-382.
- Foster L. H., & P.M.Vitousek. 1990. Seedling and clonal recruitment of the invasive tree *Psidium cattleianum*: Implications for management of native Hawaiian forests. *Biological Conservation*. 53 (3):199-211.
- Gordon D.R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: Lessons from Florida. *Ecological Applications*. 8(4):975-989.
- Jaafar F.M., C.P.Osman., N.H. Isamil & K. Awang. 2007. Analysis of essential oils of leaves, stems flowers and rhizomes of *Etilingera elatior* (Jack) R.M. Smith. *The Malaysian Journal of Analytical Sciences*. 11(1):269-273.
- Kittipanagkul N. & C.Ngamriabsakul. 2006. Pollen and Pollinator Limitation of Seed Initiation in *Etilingera littoralis* (J. König) Giseke (Zingiberaceae) in Klong Klai Basin, Khao Nan National Park, Thailand. *Walailak Journal of Science and Technology*. 3(2):207-217.
- Kolar C.S. & D.M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*. 16(4):199-204.
- Laurance W.F., T.E.Lovejoy., H.L.Vasconcelos., E.M.Bruna., R.K.Didham., P.C.Stouffer., C.Gascon., R.O.Bierregaard., S.G.Laurance & E.Sampaio. 2002. Ecosystem Decay of Amazonia Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology*. 16 (3):605-618.
- Levine J.M., M.Vila., C.M.Dantonio., J.S.Dukes., K.Grigois & S.Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society*. 270(1517):775-781.
- Lowe S., M.Browne., S. Boudjelas. & M. De Poorter. 2001. 100 of the most worlds worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database. Species Survival Commission, World Conservation Union, Auckland, New Zealand.
- Maldonado T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito, pp 19-23. Lobo, J. y F. Bolaños (eds). *Historia Natural de Golfito*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Santo Domingo de Heredia.
- Money H.A. & E.E. Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98(10):5446-5451.
- Nagel J.M. & K.L.Griffin. 2001. Construction cost and invasive potential: comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *American Journal of Botany*. 88:2252-2258.
- Pattison R.R., G.Goldstein & A.Ares. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. 117(4):449-459.

- Reichard, S. H. 1997. What traits distinguish invasive plants from non-invasive plants? 31–38 en J. Lovich, J. Randall, & M. Kelly, eds. Proceedings of the California Exotic Pest Plant Council Symposium. California Exotic Pest Plant Council, 2. Sacramento, California, USA.
- Reinhart K.O., J.Gurnee., R.Tirado & R.M. Callaway. 2006. Invasion through quantitative effects: Intense shade drives native decline and invasive success. *Ecological Applications*. 16(5): 1821-1831.
- Rejmanek M. & D.M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*. 77(6):1655-1661.
- Sakai S., M.Kato & T.Inoue. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean Gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany*. 86(5):646-658.
- Sirirugsa P. 1999. Thai Zingiberaceae: Species diversity and their uses. International Conference on Biodiversity and Bioresources: Conservation and Utilization. Phuket, Thailand.
- Traveset A. & D.M. Richardson. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 21(4):208-216.
- Weber E., S.Shi-Guo. & B.Li. 2008. Invasive alien plants in China: diversity and ecological insights. *Biological Invasions*. 10:1411-1429.
- Wyckoff P.H. & S.L.Webb. 1996. Understory influence of the invasive Norway maple (*Acer platanoides*): *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 123(3):197-205.
- Yamashita N., A.Ishida., H.Kushima. & N.Tanaka. 2000. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia*. 125(3):412-419.
- Yates E.D., D.F.Levia Jr. & C.L.Williams. 2004. Recruitment of three non-native invasive plants into a fragmented forest in southern Illinois. *Forest Ecology and Management*. 190(2-3):119-130.

Cuadro 1. Matriz de correlación para las variables analizadas en *E. elatior* y otras especies encontradas. Números mostrados en oscuro muestran correlaciones significativas al nivel de  $P < 0.05$ .

	N plantas entre 0.25- 1m	N plántulas bastón	N tallos bastón	Tallos >3m	N especies
N plantas entre 0.25-1m	*				
N plántulas bastón	-0.410	*			
N tallos bastón	-0.490	-0.052	*		
Tallos >3m	0.499	-0.247	-0.563	*	
N especies	0.827	-0.399	-0.515	0.448	*
Promedio luz	-0.0523	0.430	-0.201	-0.298	-0.157

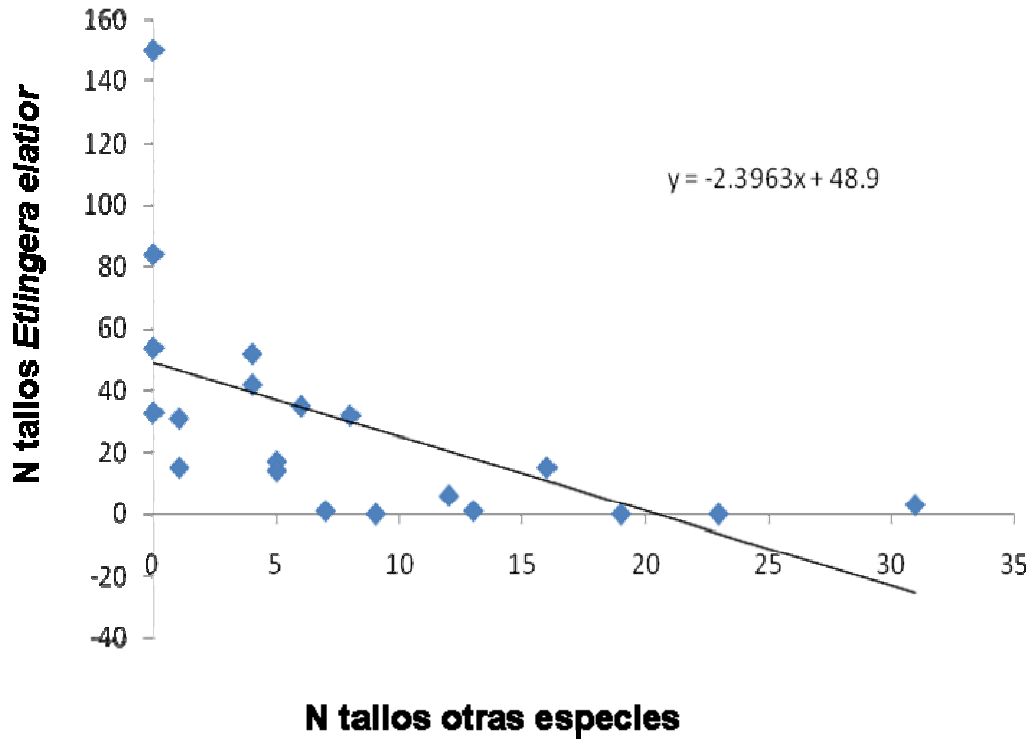


Fig.1. Número de tallos encontrados de *E. elatior* en cada parcela según el numero de tallos presentes del resto de especies.

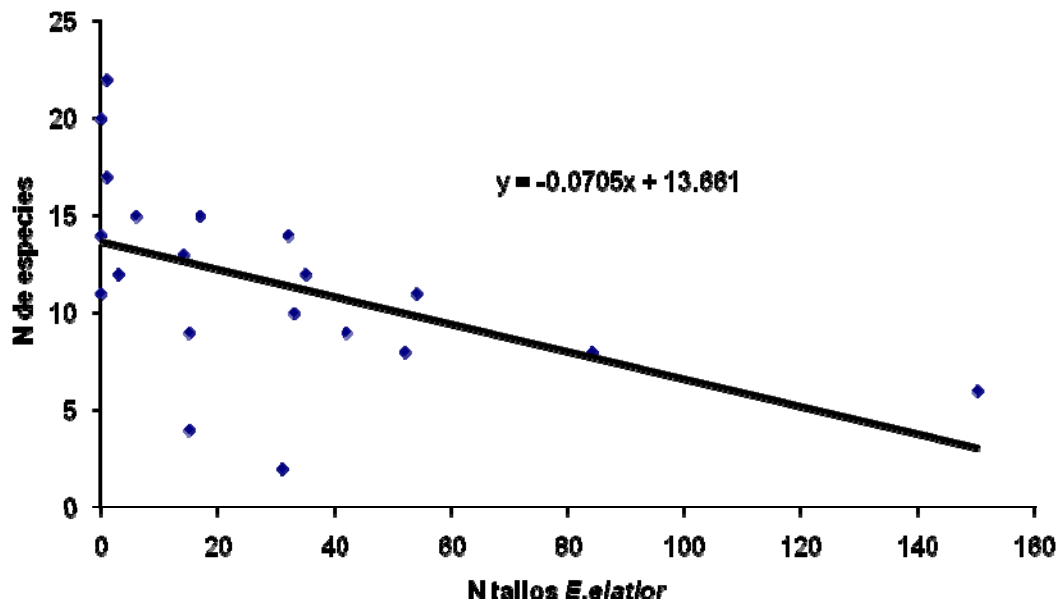


Fig. 2. Número de especies de plántulas encontradas en cada parcela según el número de tallos de *E. elatior*.

Cuadro 2. Resultados de la ecuación análisis de regresión múltiple del efecto del número de plántulas y el número de tallos del bastón del emperador *E. elatior* en el número de especies de plántulas entre 0.25 y 1 m.

	Beta	ES Beta	B	ES B	t (17)	P
N de plántulas de <i>E. elatior</i>	-0.428	0.180	-2.022	0.853	-2.37	0.03
N de tallos de <i>E. elatior</i>	-0.538	0.180	-0.073	0.025	-2.98	0.008

Cuadro 3. Resultados de la ecuación análisis de regresión múltiple del efecto del número de tallos mayores a 3 m de especies diferentes al bastón del emperador en el número de plántulas entre 0.25 y 1 m.

	Beta	ES Beta	B	ES B	t (18)	p-level
N de tallos mayores a 3m	0.4998	0.204	0.7	0.286	0.448	0.025

## Éxito reproductivo y enantiofilia en *Senna reticulata* (Caesalpinaceae)

Beatriz Willink

Coordinadores: Erich Fuchs y Alfredo Cascante

En este trabajo se analizó el patrón espacial en las proporciones de frutos/flores y semillas/óvulos y se investigó el papel de la enantiofilia en el éxito reproductivo de *Senna reticulata*. Se observó que las flores del tercio apical de la inflorescencia tienen menos probabilidades de madurar frutos. La limitación en los recursos maternos podría ocasionar dicho patrón ya que éstas flores están más alejadas y son las últimas en abrir. Las semillas que no se lograron desarrollar se encontraban en una proporción similar en los tres segmentos del fruto, lo que podría deberse a que la limitación de polen y de recursos maternos no afectan dentro de los frutos o tienen efectos opuestos. En *S. reticulata* ambos morfotipos florales se encuentran en proporciones similares y su secuencia en las inflorescencias es aleatoria. Todo esto sugiere que en *S. reticulata* la enantiofilia no funciona para aumentar la polinización cruzada, pero sí podría reducir la interferencia entre las anteras y estilo, o proteger a este último durante la polinización vibrátil.

**Palabras clave:** producción de frutos, producción de semillas, polimorfismos sexuales, geitonogamia

El éxito reproductivo de una planta depende del número de gametos que produzca y de la medida en que estos gametos originen semillas viables. En las angiospermas es muy común que la producción de flores y óvulos exceda considerablemente la maduración de frutos y semillas (Stephenson 1981, Wiens 1984, Burd 2004). Se han propuesto dos hipótesis principales para explicar este patrón. La primera hipótesis plantea que la escasez de polinizadores es responsable de la reducción de la maduración de frutos (Willson y Schemske 1980, Bierzychudek 1981, Hossaert y Valero 1988). Otra hipótesis sugiere que se fertilizan más óvulos de los que pueden madurar con los recursos disponibles de la planta madre, por lo que algunos frutos y semillas son abortados (Willson y Schemske 1980, Stephenson 1981, Wyatt 1981, Lee y Bazzaz 1982).

Por otro lado, los polimorfismos sexuales son considerados como una estrategia evolutiva para incrementar el éxito reproductivo, principalmente porque favorecen la polinización cruzada y por ende mejoran la aptitud de la descendencia (Barret 2010). La enantiofilia es un tipo de polimorfismo en el que el estilo está orientado hacia la izquierda o la derecha del eje floral (Jesson *et al.* 2003). La deflexión del estilo puede estar acompañada por una rotación de la antera polinizadora en la dirección opuesta (enantiofilia recíproca), pero esto no ocurre en todos los casos (Jesson, Barret y Day 2003). Las especies con enantiofilia pueden ser dimórficas si cada individuo presenta un solo morfotipo o monomórficas, cuando los dos morfotipos se encuentran en una misma planta (Jesson, Barret y Day 2003).

En este trabajo se investigó la producción de frutos por inflorescencia y semillas por fruto para evaluar el éxito reproductivo de *Senna reticulata*. Además se determinó si el éxito en la maduración de frutos y semillas variaba según la posición, en la infrutescencia y el fruto respectivamente. *Senna reticulata* es una especie con enantiofilia monomórfica no recíproca. Se observó la proporción y distribución de los morfotipos florales en las inflorescencias y se contó el número de granos de polen recibidos por cada morfotipo para determinar si la enantiofilia promueve la polinización cruzada en *Senna reticulata*.

## Materiales y Métodos

El trabajo se llevó a cabo el 20 y 21 de enero de 2010. Las muestras fueron colectadas en las orillas de la quebrada La Cañaza, ubicada en Golfito, Puntarenas. El primer día se marcaron inflorescencias en 7 plantas de *S. reticulata*, para obtener el número de flores que se abren por inflorescencia por día. Con estos datos y con el número de flores por inflorescencia se estimó el tiempo tardan en abrirse todas las flores de una inflorescencia. Se disectaron ovarios de *S. reticulata* para determinar el número de óvulos por flor.

Para conocer el número de flores que maduran frutos, se contó el número de frutos y el número de cicatrices por infrutescencia; las cicatrices se consideraron como frutos o flores abortadas. Las infrutescencias se dividieron en tres segmentos de igual tamaño, basal, medio y apical, y los frutos y cicatrices se anotaron para cada uno (Fig. 1). Los frutos también se dividieron en tres segmentos, proximal, medio y distal, según su posición con respecto al pedicelo (Fig. 1). En cada fruto se contaron las semillas, y los abortos por segmento para determinar la proporción de óvulos que se desarrollan en semillas. Se consideraron como abortos las semillas que estaban negras y no se habían desarrollado completamente y los espacios vacíos en el fruto, donde no había evidencia de semillas. El éxito reproductivo relativo se calculó multiplicando la proporción frutos/flores por la proporción óvulos/semillas. Se comparó la proporción de flores que pasan a frutos en cada segmento de la inflorescencia mediante un análisis de varianza (ANDEVA) seguido por una prueba de Tukey. De la misma manera se comparó la proporción de óvulos que se desarrollaron en semillas en cada segmento del fruto. Como las proporciones no provienen de una distribución normal, se aplicó la transformación del arco seno en estos análisis.

Las flores de *S. reticulata* se clasificaron como morfotipo derecho e izquierdo, dependiendo de la dirección del estilo (Fig. 2). Se contó el número de flores abiertas de cada morfotipo en 34 inflorescencias de 7 plantas para obtener la proporción de los morfotipos. Además, se anotó la secuencia de los morfotipos en cada inflorescencia. Se utilizó una prueba de chi-cuadrado para comparar la proporción de ambos morfotipos por planta y la proporción de los morfotipos para toda la población. También se usó esta prueba para determinar si existía un patrón en la secuencia de morfotipos, es decir si los morfotipos tendían a alternarse en una misma inflorescencia, o si las flores de un morfotipo tendían a ser seguidas por flores iguales. Para esto se calculó el número de pares de flores consecutivas dentro de inflorescencias que eran del mismo morfotipo o de diferente morfotipo, y se compararon con las frecuencias esperadas suponiendo que se agrupan al azar dentro de las inflorescencias (a partir del producto de las respectivas frecuencias de los morfos en la población).

Por último, se disectaron los estilos de flores con el morfotipo izquierdo y derecho, y se registró el número de granos de polen de *S. reticulata* en cada una. Para determinar si la probabilidad de que llegue polen a cada estilo es diferente para cada morfotipo se calculó la proporción de flores con y sin polen de cada morfotipo y se compararon las proporciones entre morfotipos por la prueba de chi-cuadrado.

## Resultados

La producción de flores, óvulos, frutos y semillas de *S. reticulata* se resume en el Cuadro 1. Los morfotipos derecho e izquierdo se encontraron en igual proporción en cada planta, pero cuando se considera toda la población de flores se observa una ligera tendencia a que los morfos izquierdos son más comunes ( $\chi^2= 3,56$ ;  $gl=1$ ;  $P=0,06$ ; Cuadro 2). No hay ningún patrón en la secuencia de morfotipos, sino que éstos se encuentran al

azar en las inflorescencias, ( $\chi^2= 1,12$ ;  $gl=2$ ;  $P=0,29$ ; Fig. 3). Además, los dos morfotipos tienen la misma probabilidad de recibir polen ( $\chi^2= 0,34$   $gl=1$   $P=0,56$ ; Fig. 4). La producción de frutos no es igual en los tres segmentos de la infrutescencia ( $F=4,31$ ;  $gl=2/132$ ;  $P=0,02$ ; Fig. 5). En el segmento apical se producen menos frutos que en el medio (Tukey=  $-0,12$ ;  $P=0,02$ ) y en el basal (Tukey=  $-0,11$ ;  $P=0,04$ ). Por otro lado, la producción de semillas no depende del segmento del fruto ( $F=2,33$ ;  $gl=2/631$ ;  $P=0,10$ ; Fig. 6).

## Discusión

En *S. reticulata*, sólo una pequeña fracción del total de flores producidas maduró frutos. Lo mismo se ha observado en otras especies de leguminosas (Bawa y Webb 1984, Arista *et al.* 1999). Por otro lado, en los frutos retenidos, un porcentaje relativamente alto de óvulos se desarrolló exitosamente en semillas. La combinación de una maduración reducida de frutos y una alta supervivencia de óvulos se ha observado en especies perennes donde una proporción alta del polen es geitonogámico (Stephenson 1981, Wiens 1984, Garwood y Horvitz 1985, Hossaert y Valero 1988). En *S. reticulata*, la elevada proporción de frutos abortados es responsable del reducido éxito reproductivo relativo.

En *S. reticulata*, se observó que menos frutos maduran en la región apical de la infrutescencia. Esto concuerda con la hipótesis de limitación de los recursos maternos. Cuanto más abajo se encuentre un fruto en el racimo, más ventajas tendrá para aprovechar los recursos de la madre, En *S. reticulata* tales ventajas tienen un origen espacial y temporal. Los frutos basales están más cerca de la fuente de recursos, normalmente las hojas cercanas (Lloyd 1980, Stephenson 1981). Además, las flores de *S. reticulata* tienen un patrón de maduración acropétalo, lo que quiere decir que las flores basales abren primero y por ende son polinizadas antes. Esto implica que los tubos polínicos van a desarrollarse primero en estas flores y con ello van a liberar hormonas para movilizar recursos hacia ellas (Crane 1964). Por esto, las flores basales tienen más posibilidades de obtener los recursos disponibles y completar su desarrollo (Tamas *et al.* 1979, Lee y Bazzaz 1981, Stephenson 1981, Bawa y Webb 1984). Este patrón estaría minimizando los recursos que se pierden con la abscisión, ya que se eliminan los frutos en los que se han invertido menos recursos (Stephenson 1981).

En lo que se refiere a la variación de la tasa de abortos entre diferentes partes del fruto (proximal, medio o distal), según la hipótesis de limitación de polen, se esperaría que los óvulos más distales tengan más probabilidades de desarrollarse, ya que los tubos polínicos alcanzan primero los óvulos más cercanos al estigma (Hossaert y Valero 1988). Alternativamente, la hipótesis de la limitación de recursos predice que los óvulos proximales deben sufrir menos abortos dada su cercanía con la fuente de recursos (Hossaert y Valero 1988). En *S. reticulata* la distribución de abortos dentro de los frutos fue aleatoria. Esto podría deberse a que ninguno de los factores actúa dentro del fruto. Por otro lado, Hossaert y Valero (1988) observaron que en las legumbres *Lathyrus sylvestris* y *L. latifolius* ambos gradientes de distancia, con respecto a los recursos maternos y a la llegada del polen, producen efectos opuestos en el patrón de formación de semillas (1988). Sin embargo, en este estudio no hay evidencia de que lo mismo ocurra en *S. reticulata*. Un inconveniente es que los abortos prematuros no se pudieron distinguir de los óvulos que nunca fueron fertilizados, ya que en ambos casos lo que se observaría es un espacio vacío en la vainica. Por ello, se dificulta evaluar el efecto de cada gradiente con más precisión.

La hipótesis de que la enantiostilia mejora el éxito reproductivo al aumentar la polinización cruzada presenta varias complicaciones en el caso de *S. reticulata*. Según esta hipótesis la enantiostilia promueve la polinización cruzada porque el polen recogido

en flores de un morfotipo tiene más probabilidades de ser depositado en los estigmas de flores con morfotipos alternativos (Jesson y Barret 2003). Como *S. reticulata* es una especie con enantiofilia monomórfica los polinizadores pueden visitar flores con morfotipos opuestos en una misma planta aumentando la tasa de geitonogamia (Helme y Linder 1992, Fenster 1995, Jesson y Barret 2002). Se ha demostrado que la tasa de geitonogamia en las flores sin enantiofilia es aún mayor que en las flores monomórficas (Jesson, Barret y Day 2003). La tasa de geitonogamia depende de la proporción de morfotipos en cada planta, cuanto más desviada es, menos flores son polinizadas con polen de otras de la misma inflorescencia (Bowers 1975, Jesson, Barret y Day 2003). Si la proporción de morfotipos es muy desviada la situación se asemeja a las de las especies dimórficas, en las que la geitonogamia es mínima. En *S. reticulata* la proporción de morfotipos es similar a 1:1 en todas las plantas analizadas. Sin embargo este resultado puede estar influenciado por el reducido número de flores analizadas, ya que al estudiar toda la población de flores, y por lo tanto aumentar el tamaño de muestra, parece que el morfotipo izquierdo es ligeramente más abundante.

Dos especies cercanamente emparentadas con *S. reticulata*, *Cassia auriculata* y *C. didymobotrya*, presentan enantiofilia y estambres orientados en la misma dirección del estilo y en dirección opuesta. En estas especies la mayor parte del polen depositado en el polinizador proviene de los estambres orientados en dirección opuesta al estilo. Los estambres orientados al igual que el estilo producen mucho menos polen y esto promueve que los cruces sean entre flores de morfotipos diferentes (Dulberger 1981). En *S. reticulata* la enantiofilia no es recíproca, lo que reduce la regionalización del polen en el cuerpo de la abeja, y por lo tanto facilita los cruces entre morfotipos iguales. Además, el hecho de que la secuencia de morfotipos sea al azar implica que polinizadores moviéndose entre flores cercanas de una misma inflorescencia tienen la misma probabilidad de encontrarse con flores de ambos morfotipos. En cambio, si las flores con el mismo morfotipo estuvieran agrupadas, se reduciría la probabilidad de que una flor sea fertilizada con polen de una misma inflorescencia, ya que esto sólo sucedería cuando las abejas hicieran visitas largas, recorriendo gran parte de la inflorescencia. Por último, *S. reticulata* es una especie autocompatible (Snow y Roubik 1987). La aparición de enantiofilia como una estrategia para aumentar la polinización cruzada no debe tener una presión selectiva fuerte en una especie en la que parece que la depresión endogámica no es alta (Jesson, Barret y Day 2003). Dado que la orientación del estilo probablemente no influyen en la fuente del polen recibido, no es extraño que en ambos morfotipos haya probabilidades similares de encontrar polen.

La enantiofilia monomórfica probablemente es una etapa intermedia hacia la enantiofilia dimórfica que es la condición que maximiza la polinización cruzada (Jesson, Barret y Day 2003). Sin embargo, en *S. reticulata*, la enantiofilia tiene una función diferente. La enantiofilia podría reducir la interferencia entre el estigma y la antera, para evitar que el proceso de recolección de polen dificulte la llegada del polen traído por la abeja al estigma (Jesson y Barret 2003). Esta estrategia parece ser particularmente importante en especies como *S. reticulata* en las que el polen es la principal recompensa para el polinizador (Snow y Roubik 1987, Jesson y Barret 2003). Otra alternativa sería que la enantiofilia funcione para proteger al estilo durante las vibraciones del polinizador (Dulberger 1981). En cualquiera de los dos escenarios sigue sin resolverse porqué existen flores con el estilo hacia la izquierda y flores con el estilo hacia la derecha y no sólo un morfotipo.



## Bibliografía

- Arista, M., P. L. Ortiz y S. Talavera. 1999. Apical Pattern of fruit production in the racemes of *Ceratonia siliqua* (Leguminosae:Caesalpinioideae): role of pollinators. *American Journal of Botany*. 86:1708-1716.
- Barrett, S. C. H. 2010. Darwin's legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365:351-368.
- Bowers, K. A. 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*. 62:633-638.
- Burd, M. 2004. Offspring quality in relation to excess flowers in *Pultenaea gunnii* (Fabaceae). *Evolution*. 58:2371-2376.
- Crane, J. C. 1964. Growth substances in fruit setting and development. *Annual Review of Plant Physiology*. 15:303-326.
- Dulberger, R 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). *American Journal of Botany*. 68:1350-1360.
- Fenster, C. B. 1995. Mirror image flowers and their effect on outcrossing rate in *Chamaecrista fasciculata* (Caesalpinaceae). *American Journal of Botany*. 82: 46-50.
- Garwood, N. C. y C. C. Horvitz. 1985. Factors limiting fruit and seed production of a temperate shrub, *Staphylea trifolida* L. (Staphyleaceae). *American Journal of Botany*. 72:453-466.
- Helme N. A, H. P. Linder. 1992. Morphology, evolution and taxonomy of *Wachendorfia* (Haemodoraceae). *Bothalia*. 22:59-75.
- Hossaert, M. y M. Valero. 1988. Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae: Papilionoideae). *American Journal of Botany*. 75:1714-1731.
- Jesson, L. K. y S. C. H. Barrett. 2002. Solving the puzzle of mirror-image flowers. *Nature*. 417:707.
- Jesson, L. K. y S. C. H. Barrett. 2003. The comparative biology of mirror-image flowers. *International Journal of Plant Sciences*. 164:237-249.
- Jesson, L. K., S. C. H. Barrett y T. Day. 2003. A theoretical investigation of the evolution and maintenance of mirror-image flowers. *American Naturalist*. 161:916-930.
- Jesson L. K, J. Kang, S. L. Wagner, S. C. H. Barrett y N. D. Dengler. 2003. The development of enantiostyly. *American Journal of Botany*. 90:181-194.
- Lloyd. D. G. 1980. Sexual strategies in plants. 1. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*. 86:69-79.
- Lee T. D. y F. A. Bazzaz. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology*. 63:1363- 1373.
- Snow, A. A. y D. W. Roubik. 1987. Pollen Deposition and Removal by Bees Visiting Two Tree Species in Panama. *Biotropica*. 19:57-63.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 12:253-279.
- Tamas, I. A., D. H. Wallace, P. M. Ludford y J. L. Ozbun. 1979. Effect of older fruits on abortion and abscisic acid concentration of younger fruits in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology*. 64:620-22.
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding system, and reproductive success in plants. *Oecologia*. 64:47-53.
- Willson, M. F. y D.W. Schemske. 1980. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in Pawpaw (*Asimina triloba*). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 107:401-408.

Wyatt, R. 1981. Components of reproductive output in five tropical legumes. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 108:67-75.

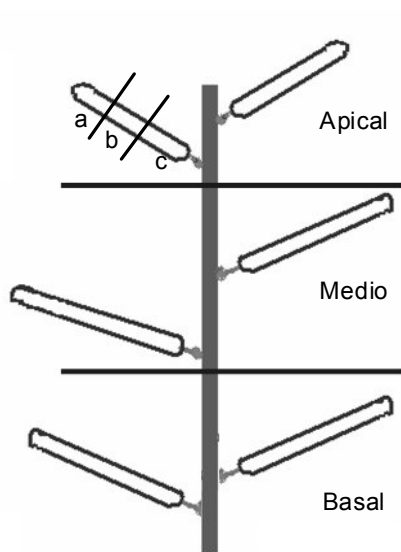


Fig. 1. Diagrama de la división de las infrutescencias y los frutos de *S. reticulata* en tres segmentos de igual tamaño. En los frutos los segmentos son (a) distal, (b) medio y (c) proximal.



Fig. 2. Morfotipos izquierdo (a) y derecho (b) de las flores de *S. reticulata*.

Cuadro 1. Características de la biología reproductiva de *S. reticulata* en las orillas de la quebrada La Cañaza.

	Promedio	Desv. Est.	N
Flores/inflorescencia	64,8	13,5	45
Flores abiertas/día	1,9	1,1	21
Días de floración/inflorescencia	34,1	-----	-----
Óvulos/flor	36,9	2,9	30
Frutos /infrutescencia	10,42	4,33	45
Semillas/fruto	31,5	4,2	215
Flores que se desarrollan en frutos	0,16	0,06	45
Óvulos que se desarrollan en semillas	0,89	0,08	215
Éxito reproductivo relativo	0,14	0,01	-----

Cuadro 2. Proporción de los morfotipos izquierdo (I) y derecho (D) en siete plantas de *S. reticulata* y en la población. En ninguna planta la proporción se desvía del esperado 1:1.

Planta	Proporción D	Proporción I	Número de flores
1	0,33	0,67	15
2	0,30	0,70	10
3	0,36	0,64	22
4	0,40	0,60	25
5	0,38	0,62	21
6	0,59	0,41	22
7	0,48	0,52	21
*Total	0,42	0,58	136

\* P=0,06

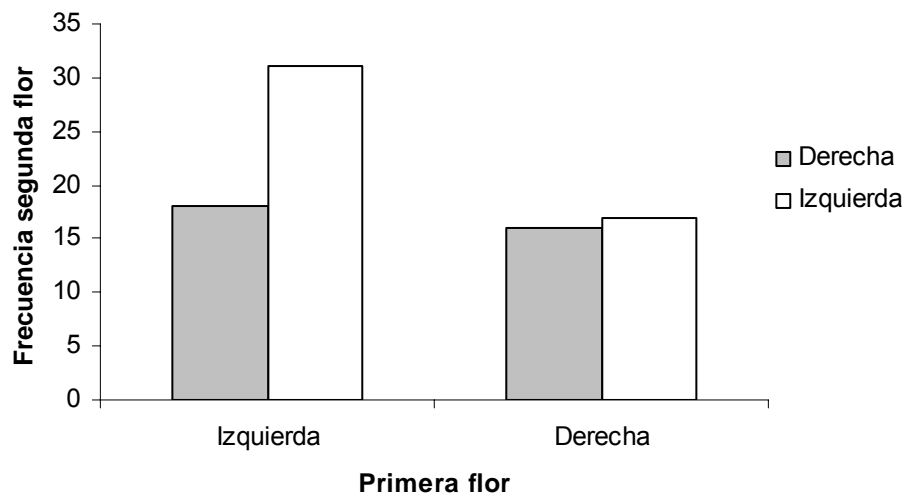


Fig. 3. Frecuencia de pares de flores de *S. reticulata* consecutivas con el mismo morfotipo y con morfotipos diferentes ( $\chi^2= 1,12$ ;  $gl=2$ ;  $P=0,29$ ).

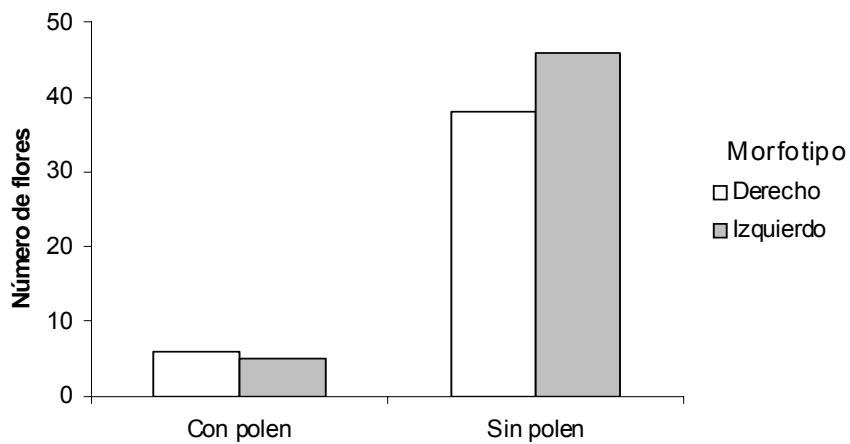


Fig. 4. Frecuencia de flores de *S. reticulata* con y sin polen de cada morfotipo ( $\chi^2= 0,34$   $gl=1$   $P=0,56$ ).

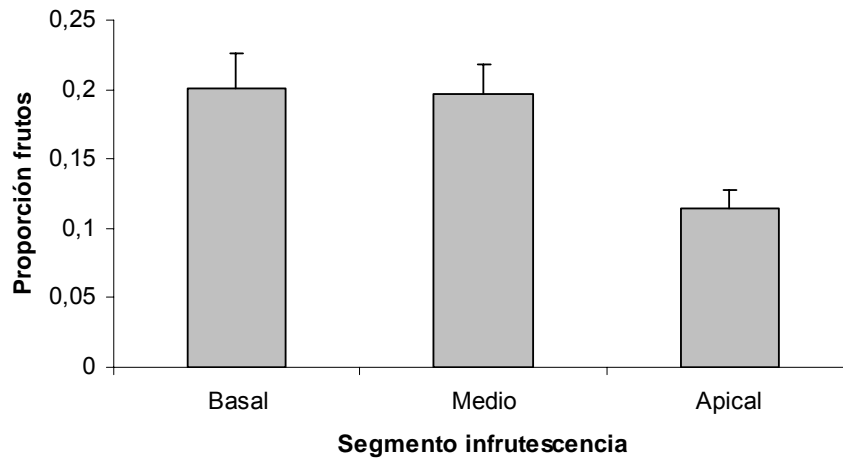


Fig. 5. Proporción de flores que dieron frutos y error estándar en los tres segmentos de las infrutescencias de *S. reticulata*.

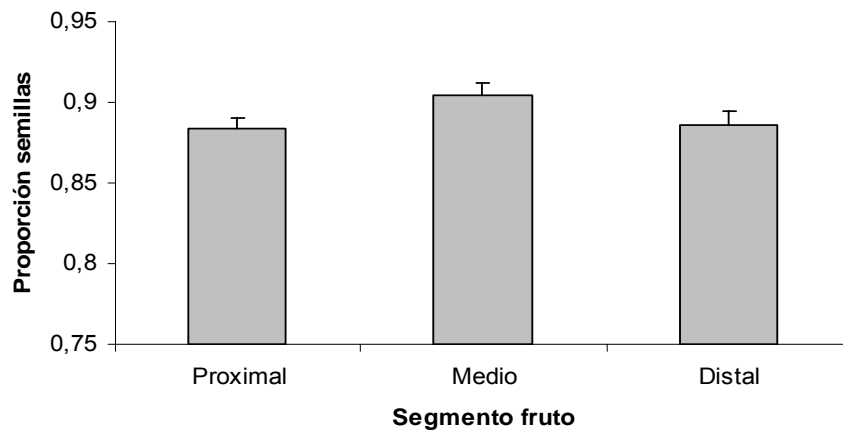


Fig. 6. Proporción de óvulos que se desarrollaron en semillas y error estándar en los tres segmentos de los frutos de *S. reticulata*.

## Sistema de polinización por viento en *Myriocarpa longipes* (Urticaceae)

Marvin Argueta-García

Coordinador: Quesada Mauricio

La polinización por viento o anemofilia es considerada una condición derivada dentro de las plantas con flores, este es un sistema de polinización común en zonas templadas, pero rara o ausente en los bosques tropicales. Se cree que la especie tropical *Myriocarpa longipes* (Urticaceae) es polinizada por viento, pero, no se conocen los mecanismos que han favorecido un sistema de polinización por viento en los trópicos donde se supone no es favorecido. Al estudiar la polinización de *M. longipes* se encontró que posee características en la morfología floral que se ajustan al síndrome de polinización por viento. También se encontró que la liberación del polen se da de manera explosiva y esta no ocurre al azar, sino que por las mañanas la actividad es mínima, pero esta aumenta conforme avanza el día; y es probable que se deba a que algún factor ambiental, tal como la radiación solar, está teniendo algún efecto en la liberación del polen.

**Palabras clave:** Morfología floral, anemofilia, monoico, dispersión de polen.

La polinización por viento o anemofilia es considerada una condición derivada dentro de las plantas con flores (Faegri & van der Pijl 1979; Thien 2000). La polinización por viento ha evolucionado al menos 65 veces a partir de ancestros polinizados por animales (Ackerman 2000). Los análisis filogenéticos indican que ha evolucionado de manera más frecuente en ciertos clados, quizá porque presentan características morfológicas que podrían favorecer la evolución de la anemofilia, por ejemplo, flores pequeñas y unisexuales (Linder 1998).

Se cree que la polinización por viento evolucionó en respuesta a cambios en el ambiente que hicieron que la polinización por animales fuera desventajosa, o poca eficiente, mientras que se favorecía a la primera (Whitehead 1969).

Por ejemplo, la polinización por viento podría ser facilitada por la migración de individuos hacia un área con una clara estación seca, donde las condiciones son desfavorables para la polinización por insectos (WellerM 1998), o zonas de baja densidad de plantas, o en nuevos hábitats colonizados con poca disponibilidad de polinizadores (Linder 1998).

La anemofilia es común en las zonas templadas, pero rara o ausente en los bosques tropicales. Se presume que en los trópicos el viento resulta un mal acarreador de polen debido a que son ecosistemas ricos en especies donde los conoespecíficos están muy lejos unos de otros, resultando en una baja tasa de polinización (Regal 1977). Sin embargo, se han reportado especies tropicales como; *Trophis involucrata* (Bawa & Crisp 1980), *Artocarpus rigidus* (Corner 1952), *Sorocea sprucei* (Zapata & Arroyo 1978), donde las evidencias indican que ocurre polinización por viento. Además, Bawa & Crisp (1980) sugieren que existe la posibilidad de que especies de los géneros *Chamaedorea* (Arecaceae) y *Myriocarpa* (Urticaceae) tengan sistemas de polinización por viento, sin embargo, esto ha sido poco estudiado.

Al existir la posibilidad de que *Myriocarpa longipes* podría estar siendo polinizada por viento nos surge el interrogante, ¿Cómo funciona un sistema de polinización por viento en los trópicos donde se supone no debe ser favorecido?, así, el objetivo del presente trabajo es describir el sistema de polinización de *M. longipes* basados en la morfología de las flores y las inflorescencias.

## Materiales y métodos

El estudio se realizó en dos sitios del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gofito, zonas aledañas a la parcela forestal de la fila La Gamba y a los alrededores del bosque de la Lechería, los días 19 y 20 de enero del 2010 respectivamente. Esta zona presenta un bosque siempre verde de tipo Tropical muy Húmedo según la clasificación de zonas de vida de Holdridge, y se encuentra entre los 5– 190msnm con una precipitación anual entre 3000 – 5000mm (Maldonado 2005).

*Myriocarpa longipes* es un arbusto pionero endémico de Centro y Sur América, con inflorescencias colgantes en forma de espigas, flores pequeñas, unisexuales y desnudas (sin pétalos), aparentemente polinizadas por viento. Se encuentra cerca de caminos, márgenes del bosque o cerca de los bosques de galería (Burger 1977).

En cada sitio se seleccionaron 4 arbustos que tuvieran las inflorescencias masculinas a baja altura para facilitar las observaciones. El primer día (alrededores de La Gamba) dos arbustos fueron seleccionados en la sombra y los otros dos expuestos al sol, el segundo día los 4 arbustos fueron seleccionados bajo la sombra. En cada arbusto se seleccionaron 2 inflorescencias masculinas y se determinó el momento en que inició la antesis floral, la cual fue a las 9 a.m., partir de ese momento se contó el número de explosiones (liberación súbita de polen) que ocurrieron durante cada lapso de media hora, hasta llegar a las 11: 30 am.

Posteriormente, se recolectaron 10 inflorescencias masculinas e igual número de femeninas, se guardaron en bolsas plásticas y se llevaron al laboratorio. A cada inflorescencia se le contó la cantidad de espigas y se midió la longitud de estas, además de la cantidad de flores por espiga. Así mismo, se observaron con el estereoscopio las flores masculinas y femeninas para determinar las características morfológicas de las flores, y ver si se ajustaban al síndrome de polinización por viento.

Se comparó mediante una prueba T- student la cantidad de flores y la cantidad de flores por unidad de longitud (número de flores/longitud de espiga) entre espigas masculinas y femeninas y también el número de explosiones de las inflorescencias que estaban expuestas al sol y las que estaban bajo sombra.

## Resultados

Se encontró que *Myriocarpa longipes* es un arbusto monoico, con inflorescencias unisexuales colgantes en forma de espigas, flores pequeñas, de color blanco y con pétalos muy reducidos (Fig. 1A). Las inflorescencias masculinas presentan una longitud entre 20-90 cm y están compuestas de espigas cada una con un promedio y una desviación estándar de  $241\pm 35$  flores (Fig. 1B).

Las flores masculinas son sésiles, presentan cuatro estambres plegados hacia el centro cuando son inmaduras, presentan liberación de polen explosiva al liberarse la tensión en los filamentos catapultando el polen hacia los alrededores (Fig. 1D). Las inflorescencias femeninas tienen una longitud entre 10-70 cm (Fig.1C), compuesta de espigas cada una con un promedio y una desviación estándar de  $1254\pm 105$  flores. Las flores son sésiles, presentan estigmas hirsutos, con un solo óvulo (Fig. 1D).

La liberación de polen no parece ser al azar, el primer día, la liberación en forma de explosiones inició poco antes de las 9 de la mañana tanto en las plantas bajo sombra como las expuestas a las luz del sol, aumentando conforme avanzaba el día. Cerca de las 10:30 de la mañanas las explosiones alcanzaban un promedio de  $350\pm 6.87$  cada media hora, para las plantas expuestas al sol y  $250\pm 11.45$  las plantas bajo sombra (Fig. 2). Se observó que las plantas expuestas al sol disminuyeron la tasa de explosiones cerca de las

11 de la mañana justo en el momento en que el día se puso nublado, sin embargo, se encontró que las plantas bajo el sol tienden a liberar más polen que las que están expuestas a la sombra ( $T=8.25$ , g.l.=7,  $p<0.007$ ) (Fig. 2). Una situación similar se observó el segundo día, parece ser que existe una relación entre la liberación de polen y la disponibilidad de luz solar directa (Fig. 3).

Se encontró que las inflorescencias femeninas tienen más flores por espiga que las inflorescencias masculinas ( $T=21.37$ , g.l. 225,  $p<0.001$ ) (fig. 4), sin embargo esta diferencia podría deberse a que las espigas femeninas, en general, son más largas que las masculinas. Sin embargo, se encontró una relación similar tomando en cuenta la longitud de la inflorescencia, las inflorescencias femeninas tienen más flores por unidad de longitud que las inflorescencias masculinas ( $T=51.47$ , g.l. 264,  $P<0.001$ ) (Fig. 5).

## Discusión

Al observar la morfología de las inflorescencias y las flores de *M. longipes* se encontró que tiene una serie de rasgos típicamente asociados a las plantas con el síndrome de anemofilia. Friedman & Barrett (2009), mencionan que, en general, las plantas polinizadas por viento presentan flores muy pequeñas, con pétalos muy reducidos o ausentes, con coloraciones poco llamativas que van del blanco al amarillo claro.

Estos rasgos se encontraron en *M. longipes*, lo cual apoya la idea preliminar de que en esta especie, las flores resultan poco atractivas para polinizadores efectivos, ya que se ha dado una reducción de estructuras de atracción debido a las presiones evolutivas que favorecieron la anemofilia (Linder 1998).

No obstante, al no haber vectores animales que remuevan los granos de polen de las anteras, las plantas anemófilas deben buscar la forma de facilitar la remoción de polen por el viento de manera efectiva. Según la teoría de dinámica de fluidos, la remoción de polen de las anteras es mucho mayor cuando evolucionan rasgos que ayudan a mover los granos más allá de la capa borde de aire que rodea a las anteras (Niklas 1992).

Puesto que la velocidad del flujo de aire aumenta al aumentar la distancia a un objeto, las anteras experimentan velocidades de vientos superiores cuando se suspenden más allá de la capa límite de aire inmóvil creada por otros órganos florales, o simplemente haciendo movimientos bruscos de los órganos masculinos, lo cual, sumado al efecto catapulta, aumenta la velocidad del viento alrededor de las anteras de manera súbita, facilitando la liberación de polen a los alrededores (Friedman & Barrett 2009).

En *M. longipes*, los filamentos de las anteras se mantienen bajo tensión, y cuando las flores abren la tensión se libera, estos saltan de manera violenta y las anteras liberan los granos de polen en forma de pequeñas nubes. Un fenómeno similar ocurre en *Trophis involucrata* (Moraceae), una especie polinizada por viento (Bawa & Crisp 1980).

Una vez que el polen se libera al viento, las especies anemófilas deben buscar la manera de capturarlo. Se ha observado que características asociadas a la morfología y la aerodinámica de las inflorescencias, así como los sistemas sexuales de la especie, podrían tener un efecto en la eficiencia de captura de polen (Friedman & Barrett 2009).

Sin embargo, parece ser que la captura del polen por parte de las especies anemófilas dependen en gran manera de la morfología de las flores, especialmente el desarrollo de estigmas hirsutos, los cuales tienen una mayor eficiencia en atrapar polen en comparación a los estigmas compactos (Niklas 1985). Las vellosidades de los estigmas, junto a otras características morfológicas de la flor, crean un ambiente



aerodinámico único en la vecindad de los órganos reproductivos, lo cual incrementa la eficiencia en atrapar los granos de polen (Niklas 1985).

La liberación de polen no se da al azar a lo largo del día, pues hay un pico de actividad con forma se acerca al medio día (Figs.2 y 3). Es probable que exista al menos un factor ambiental que está determinando el inicio y el posterior aumento de este evento; aunque el alcance de este estudio no permite determinar de manera precisa cuales son los factores que rigen la liberación de polen.

Probablemente la disponibilidad de luz solar es un factor que podría estar asociado, puesto que en momentos en que el cielo se mantuvo nublado la liberación de polen disminuyó notablemente (figs. 2 y 3). Sin embargo, cabe mencionar que la radiación solar puede modificar factores ambientales tales como la temperatura, velocidad del viento y la humedad relativa, los cuales podrían tener un efecto en la liberación de polen. En un estudio realizado por Greene *et. al.* (2008), ellos mencionan que muchas especies polinizadas y dispersadas por viento dependen de la humedad relativa del ambiente para facilitar procesos de abscisión o liberación de polen.

Se encontró que las inflorescencias femeninas tienden a tener muchas más flores que las inflorescencias masculinas. Es probable que esta diferencia se deba al tamaño de las flores, pues parece ser que las flores femeninas son más pequeñas que las masculinas, sin embargo no se tomaron medidas para corroborar.

En todo caso, el hecho de que haya más flores en las inflorescencias femeninas no significa que haya más óvulos que granos de polen, de hecho, una abundante producción de granos de polen es una característica de las especies anemofílicas y la relación polen-ovulo suele ser generalmente mucho más alta que en los taxones polinizados por animales (viento, una media de 22150:1; animales, una media de 3450:1; Cruden 2000).

Finalmente, se concluye que *M. longipes* posee características relacionadas a la morfología floral que se ajustan al síndrome de polinización por viento, lo cual apoya la idea de que la especie podría ser anemofílica. También se encontró que la liberación del polen se da de manera explosiva y esta no ocurre al azar, parece ser que por las mañanas la actividad es mínima, pero esta aumenta conforme avanza el día; y es probable que esto se deba a que algún factor ambiental, tal como la radiación solar, está teniendo algún efecto en la liberación del polen.

### **Agradecimientos**

Estoy en deuda con todos los compañeros del curso que trabajaron en el proyecto, pero debo hacer mención especial de Adriana Rebolledo, Allan Carrillo, Juan Manuel Ley y Junior Pastor, ellos fueron de gran ayuda en la preparación de la exposición. A Mauricio Quesada, por guiarme por la buena senda durante el proyecto. También debo agradecer al profesor Eduardo Chacón por las correcciones y sugerencias valiosísimas al trabajo escrito y por supuesto a todas las personas que hicieron posible el curso de Biología de Campo.

### **Bibliografía**

- Bawa, K. & J. Crisp. 1980. Wind-pollination in the understory of a rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 68: 871-876.
- Burger, W. 1977. Myriocarpa, Flora Costaricensis. *Fieldiana, Botany* 40: 237-240.
- Corner, E. 1952. *Wayside Trees of Malaya*, Vol. 1. Government Printing Office, Singapore.

- Cox, P. 1991. Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series A* . B333: 217–224.
- Cruden, R. 2000. Pollen grains: why so many?. *Plant Systematics and Evolution* 222: 143–165.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology* (3rd edn), Pergamon Press.
- Friedman, J. & S. Barrett. 2009. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany* 103: 1515–1527.
- Greene, H., M. Quesada & C. Calogeropoulos. 2008. Dispersal of seeds by the tropical sea breeze. *Ecology*, 89(1): 118–125
- Linder, H. 1998. Morphology and the evolution of wind pollination, pp. 123–135. *In* *Reproductive Biology* (Owens, S.J. y Rudall, P.J., eds). Royal Botanic Gardens.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito, pp 19-23. *In*: Lobo J. y F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. Editorial Inbio, Heredia. 19- 23pp.
- Niklas, K. 1992. *Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Niklas, K. 1985. The aerodynamics of wind pollination. *Botanical Review* 51: 328–386.
- Regal, P. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science*. 196: 622-629.
- Thien, L. 2000. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*. 161: S225–S235.
- Weller, S. 1998. Dioecy and the evolution of pollination systems in *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany*. 85: 1377–1388.
- Whitehead, D. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28–35.
- Zapata, T. & Arroyo. M. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*. 10: 221-230.

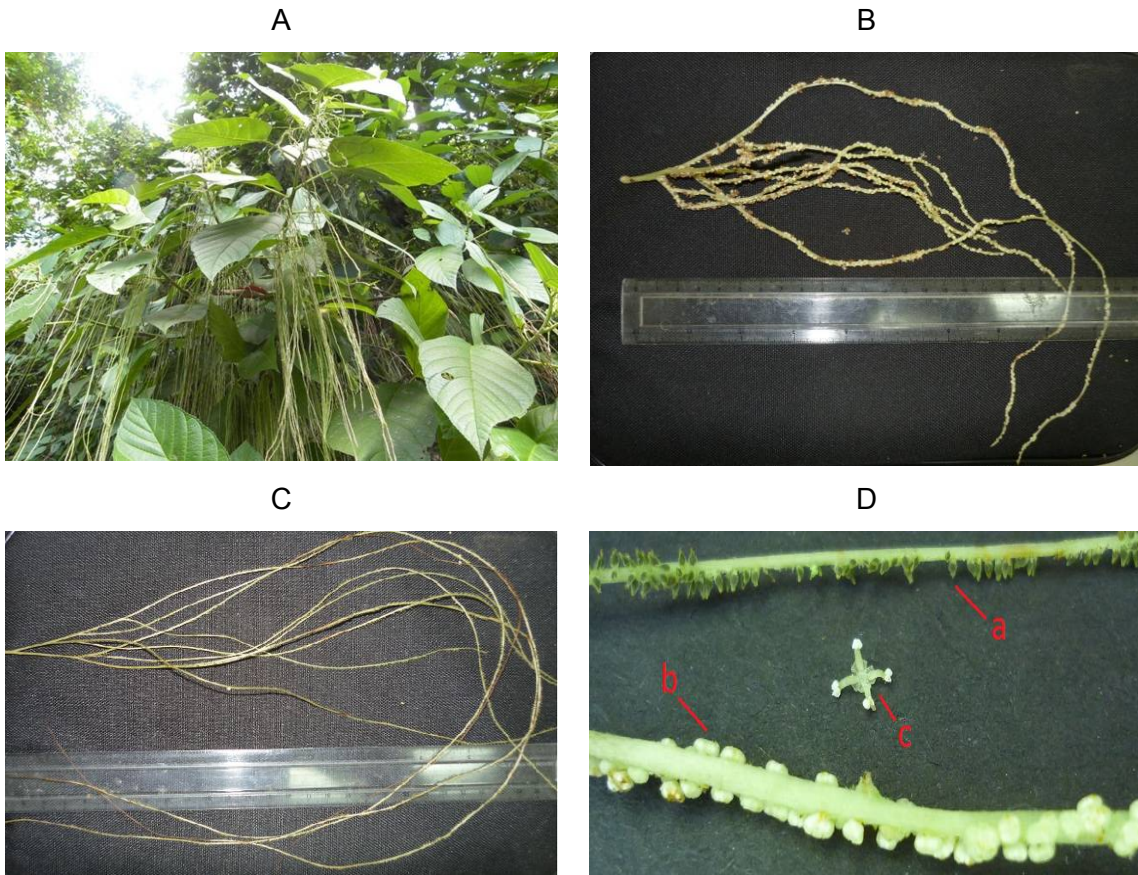


Fig. 1: A) Inflorescencias de *Myriocarpa longipes*. B) Inflorescencia masculina. C) Inflorescencia femenina. D) Detalle de las inflorescencias (a) se observan los frutos en desarrollo con una sola semilla, (b), flores masculinas inmaduras con los estambres plegados hacia adentro, (c) flor masculina después de liberar el polen.

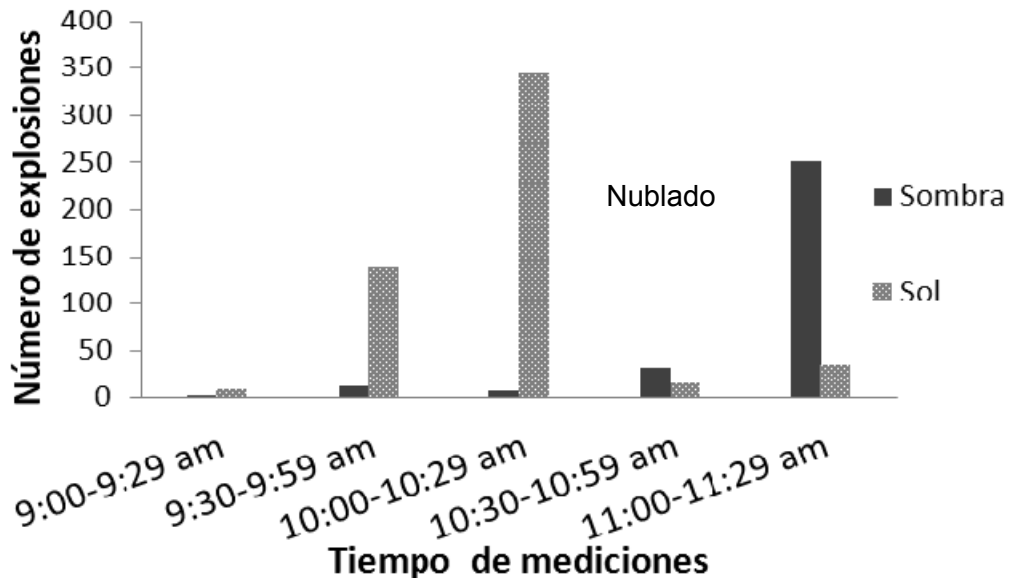


Fig. 2: Número de explosiones de polen de las inflorescencias masculinas de *Myriocarpa longipes*, bajo dos tratamientos de luz, bosque cercano a la fila La Gamba.

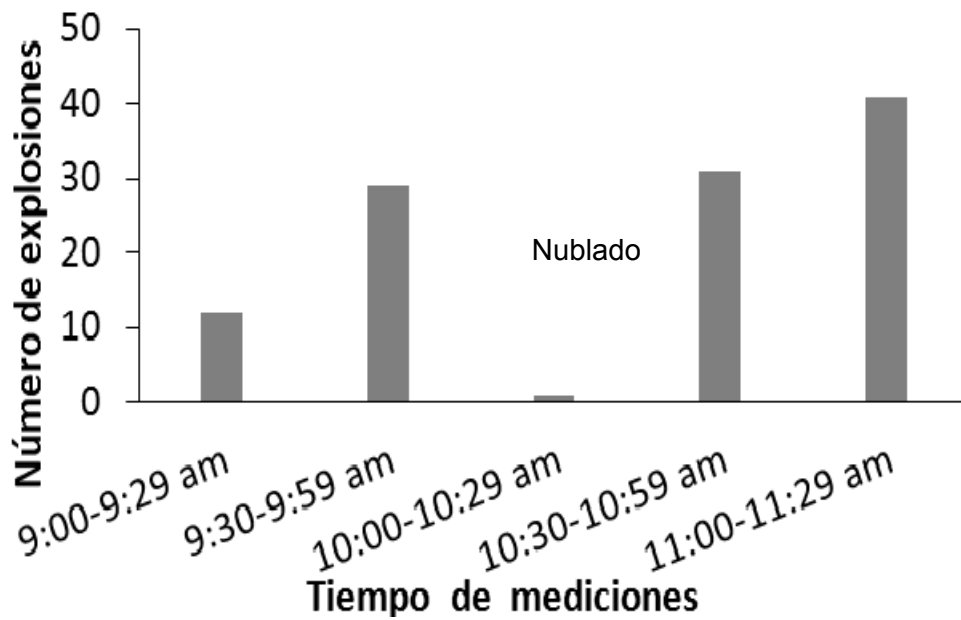


Fig. 3: Número de explosiones de polen de las inflorescencias masculinas de *Myriocarpa longipes*, bosque cercano a la fila a La Lechería.

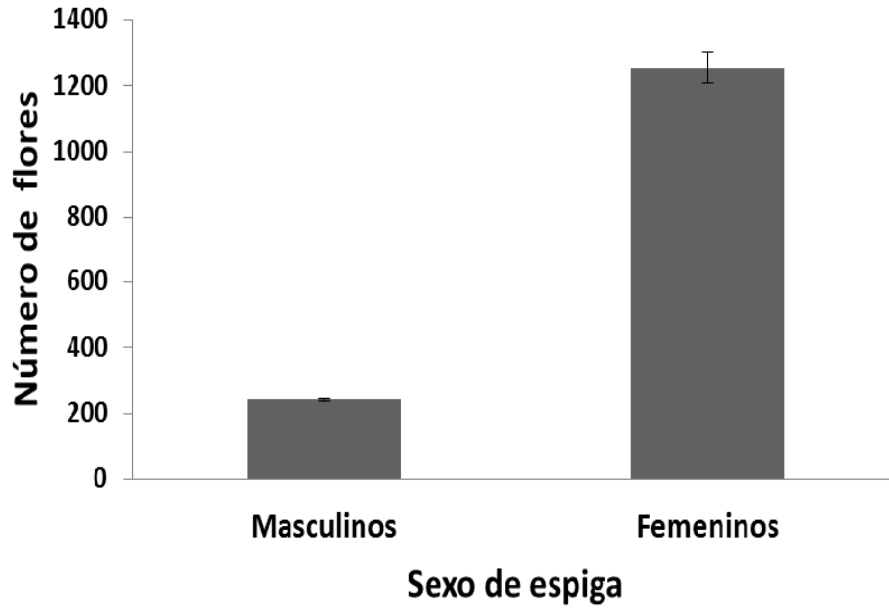


Fig. 4: Promedio y desviación estándar del número de flores en inflorescencias masculinas y femeninas de *Myriocarpa longipes*.

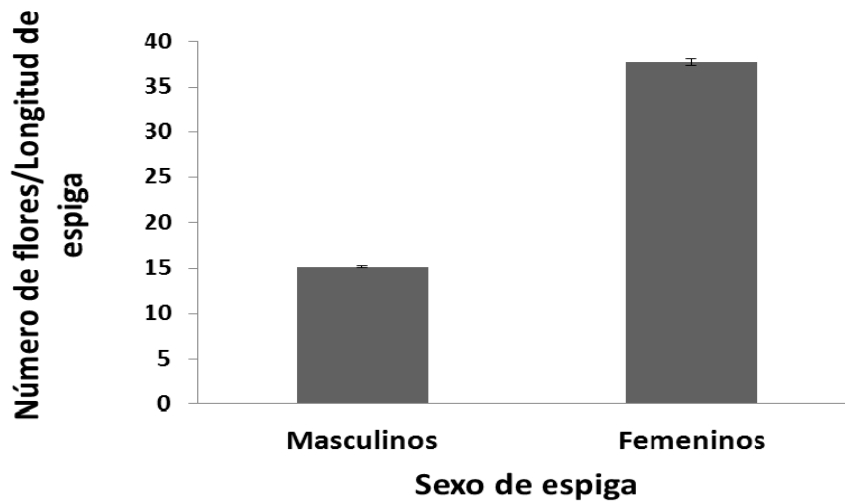


Fig. 5: Promedio y desviación estándar del número de flores por unidad de longitud en las espigas masculinas y femeninas de *Myriocarpa longipes*. Las barras de error equivalen a la desviación estándar.

## Curvas de polen para *Myriocarpa longipes* en La Gamba, Golfito.

Margarita Loría-Naranjo

Coordinador: Mauricio Quesada

**Resumen:** El estudio de curvas de polen provocadas por acción del viento es un campo relativamente reciente en los trópicos. Este trabajo representa un esfuerzo inédito por parte de los profesores y estudiantes del curso de Biología de Campo para poder describir y comprender la capacidad de dispersión del polen en *Myriocarpa longipes*. Se utilizaron trampas de polen elaboradas a partir de rectángulos de cinta adhesiva y se colocaron al rededor de tres plantas hacia el norte, sur, este y oeste, a distancias de 1,2,4,8 y 16 metros para cada dirección. Es importante tener en cuenta los patrones de viento para poder relacionar hacia qué dirección se alcanza la máxima dispersión de los granos de polen.

Palabras claves: curva de polen, dispersión por viento, anemófilas, *Myriocarpa longipes*, La Gamba, Golfito.

Existen teorías que afirman que la dispersión de semillas por viento representa una estrategia por parte de las plantas para aumentar la seguridad reproductiva de su especie. Se han encontrado asociaciones entre la polinización por viento y la colonización de áreas con una baja abundancia de polinizadores en taxones primordialmente polinizados por insectos (Gómez y Zamora, 1996). Pero además de los síndromes discretos de polinización por viento o por animales, se sugiere un tercer síndrome que surge por la combinación de polinización por viento y por animales, sin embargo, la frecuencia de la contribución de estos sistemas de polinización mixtos en angiospermas permanece poco conocido (Goodwillie 1999).

En un esfuerzo para estudiar la dispersión por viento de las semillas y los parámetros que este evento conlleva, se han desarrollado curvas de dispersión de polen. Una curva de dispersión de polen representa una estimación de la forma de distribución en la que se dispersa el polen (Austerlitz *et.al.* 2004), y su fin es graficar la cantidad de polen que logra alcanzar una distancia determinada a la planta bajo estudio. El tamaño y forma de la curva de dispersión de polen es importante en determinar las dinámicas espaciales de las plantas, sin embargo, resulta difícil de cuantificar (Bullock y Clarke 2000).

*Myriocarpa longipes* es una Urticacea que cuenta con varias inflorescencias colgantes y tiene una forma de vida arbustiva, su distribución abarca el centro y sur de América. *M. longipes* es una especie que comparte muchas características clásicas de especies polinizadas por viento, como por ejemplo, florescencias con muchas flores sin pétalos y mucho polen, el color de las flores es poco llamativo, y además coloniza típicamente hábitats abiertos (Fiedman y Barret 2009). Observaciones de la especie en el campo, permitieron confirmar que la liberación de polen no ocurre al azar, y que existe un comportamiento explosivo en dicho evento. Así mismo, esto sucede después de las nueve de la mañana y aumenta conforme avanza el día; estas observaciones coinciden con un estudio hecho para especies anemófilas, donde se concluye que la liberación del polen en este tipo de especies es un proceso diurno (Greene *et.al.* 2008)

Por otro lado, Valente y otros (2003), en un estudio realizado sobre la composición florística y estructural del bosque mesófilo de Jalisco, encontraron que es una de las especies con mayor densidad en ciertas localidades de este tipo de bosque; además encontraron que *M. longipes* se agrupaba entre las especies con una elevada proporción de individuos en las clases más pequeñas, con una disminución gradual hacia las clases

diamétricas mayores; este patrón es signo de una buena reproducción, así como establecimiento e incorporación natural continuos (Bongers, 1988)

El objetivo de este diseño experimental es describir la curva de dispersión por viento de polen de *M. longipes*, tanto en condiciones reales como hipotéticas; para así poder hacer estimaciones de la cantidad de polen de *M. longipes* que logra viajar a diferentes distancias gracias a la acción del viento.

### **Materiales y métodos**

El muestreo se llevó a cabo durante la mañana del 21 de enero en el borde del bosque de la Gamba, Golfito. El estudio se desarrolló con tres diseños experimentales para crear curvas de polen de *Myriocarpa longipes* y así poder evaluar la distancia a la que viaja en distintas situaciones. Es importante hacer notar que este proyecto fue un experimento inédito para estudiantes e investigadores, y sus resultados servirán para ajustar la metodología en futuras mediciones de la dispersión de polen.

Se elaboraron trampas de polen, las cuales consistieron en cuadros de 20x30 cm de plástico adhesivo, pegados a filminas transparentes, con la cara adhesiva del plástico expuesta. Estas trampas se colgaron con ayuda de prensas y un mecate muy delgado.

El primer diseño se realizó con una planta de *Myriocarpa longipes* ubicada a la orilla de la quebrada de La Gamba al borde de la carretera. Se colocaron trampas de polen en las direcciones Norte, Sur, Este y Oeste a una altura aproximadamente igual y a las distancias de 1,2,4,8 y 16 metros para todas las direcciones.

En el segundo diseño utilizó una otra planta de *M. longipes*, la cual se arrancó con todas sus inflorescencias y se llevó a una distancia de 50 metros alejada de la primera planta, igualmente se ubicó a la orilla de la quebrada. De esta manera se controló que no existiera ninguna otra planta de *M. longipes* en un radio de al menos 20 metros. Seguidamente se volvió a colocar trampas de polen a distancias de 1,2,4,8 y 16 metros en cada dirección de los cuatro puntos cardinales.

Por último se hizo un experimento en el camino, donde se pretendía alejar una tercera planta de *M. longipes* de todas las demás plantas que pudieran aportar polen a las trampas. Aquí cada uno de los estudiantes del grupo se colocó en línea recta uno detrás del otro a distancias de 1,2,4,8 y 16 metros de la planta, esta disposición de los estudiantes se realizó únicamente en la dirección Norte, que era la dirección hacia donde se dirigía el viento en ese momento.

En el laboratorio, con ayuda del microscopio, se contaron todos los granos de polen encontrados en tres cuadrículas de 10x 10 mm de cada una de las trampas de polen y se extrapoló la cantidad de polen total obtenida por trampa. La identificación del polen se basó en fotografías obtenidas por Internet del polen de *M. longipes*, así mismo, se contó con la ayuda del profesor para poder distinguir el polen de esta especie, de los demás granos de polen aportados por otras especies

### **Resultados**

La tabla I muestra el total de polen encontrado para cada diseño experimental. La cantidad de polen presente en las trampas que se ubicaban a más de cuatro metros de la planta que se usó como fuente de polen fue mínima como para ser considerada en el conteo de los granos, no se incluyeron las distancias de 8 y 16 metros en las curvas de polen.

Con respecto a la planta de *M. longipes* que se dejó en su posición original, se registró en todos los casos, exceptuando el del Oeste, que las cantidades de polen

disminuían conforme aumentaba la distancia a la planta (fig 1). La disminución más notoria se obtuvo en la dirección Norte, donde a un metro de distancia se tiene la mayor cantidad de polen pero a los cuatro metros se obtiene la menor cantidad de polen para todas las direcciones.

Para la segunda planta, hacia el norte y hacia el este se registra una menor cantidad de polen conforme aumenta la distancia del control. Sin embargo, hacia el oeste se registra un aumento de la cantidad de polen relacionado con una mayor distancia de la planta; en el sur se presenta un aumento de la cantidad de polen con la distancia que parece estabilizarse después de los 2 metros (fig. 2).

Para la planta que se evaluó en el camino, se aprecia como la cantidad de polen encontrada disminuye de manera crítica a los dos metros, pero luego vuelve a aumentar a una mayor distancia (fig. 3).

## Discusión

El estudio de la dinámica de la dispersión de polen por parte del viento no resulta sencilla: existen múltiples variables que interactúan para influir en la dispersión de polen por viento. Se dice que la distancia a la que los granos de polen pueden dispersarse desde su punto de partida esta determinada por al menos dos variables: la velocidad final y la intensidad y turbulencia del viento. O sea, que en el más sencillo de los casos, dos tipos de fuerzas se ejercen sobre el grano de polen: una hacia abajo para salir de la columna de aire que hace que el grano llegue a establecerse y una dispersión lateral que lleva al grano de polen lejos de su punto de partida (Niklas 1985). El diseño experimental realizado en esta oportunidad no estudió el efecto de estas variables, ya que simplemente describe curvas de polen para 3 individuos de *Myriocarpa longipes*.

Por razones de tiempo, se simplificó el conteo de los granos de polen, limitándose a una estimación de los granos de polen que se encontraban únicamente en las trampas de 1, 2, y 4 metros. Esto sin duda, a pesar de que nos da una idea de cuantos granos de polen logran llegar a distancias cortas, hace imposible un desarrollo real de la curva de polen, ya que no permite estimar la cantidad de polen que logra viajar a distancias mayores.

La discrepancia en la cantidad de polen hacia el norte con las otras direcciones a mayor distancia en la fig. 1, hace pensar en los patrones de viento como un factor importante e influyente en la cantidad de granos de polen que pueden llegar a los cuatro metros. También se puede explicar este patrón por la contribución de las plantas colindantes a los conteos en las trampas de polen, ya que no hay manera de saber si el polen encontrado en las trampas correspondía al individuo bajo estudio o a otros individuos de la misma especie.

Sin embargo, para las plantas del segundo y tercer experimento, no se observa un patrón similar al de la primera planta, en lo que se refiere al efecto de la distancia y la dirección en el aumento o disminución en la cantidad de polen encontrado. Si se piensa en un efecto estocástico como lo pueden llegar a ser las corrientes o ráfagas de viento, la diferencia en cada caso adquiere sentido; ya que las trampas no se abrieron exactamente al mismo tiempo cada una, y el comportamiento o biomecánica de los patrones de viento no fue registrado durante el estudio

Aunque se sabe que las plantas polinizadas por viento viven principalmente en ambientes templados con poca lluvia y poca abundancia de insectos, el hábitat de Golfito y específicamente en quebrada La Gamba reúne estas características. Sin embargo, *M. longipes* parece ser una planta exitosa en el área, sobre todo en el borde de los ríos en



áreas abiertas, por lo tanto, la evolución en la polinización por viento puede ocurrir en ambientes cálidos, húmedos y con gran abundancia de insectos. Es importante tener en cuenta que muchas de las limitantes de este estudio se deben a la poca información que hay, tanto para la especie en cuestión como en la comprensión de la dispersión de polen por parte del viento.

Medir y modelar curvas de polen no es sencillo, ya que los procesos de dispersión resultan ser complejos en una escala espacial, y aún así son de suma importancia para estimar flujo génico, colonización y patrones biogeográficos, entre otros aspectos (Bullock y Clarke, 2000). El estudio de polinización por viento en varias plantas es algo reciente en los trópicos, ya que hasta hace poco se pensaba que era mucho menos común que lo que realmente es. (Bullock y Clarke, 2000).

### **Bibliografía**

- Austerlitz F., CW Dick, C. Dutech, EK Klein, S Oddou-Muratorio, PE Smouse et. al. 2004. Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve. *Mol Ecol.* 13:937-954
- Bongers F., Popma J., Meave del Castillo J. Y Carabias J., 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio.* 74: 55-80.
- Bullock, J.y R. Clarke, 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia.*124: 506-521.
- Fiedman J. Y S. C. H. Barret, 2009. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany.* 103: 1515-1527.
- Gómez J.M. Y R. Zamora, 1996. Wind pollination in high-mountain populations of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Journal of Botany.* 83: 580-585.
- Goodwillie C., 1999. Wind Pollination and Reproductive Assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a Self-Incompatible Annual. *American Journal of Botany.* 86(7): 948-954.
- Greene D.F., M. Quesada y C. Calogeropoulos. 2008. Dispersal of seeds by the tropical sea breeze. *Ecology,* 89(1): 118-125.
- Niklas, K., 1985. The Aerodynamics of Wind Pollination. *The Botanical Review.* 3(51): 328-383.
- Valente E., L. López, E. García y R. Cuevas, 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 73: 17-34

Cuadro I. Polen total obtenido en cada planta según la distancia y orientación en la que se encontraba la trampa de polen.

Experimento	Distancia	Orientación	Polen total
1	1	N	45279
1	2	N	30186
1	4	N	39764
2	1	N	31928
2	2	N	871
2	4	N	2612
2	1	E	47601
2	2	E	26123
2	4	E	7837
2	1	S	1161
2	2	S	31057
2	4	S	32508
2	1	W	41506
2	2	W	22930
2	4	W	89107
3	1	N	159057
3	2	N	14513
3	4	N	2322
3	1	E	71402
3	2	E	56889
3	4	E	46730
3	1	S	98685
3	2	S	9578
3	4	S	48182
3	1	W	16254
3	2	W	24962
3	4	W	51665

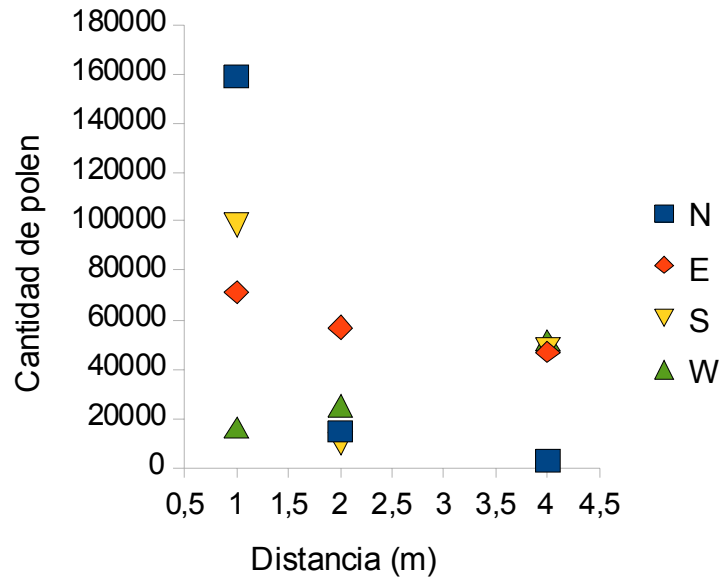


Fig. 1. Curvas de polen para la planta *Myriocarpa longipes* del experimento 1 según la distancia en cada punto cardinal (N=Norte, E=Este, S=Sur, W=Oeste).

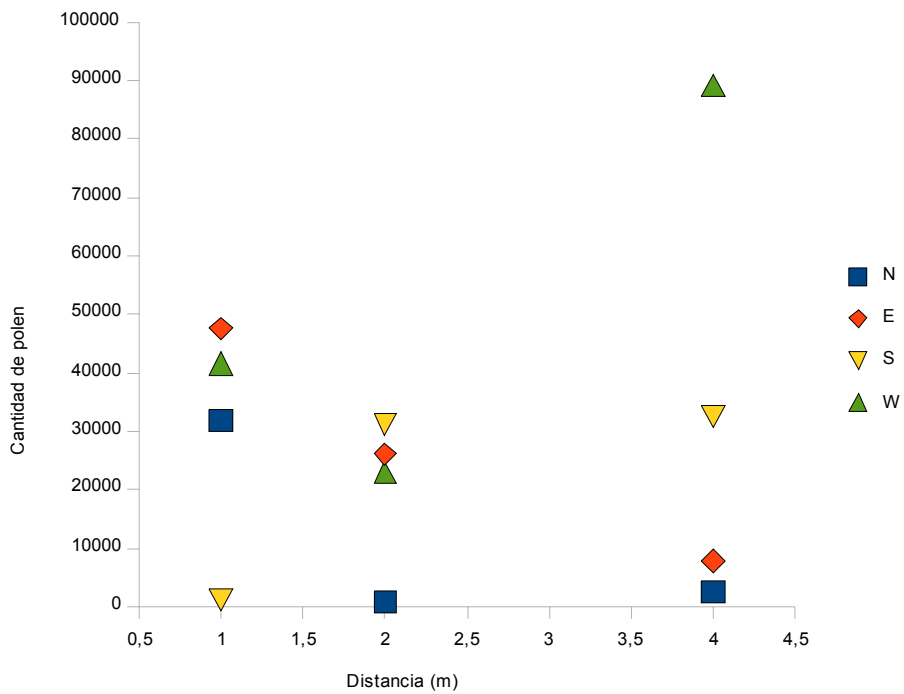


Fig. 2. Número de granos de polen de colectados en trampas de polen a diferentes distancias y orientaciones de una planta aislada (experimento 2) de *Myriocarpa longipes*.

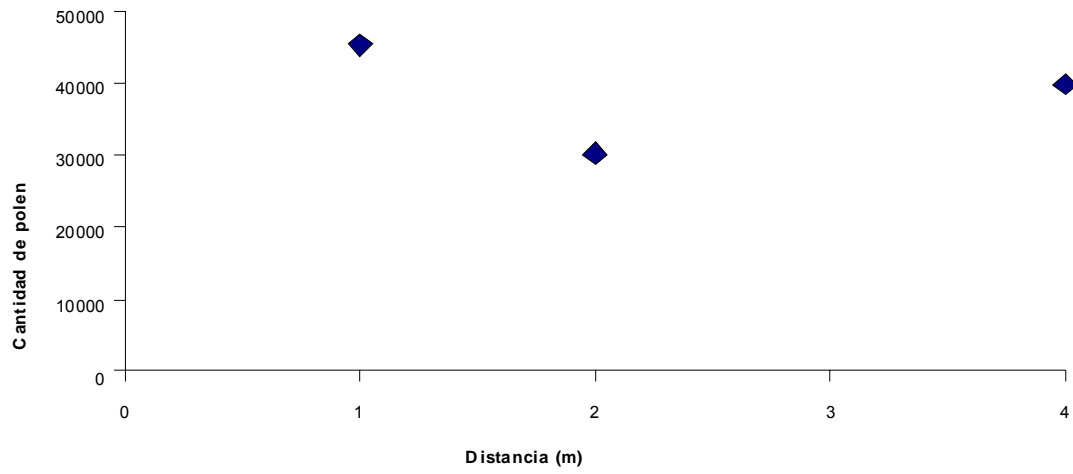


Fig.3. Curva de polen de *M. longipes* durante el experimento 3 para el modelo experimental según la distancia con dirección hacia el Norte.

## Comparación de tres métodos de valoración de importancia arbórea en el tropical lluvioso

Junior Pastor Pérez-Molina.

Coordinadores: Rodolfo Ortiz y Eduardo Chacón

En una parcela de 1 ha de Bosque Tropical muy húmedo, se realizaron tres métodos de muestreo: el método por pares (MP), cuadrantes (MC) y parcelas (MPa). En todos los tipos de muestreo, se midió el diámetro a la altura del pecho de aquellos árboles >10 cm de los árboles, se identificó la especie y se calculó el Índice de Valor Importancia (I.V.I.). Con el MP se registraron 60 individuos de 31 especies, la especie con mayor I.V.I. fue *Welfia georgii*, seguido por *Peltogyne purpurea*, las demás especies presentaron I.V.I. menores a 6.5%. El mismo patrón exhibió el MC, pero con este método se registro 120 individuos de 54 especies. En cambio, el MPa registro 134 individuos de 39 especies y *P. purpurea* determinó el mayor I.V.I., seguido por *W. georgii*, las demás especies menores a 5.01%. Además, el MC y MP presentaron un coeficiente de similitud de Sørensen con MPa de 0.15 y 0.17, respectivamente. Se determinó correlación de las posiciones de las especies en el I.V.I. del MP con MPa ( $P < 0.05$ ), pero el MC no presentó correlación ( $P > 0.05$ ). El MP y MC dieron el mismo resultado para la especie con mayor I.V.I. (*W. georgii*), sin embargo, estos métodos no concordaron con MPa. Estos resultados parece indicar que ambos métodos no son buenos pronosticadores del I.V.I. que se obtiene en los trópicos a través de MPa. En conclusión los métodos tradicionales aplicados en los bosques templados (MP y MC) no son replicables en bosques tropicales, por la mayor diversidad por unidad de área en los bosques tropicales.

**Palabras claves:** Riqueza arbórea, parcelas, cuadrantes, pares, comunidad.

Los bosques tropicales se caracterizan por una alta diversidad de árboles y una baja abundancia relativa de cada especie (Obando 2007). Lo contrario ocurre con la diversidad de los bosque templados donde es remplazada por la predominancia o alta abundancia relativa de unas pocas especies de árboles (Valdez *et al.* 2003, Návar-Cháidez y González-Elizondo 2009). Varios métodos han sido propuestos para comprender y registrar estos patrones de diversidad y conocer la estructura y composición de las comunidades forestales (Husch *et al.* 1982, Moscovich y Brena 2006).

Existen referencias en las que dicen que los distintos métodos son igual de eficientes para caracterizar la estructura de un bosque (Moscovich y Brena 2006). Sin embargo, algunos de estos trabajos se han hecho en zonas templadas en donde hay pocas especies (Návar-Cháidez y González-Elizondo 2009) y otros se ha realizado en bosque tropicales pero ha resultado con mucha variabilidad al compararlo con el de parcelas, que es el aplicado tradicionalmente en bosques tropicales (Moscovich y Brena, 2006).

Moscovich y Brena (2006) sometieron a prueba cuatro métodos aplicados en climas templado para medición del valor de importancia arbórea en un bosque tropical de Brasil, ellos encontraron gran variación al hacerlo comparativo con el parcela, pero de todos los métodos el cuadrantes presentó afinidad en algunos parámetros de medición arbórea (Densidad relativa, volumen de madera y clase diamétrica), pero en otras fue el que mayor variación de sobre- y subestimación representó. Podría decirse que estos métodos son aplicables dependiendo del objetivo del trabajo que se quiera realizar.

Las investigaciones en un país tan diverso como es Costa Rica es un campo prometedor en los estudios de los ecosistemas de los bosques tropicales (Guariguata y Kattan 2002, Obando 2007), pero mucha de las ocasiones es limitado por el presupuesto requerido para tal fin. El uso de técnicas de poco esfuerzo y equipo podría incrementar la

investigación de este tipo, pero la falta de estudios pone en duda su efectividad y limita su aplicación. Por ello, este trabajo consiste en si estos métodos más aleatorios y menos demandantes de tiempo y personal serían comparativos con una parcela de bosque tropical en donde hay una alta diversidad y baja abundancia relativa de cada especie.

## **Materiales y Métodos**

Este estudio se realizó en el mes de enero del 2009, en una parcela de 1 ha de bosque primario tropical lluvioso muy húmedo (Holdridge 1967), del sector La Gamba del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito (RNVSG) (8°38' N y 83°09' O). Según Pittl *et al.* (2009) entre 1998 y 2005, la precipitación promedio anual de la Estación Biológica La Gamba fue de 5 750 ± 480 mm (DE) y la temperatura media anual de 27,4° C.

En una parcela permanente de 1 ha (100 x100 m) se realizaron tres métodos de muestreo: el método por pares, cuadrantes y parcelas. En todos los tipos de muestreo se trabajó con árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP: 1.3 m) mayores a 10 cm, se midió el diámetro y se identificó la especie. Para el método por pares (MP), se trazaron tres trayectos de 100 m separados cada 20 m. En los trayectos, cada 10 m se estableció un punto de muestreo y se seleccionó el árbol más cercano. Luego se seleccionó el segundo árbol más cercano al punto pero que estuviera más de 90° con respecto al primer árbol. Se midió la distancia del punto a cada árbol. Para el método por cuadrantes (MC) se trazó tres trayectos al igual que el MP, pero cada 10 m se estableció un punto de muestreo en donde se trazó una línea imaginaria perpendicular al trayecto. En cada cuadrante resultante se seleccionó el árbol más cercano y se midió la distancia al punto. Para el método de parcelas (MPa), en una parcela de 1 ha previamente establecida dividida en subparcelas de 10 x 10 m, se escogieron 30 subparcelas al azar y se midieron y registraron todos los árboles >10 cm de DAP.

Con los valores de DAP y número de individuos de cada especie para los MP y MC, se calculó el Índice de valor importancia (I.V.I.) siguiendo la metodología de Martins (1993). El I.V.I. es una medida de cuantificación para asignarle a cada especie su categoría de importancia y se obtiene de la suma de la abundancia relativa (AR), frecuencia relativa (FR) y dominancia relativa (DR: Área basal) dividida entre tres. La AR es el total de individuos de cada especie entre el número total de los árboles multiplicados por 100. La FR de una especie, se obtienen dividiendo la frecuencia relativa de aparición de una especie entre los distintos puntos de muestreo entre la suma de las frecuencias relativas de aparición de todas las especies multiplicado por 100. La DR se calcula como la proporción del área basal total de una especie dividida entre el área basal total evaluada multiplicada por 100. Se utilizó la metodología de I.V.I. explicada por Bascopé y Jørgensen (2005) para el MPa.

Se compararon los métodos MP y MC con MPa, a través de las especies compartidas con coeficiente de similitud de Sørensen (Magurran 1988), y además, con los I.V.I. de cada una de las especies se realizaron correlaciones de Spearman.

## **Resultados**

Con el MP se registraron 60 individuos distribuidos en 31 especies (Cuadro 1), la especie con mayor I.V.I. fue *Welfia georgii* con 17.86%, seguido por *Peltogyne purpurea* con el 13.39%, todas las demás especies presentaron I.V.I menores a 6.5% (Cuadro 1). Igualmente, para el MC la especie *W. georgii* presentó el mayor I.V.I. (16.55%), seguido por *P. purpurea* (5.70%), todas las demás especies menores a 4.90% (Cuadro 2). Pese a, el MC registro más especies, para un total de 54 especies de 120 individuos (Cuadro 2), sin embargo, el número de especies encontradas en cada método de muestreo resultó ser

dependiente del número de individuos muestreados en cada método ( $\chi^2= 4.96$ , g.l.= 2,  $p=0.024$ ).

El MPa presentó resultados discrepantes entre los MP y MC (Fig. 1). Este método registro 134 individuos distribuidos en 39 especies (Cuadro 3). *P. purpurea* determinó el mayor I.V.I. con 12.88, seguido por *W. georgii* con 12.08%, todas las demás especies menores a 5.01% (Cuadro 3). Además, el MC y MP presentaron un coeficiente de similitud de Sørensen con MPa de 0.15 y 0.17 respectivamente (Cuadro 4), y en conjunto para ambos métodos fue tan solo 0.17.

Se determinó correlación de las posiciones de las especies en orden ascendente I.V.I., en el MP en comparación al MPa ( $r= 0.65$ ,  $n= 12$ ,  $P<0.05$ ) (Fig. 1). Sin embargo, el MC no presentó correlación alguna ( $r= 0.19$ ,  $n= 14$ ,  $P>0.05$ ) (Fig. 1).

## Discusión

La especie *P. purpurea* presentó el primer lugar en lista de I.V.I. en el MPa. No obstante, su alto valor se debe en especial a su área basal (DR=34.99%), puesto que es escasa (FR=2.19%) dentro de la parcela. *P. purpurea* es muy escasa en el país, según la UICN (1988) es considerada una especie amenazada. Puede alcanza alturas mayores a 50m y 1m DAP (Allen 1956, Zamora 1985, Jiménez 1999). La segunda especie en la lista es la palma *W. georgii*, esta presentó valores de FR, AR y DR similares, para un total de 12.08% de I.V.I.

El MP y MC dieron el mismo resultado para la especie con mayor I.V.I. (*W. georgii*), sin embargo, estos métodos no concordaron con MPa, la principal razón es el mayor número de especies por unidad de área en los bosque tropicales (Obando 2007).

El MP presentó mayor similitud al MPa coincidiendo en tres especies con la misma posición en orden ascendente de I.V.I.. El MC solo coincidió en dos (Fig. 2), al coincidir en tan pocas especies se hace ineficiente ambos métodos. Además, el MP presentó tan solo 14 especies en común (36% de las especies muestreadas) y el MC solo 12 (30%) de 39 especies del MPa, otro motivo de desconfianza de esto métodos.

El número de árboles encontrado para cada método resulto ser dependiente del número de especies encontradas, esto quiere decir que entre mayor sea el número de árboles encontrados, mayor va ser el número de especies, por lo tanto, el MC va tener mayor probabilidad de encontrar más especies que MP porque es el doble de árboles en el inventario, esto justifica en parte el coeficiente de similitud de Sørensen mayor para MC que MP, pero aun así ambos resultaron ser bajos (MP=0.15 y MC=0.17) al compararlo con MPa, al mismo tiempo, la combinación del ambos métodos no llego a ser más de 0.17.

Por último, la correlación significativa de Spearman ( $r$ ) de las posiciones de las especies de acuerdo con I.V.I. para MP en comparación al MPa, este solo coincidieron en tres especies, las demás especies dieron valores menores y mayores a los esperados, a pesar de la correlación, la baja coincidencia no justifica la correlación, por la cual se rechaza.

En este estudios los MP y MC tan solo representó el 0.07% y 0.13% del total de árboles con DAP >10 en la parcela de 1 ha, respectivamente. Este porcentaje bajo de árboles muestreados es un motivo importante que determina la baja similitud en los resultados al compararlo con MPa (886 árboles muestreados). Asimismo, otro factor importante es la alta heterogeneidad en composición de especies que presenta los bosques tropicales (Guariguata y Kattan 2002, Obando 2007). Sin embargo, a manera de recomendación, si ambos métodos (MP y MC) se ampliara el esfuerzo de muestreo (50%

de árboles muestreados dentro de la parcela), esto podría probablemente determinar resultados similar al MPa.

En conclusión, los métodos tradicionales aplicados en los bosques templados (MP y MC) no son replicables en bosques tropicales, por la heterogeneidad espacial de las especies y la mayor diversidad por unidad de área que se espera en bosques tropicales (Obando 2007). Además, debido a la baja coincidencia y a que ambos métodos no establece la misma especies esperada para el primer lugar de I.V.I.

## **Bibliografía**

- Allen, P. H. 1956. The rain forest of Golfo Dulce. Stanford University Press. Stanford, California. 417p.
- Bascopé, F. S. & P. Jørgensen. 2005. Caracterización de un bosque montano húmedo: Yungas, La Paz. *Ecología en Bolivia*. 40: 365-379.
- Guariguata, M & G. Kattan. 2002. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 692 p.
- Husch, F., C. I. Miller, T. W. Brees. 1982. *Forest mensuration*. 3 ed. John Wiley & Sons. New York, U.S.A. 402 p.
- IUCN (International Union Conservation of Nature and National Resources). 1988. *A plant Conservation Overview*. Prepared by The Threatened Plant Unit Conservation Monitoring Centre, Kew. 52p.
- Jiménez, Q. 1999. *Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica*. 2 ed.. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica. 163 p.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179pp.
- Martins, F. R. 1993. *Estructura de una Floresta Mesófila Campinas: UNICAMP*. 246 p.
- Moscovich, F. A. & D. A. Brena. 2006. Comprobación de cinco métodos de muestreo forestales en un bosque nativo de *Araucaria angustifolia* Bert. O. Ktze. *Quebracho*. 13: 7-16.
- Návar-Cháidez, J. J. & S. González-Elizondo. 2009. Diversidad, estructura y productividad de bosques templados de Durango, México. *Polibotánica*. 27: 71-87.
- Obando, V. A. 2007. *Biodiversidad de Costa Rica en cifras*. 1 ed. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica. 26 p.
- Pittl, K., G. Innerebner, W. Wolfgang & H. Insam. 2009. Microbial communities of arboreal and ground soils in the Esquinas rainforest, Costa Rica. *Plant Soil*. (También disponible en línea <http://www.springerlink.com/content/d2527t26404t8x7n/>).
- Valdez, V. T., R. P. Foroughbakhch & G. F. Alinís. 2003. Distribución relictual del bosque mesófilo de montaña en el Noreste de México. *Rev. Ciencia UANL*. 3: 360-365.
- Zamora, N. 1985. El nazareno. *Biocenosis* 2:31-32.



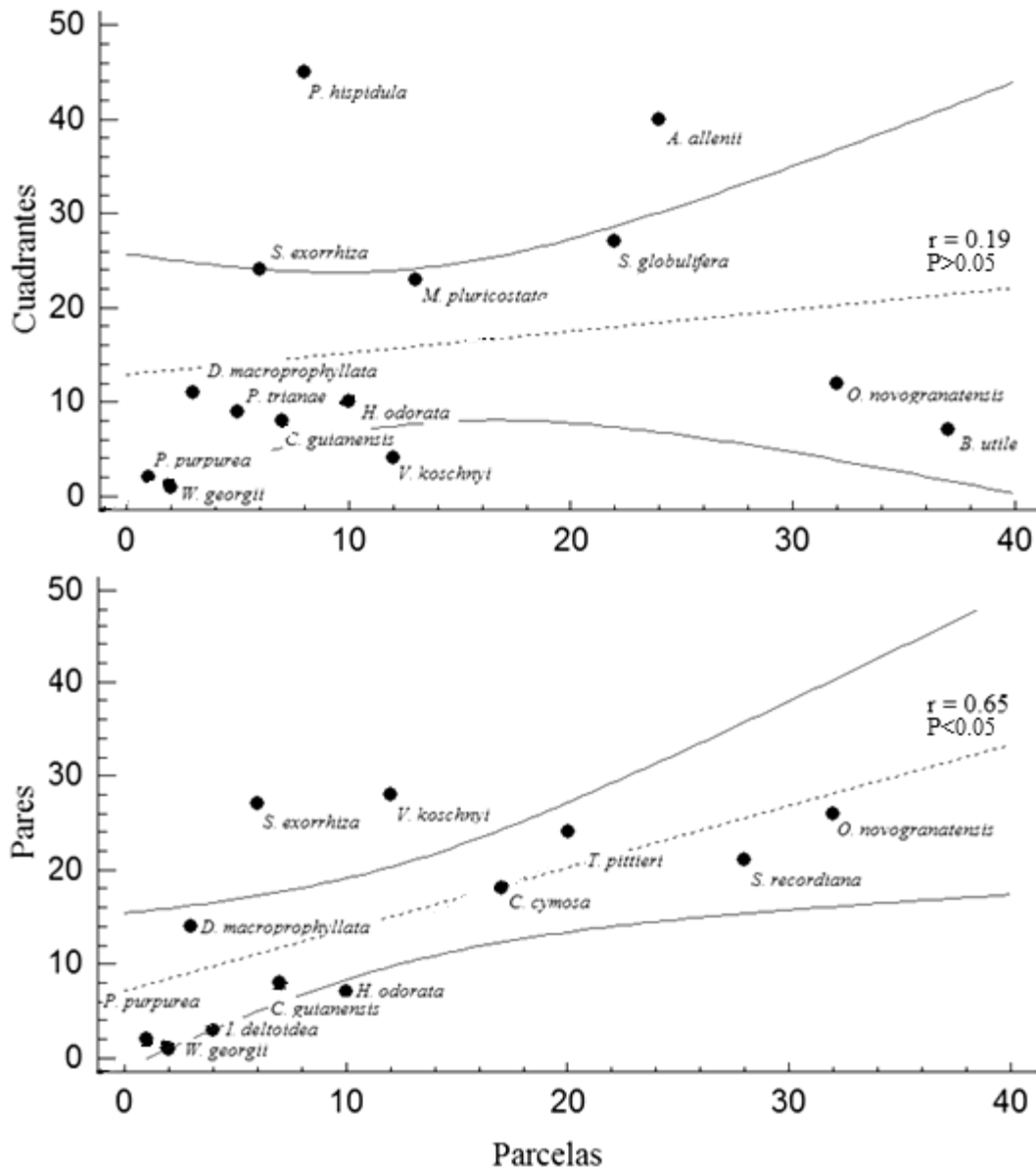


Fig. 1. Correlaciones de Spearman (r) de las posiciones de las especies del Índice de valor de importancia (I.V.I.), de acuerdo a los métodos de pares y cuadrantes en comparación al método parcela. Línea discontinua: Correlación de Spearman; Líneas continuas: Límites de confianza al 95%.

Cuadro 1. Índice de valor de importancia (I.V.I.) mediante el método de pares, en el bosque La Gamba (AR: Abundancia relativa; DR: Dominancia relativa; FR: Frecuencia relativa)

Especie	AR	DR	FR	%I.V.I.
<i>Welfia georgii</i>	20.69	11.84	21.05	17.86
<i>Peltogyne purpurea</i>	3.45	33.20	3.51	13.39
<i>Iriartea deltoidea</i>	8.62	2.04	8.77	6.48
<i>Tetragastris panamensis</i>	3.45	5.68	3.51	4.21
<i>Vochysia allenii</i>	5.17	1.98	5.26	4.14
<i>Pouteria laevigata</i>	3.45	5.35	3.51	4.10
<i>Henriettea odorata</i>	5.17	1.53	5.26	3.99
<i>Carapa guianensis</i>	3.45	3.38	3.51	3.44
<i>Copaifera camibar</i>	1.72	5.93	1.75	3.14
<i>Humiriastrum diguense</i>	1.72	5.66	1.75	3.05
<i>Naucleopsis ulei</i>	3.45	1.98	3.51	2.98
<i>Talisia nervosa</i>	3.45	1.37	3.51	2.78
<i>Protium sp.</i>	3.45	1.05	3.51	2.67
<i>Dussia macrophyllata</i>	1.72	3.67	1.75	2.38
<i>Rinorea hummelii</i>	3.45	0.97	1.75	2.06
<i>Guatteria amplifolia</i>	1.72	2.13	1.75	1.87
<i>Rinorea sp.</i>	1.72	1.99	1.75	1.82
<i>Cordia cymosa</i>	1.72	1.56	1.75	1.68
<i>Tovomita longifolia</i>	1.72	1.01	1.75	1.50
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	1.72	0.98	1.75	1.49
<i>Sterculia recordiana</i>	1.72	0.97	1.75	1.48
No Indentificada	1.72	0.95	1.75	1.48
<i>Trichilia sp.</i>	1.72	0.89	1.75	1.46
<i>Tocoyena pittieri</i>	1.72	0.81	1.75	1.43
<i>Virola macrocarpa</i>	1.72	0.61	1.75	1.36
<i>Otoba novogranatensis</i>	1.72	0.58	1.75	1.35
<i>Socratea exorrhiza</i>	1.72	0.51	1.75	1.33
<i>Virola koschnyi</i>	1.72	0.41	1.75	1.30
<i>Ardisia sp.</i>	1.72	0.35	1.75	1.28
<i>Vochysia ferruginea</i>	1.72	0.32	1.75	1.27
<i>Lozania sp.</i>	1.72	0.29	1.75	1.26

Cuadro 2. Índice de valor de importancia (I.V.I.) mediante el método de cuadrantes, en el bosque La Gamba (AR: Abundancia relativa; DR: Dominancia relativa; FR: Frecuencia relativa)

Especie	AR	DR	FR	%I.V.I.
<i>Welfia georgii</i>	19.30	15.12	15.24	16.55
<i>Vochysia allenii</i>	4.39	8.91	3.81	5.70
<i>Vochysia ferruginea</i>	2.63	8.93	2.86	4.81
<i>Virola koschnyi</i>	3.51	7.92	2.86	4.76
<i>Iriartea deltoniana</i>	4.39	1.95	4.76	3.70
<i>Dendropanax arboreus</i>	3.51	3.29	3.81	3.54
<i>Brosimum utile</i>	2.63	4.08	2.86	3.19
<i>Carapa guianensis</i>	3.51	2.08	3.81	3.13
<i>Pausandra trianae</i>	3.51	1.83	3.81	3.05
<i>Henriettea odorata</i>	3.51	1.22	3.81	2.85
<i>Dussia macrophyllata</i>	1.75	4.47	0.95	2.39
<i>Otoba novogranatensis</i>	1.75	1.64	1.90	1.77
<i>Pouteria laevigata</i>	0.88	3.30	0.95	1.71
<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>	0.88	3.12	0.95	1.65
<i>Guarea grandifolia</i>	1.75	1.26	1.90	1.64
<i>Protium sp.</i>	1.75	1.19	1.90	1.62
<i>Humiliastrum diguense</i>	0.88	3.00	0.95	1.61
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	1.75	1.11	1.90	1.59
<i>Pouteria sp.</i>	1.75	1.09	1.90	1.58
<i>Guatteria amplifolia</i>	1.75	0.97	1.90	1.54
<i>Myrtaceae</i>	1.75	0.81	1.90	1.49
<i>Tovomita longifolia</i>	0.88	2.62	0.95	1.48
<i>Marila pluricostata</i>	1.75	0.78	1.90	1.48
<i>Socratea exorrhiza</i>	1.75	0.72	1.90	1.46
<i>Clusia sp.</i>	0.88	2.49	0.95	1.44
<i>Protium glabrum</i>	0.88	2.44	0.95	1.42
<i>Symphonia globulifera</i>	1.75	0.52	1.90	1.39
<i>Lozania sp.</i>	1.75	0.42	1.90	1.36
<i>Peltogyne purpurea</i>	0.88	1.54	0.95	1.12
<i>Allophylus sp.</i>	0.88	1.50	0.95	1.11

Especie	AR	DR	FR	%I.V.I.
<i>Sloanea sp.</i>	0.88	1.10	0.95	0.98
<i>Inga sp.</i>	0.88	0.71	0.95	0.85
<i>Lauraceae</i>	0.88	0.71	0.95	0.85
<i>No Indentificada</i>	0.88	0.56	0.95	0.80
<i>Quararibea platyphylla</i>	0.88	0.56	0.95	0.80
<i>Swartzia sp.</i>	0.88	0.55	0.95	0.79
<i>Brosimum guianense</i>	0.88	0.54	0.95	0.79
<i>Cynometra retusa</i>	0.88	0.50	0.95	0.78
<i>Hirtella sp.</i>	0.88	0.43	0.95	0.75
<i>Acacia allenii</i>	0.88	0.36	0.95	0.73
<i>Miconia punctata</i>	0.88	0.35	0.95	0.73
<i>Coccoloba standleyana</i>	0.88	0.34	0.95	0.72
<i>Euterpe precatória</i>	0.88	0.32	0.95	0.72
<i>Terminalia sp.</i>	0.88	0.32	0.95	0.72
<i>Perebea hispidula</i>	0.88	0.31	0.95	0.71
<i>Cordia sp.</i>	0.88	0.29	0.95	0.71
<i>Miconia commutata</i>	0.88	0.27	0.95	0.70
<i>Nectandra umbrosa</i>	0.88	0.27	0.95	0.70
<i>Erythrosylum macrophyllum</i>	0.88	0.26	0.95	0.70
<i>Rinorea hummelii</i>	0.88	0.22	0.95	0.68
<i>Perrotetia sp.</i>	0.88	0.20	0.95	0.68
<i>Micropholis meloniana</i>	0.88	0.20	0.95	0.68
<i>Posoqueria latifolia</i>	0.88	0.17	0.95	0.67
<i>Samanea saman</i>	0.88	0.16	0.95	0.66
Total	100	100	100	100

Cuadro 3. Índice de valor de importancia (I.V.I.) mediante el método de parcela, en el bosque La Gamba (AR: Abundancia relativa; DR: Dominancia relativa; FR: Frecuencia relativa)

Especie	AR	DR	FR	%I.V.I.
<i>Peltogyne purpurea</i>	1.46	34.99	2.19	12.88
<i>Welfia georgii</i>	10.96	10.29	14.98	12.08
<i>Dussia macrophyllata</i>	5.17	3.98	5.77	4.97
<i>Iriartea deltoidea</i>	6.90	1.85	3.85	4.20
<i>Pausandra trianae</i>	5.17	1.61	5.77	4.19
<i>Socratea exorrhiza</i>	5.17	1.39	3.85	3.47
<i>Carapa guianensis</i>	3.45	2.64	3.85	3.31
<i>Perebea hispidula</i>	5.17	0.52	3.85	3.18
<i>Ficus tonduzi</i>	1.72	4.46	1.92	2.70
<i>Henriettea odorata</i>	3.45	0.80	3.85	2.70
<i>Duroia costaricense</i>	3.45	0.25	3.85	2.51
<i>Virola koschnyi</i>	1.72	3.79	1.92	2.48
<i>Marila pluricostata</i>	1.72	3.18	1.92	2.27
<i>Virola sp.</i>	1.72	2.94	1.92	2.20
<i>Cordia lucidula</i>	1.72	2.92	1.92	2.19
<i>Pterocarpus af. hayesi</i>	1.72	2.59	1.92	2.08
<i>Cordia cymosa</i>	1.72	2.20	1.92	1.95
<i>Pouroma bicolor</i>	1.72	2.01	1.92	1.89
<i>Asterogyne martiana</i>	3.45	0.27	1.92	1.88
<i>Tocoyena pittieri</i>	1.72	1.29	1.92	1.65
<i>Protium aracouchini</i>	1.72	1.26	1.92	1.64
<i>Symphonia globulifera</i>	1.72	1.03	1.92	1.56
<i>Inga sp</i>	1.72	0.58	1.92	1.41
<i>Acacia alleni</i>	1.72	0.48	1.92	1.38
<i>Henriettea tuberculosa</i>	1.72	0.36	1.92	1.34
<i>Protium sp.</i>	1.72	0.31	1.92	1.32
<i>Brosimum lactescens</i>	1.72	0.31	1.92	1.32
<i>Sterculia recordiana</i>	1.72	0.30	1.92	1.32
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	1.72	0.24	1.92	1.30
<i>Lozania pittieri</i>	1.72	0.24	1.92	1.30

Especie	AR	DR	FR	%I.V.I.
<i>Pouteria lecythidicarpa</i>	1.72	0.20	1.92	1.28
<i>Otoba novogranatensis</i>	1.72	0.17	1.92	1.27
<i>Parathesis acostensis</i>	1.72	0.15	1.92	1.27
<i>Ardisia dodgei</i>	1.72	0.14	1.92	1.26
<i>Brosimum alicastrum</i>	1.72	0.13	1.92	1.26
<i>Posoqueria coriacea</i>	1.72	0.13	1.92	1.26
<i>Brosimum utile</i>	1.72	0.11	1.92	1.25
<i>Ocotea sp.</i>	1.72	0.11	1.92	1.25
<i>Psychotria alata</i>	1.72	0.11	1.92	1.25
Total	100	100	100	100

Cuadro 4. Especies compartidas con el método de parcela para los métodos de cuadrantes y pares.

Especie en común	Parcelas		
	permanentes	Cuadrantes	Pares
<i>Peltogyne purpurea</i>	x	x	x
<i>Welfia georgii</i>	x	x	x
<i>Dussia macrophyll</i>	x	x	x
<i>Iriartea deltoidea</i>	x	----	x
<i>Pausandra trianae</i>	x	x	----
<i>Socratea exorrhiza</i>	x	x	x
<i>Carapa guianensis</i>	x	x	x
<i>Perebea hispidula</i>	x	x	----
<i>Henriettea odorata</i>	x	x	x
<i>Virola koschnyi</i>	x	x	x
<i>Marila pluricostata</i>	x	x	----
<i>Cordia cymosa</i>	x	----	x
<i>Tocoyena pittieri</i>	x	----	x
<i>Symphonia globulifer</i>	x	x	----
<i>Acacia alleni</i>	x	x	----
<i>Sterculia recordiana</i>	x	----	x
<i>Otoba novogranatensi</i>	x	x	x
<i>Brosimum utile</i>	x	x	----

## Comparación de tres métodos de estimación de las condiciones lumínicas del sotobosque

Carolina Méndez-Vásquez

Coordinador: Roberto Cordero

Las condiciones lumínicas afectan la dinámica de los ecosistemas y la precisión al medirlas es importante para entender estas dinámicas. Se estimaron las condiciones lumínicas en el bosque de La Gamba con fotografías hemisféricas, densiómetros y radiómetros para averiguar la semejanza en sus estimaciones. Se midieron los factores directo (FDS), indirecto (FIS) y global de sitio, (FGS), la radiación total (RT) y el índice de área foliar (IAF) con fotografías hemisféricas, se midió el porcentaje de cobertura de dosel con un densiómetro y la radiación lumínica (RFA) con un radiómetro. Se obtuvo una relación alta entre FDS y FIS con FGS y la RT debajo del dosel. Los valores de los densiómetros estuvieron relacionados con los de las fotografías hemisféricas y con los radiómetros, así como los de las fotografías estuvieron relacionados con los de los radiómetros aunque fue muy baja. Los datos de los radiómetros mostraron una alta variación, por lo que no hubo precisión. Entre los densiómetros y las fotografías hemisféricas no queda claro cual es más confiable, ya que en ambos hay errores debido a la variabilidad en la estructura del dosel, y por los diferentes criterios usados en las mediciones que alteran la información obtenida.

**Palabras claves.** Fotografías hemisférica, índice de área foliar, radiación, densiómetro, radiómetro.

La radiación disponible en los bosques influye en numerosos procesos fisiológicos, morfogenéticos y reproductivos de plantas y animales que habitan ese lugar, y por ello afecta de forma muy significativa el funcionamiento del ecosistema (Acevedo *et al.* 2003; Valladares 2006). La estructura del dosel es un principal determinante de las condiciones lumínicas y del ambiente del sotobosque (Guevara *et al.* 2005). Entre los diferentes bosques tropicales y a lo largo de los gradientes climáticos estas condiciones de luz pueden variar mucho a lo largo del tiempo y pueden resultar difíciles de determinar (Engelbrecht y Herz 2001).

Generar esta información sobre las condiciones lumínicas en las diferentes partes del bosque puede ser muy importante para la gestión de ecosistemas forestales y para su conservación (Guevara *et al.* 2005). Entre los métodos más conocidos para generar este tipo de información, son aquellos de presupuesto bajo, de fácil manipulación y transporte hacia al campo, como lo son los densiómetros, que miden la cobertura boscosa en un punto dado de manera muy sencilla (Englund *et al.* 2000), también se encuentran los radiómetros, que permiten determinar la cantidad de radiación lumínica que llega al sotobosque. Otro método para determinar las condiciones lumínicas del bosque es utilizando fotografías hemisféricas, y aunque presentan un costo mucho más elevado que los métodos anteriores y su manipulación es más difícil en el campo, es una herramienta que proporciona mucho más información y es funcional en un ámbito grande de climas y ambientes (Engelbrecht y Herz 2001). Además, en los últimos años el uso de esta herramienta ha aumentado de forma considerable en diversas aplicaciones relacionadas con la cubierta vegetal y condiciones lumínicas de los bosques, ya que ofrecen buenas posibilidades de información frente a métodos tradicionales (Martínez *et al.* 2006).

Muchas veces los métodos más precisos suelen ser los más caros y los que requieren de mucho tiempo en el campo, por lo que no son los más adecuados para la mayoría de los propósitos forestales (Jennings *et al.* 1999). Por esto, es importante cuestionarse sobre cuáles métodos son los más adecuados para utilizar en el campo y obtener la información de las condiciones lumínicas, si los más accesibles en cuanto a

tiempo y dinero o los que son menos accesibles, o si estos podrían proporcionar datos de igual importancia. Además, se debe tener en cuenta la precisión que tienen al obtener esta información y la variación que podría darse al utilizar estas diferentes herramientas. También se debería considerar si son igual de eficientes para no incurrir en errores de información.

Por esta razón, los objetivos del trabajo fueron caracterizar las condiciones lumínicas en una parcela forestal mediante fotografías hemisféricas, comparar esta información con la obtenida de los densiómetros y los radiómetros y comprobar si estos últimos métodos podrían reemplazar el método de fotografías hemisféricas a través de una buena aproximación de la cuantificación de este tipo de ambiente. Además, el estudio resultaría en un mapa tridimensional de las condiciones de luz del sotobosque de la parcela forestal.

### **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó entre los días 26, 27 y 28 de Enero del 2010 en la parcela forestal ubicada en La Gamba, dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVSG). Esta parcela mide una hectárea y está subdividida en cuadrículas de 5 x 5 m (Esquivel 2008). Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge es considerado como Bosque Tropical Húmedo (Solano y Villalobos 2001). Esta zona presenta una precipitación que va desde los 3000 mm al nivel del mar hasta los 5000 mm en las filas montañosas más altas del RNVSG. Su temperatura anual promedio es de 29°C con una humedad relativa permanentemente alta de 81 a 91% (Maldonado 2005).

Se usaron en total 59 puntos dentro de la parcela forestal para determinar las condiciones lumínicas del sotobosque (Fig.1). En el campo se tomaron tres fotos hemisféricas cada 10 m dentro de la parcela y en otra pequeña área de 40 m x 40 m muy cerca de la parcela. Se tomaron datos del porcentaje de la cobertura boscosa en ese mismo punto mediante dos densiómetros esféricos (Modelo A) y se midió la radiación lumínica, es decir, la radiación fotosintéticamente activa (RFA), con dos radiómetros (Modelo BQM) por punto. Durante los tres días los densiómetros y los radiómetros fueron utilizados por diferentes personas en los 3 grupos seleccionados para el trabajo de campo.

Las fotos hemisféricas se tomaron en horas de la mañana y al finalizar la tarde, esto para que la iluminación del cielo fuera lo más homogénea posible y tuvieran un buen contraste con el dosel. Las imágenes se procesaron usando el software Hemiview 2.1 SR4 (Delta-T Devices Ltd. 1998), donde las fotografías se convirtieron en imágenes binarias (blancos y negros puros) para su análisis. Para determinar las condiciones lumínicas mediante las fotografías hemisféricas se estimó de cada imagen el factor directo de sitio (FDS), el factor indirecto de sitio (FIS), el factor global de sitio (FGS) que entra al sotobosque, también se calculó la radiación total debajo del dosel (RT) y el índice de área foliar (IAF).

Se obtuvieron los promedios y desviaciones estándar para cada una de las variables analizadas, y así establecer las condiciones lumínicas de la parcela. Se realizaron correlaciones de Pearson usando el paquete estadístico Systat 8.0 con los datos de las condiciones lumínicas obtenidas, y así probar si existía una relación entre las variables. Además se usaron regresiones con la radiación total debajo del dosel, la radiación lumínica y el porcentaje de cobertura para comparar si las medidas tomadas con los densiómetros, los radiómetros y las fotografías hemisféricas eran igualmente eficientes. Por último se realizó un perfil dimensional en la mitad de la parcela usando los



datos del índice de área foliar y la radiación global obtenidos de las imágenes hemisféricas.

## Resultados

En la parcela analizada el porcentaje de cobertura promedio obtenido de los densiómetros fue de  $89.2 \pm 3.61\%$  y el promedio de la radiación lumínica (RFA) total resultante de los radiómetros fue de  $6.76 \pm 5.56 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . El porcentaje promedio del factor global de sitio  $0.13 \pm 0.06\%$  y el porcentaje promedio del factor directo  $0.13 \pm 0.07\%$  fueron iguales ( $r^2=0.99$ ; g.l.=58;  $P<0.05$ ), incluso el porcentaje del factor indirecto de sitio resultó ser muy similar a estas variables teniendo un promedio de  $0.11 \pm 0.05\%$  ( $r^2=0.91$ ; g.l.=58;  $P<0.05$ ). La radiación total debajo del dosel obtenida a partir de las fotos hemisféricas obtuvo un promedio de  $2907,97 \pm 1427.16 \text{ mol.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$  y también se obtuvo un índice de área foliar promedio de  $3.02 \pm 0.80$ . La variabilidad de estos promedios resultó ser similar en la mayoría de las variables, excepto para la radiación lumínica obtenida a partir de los radiómetros que presentó un coeficiente de variación de 82.20% en sus datos y para el porcentaje de cobertura que mostró apenas un 4.05% del coeficiente de variación.

Las correlaciones de Pearson demostraron que las variables lumínicas más relacionadas con la radiación total fueron el factor directo de sitio (FDS) ( $r = 0.99$ ,  $p < 0.05$ ), el factor indirecto de sitio (FIS) ( $r = 0.95$ ,  $p < 0.05$ ) y el factor global de sitio (FGS) ( $r = 0.99$ ,  $p < 0.05$ ), entre mayor radiación total, mayor será la proporción de radiación directa, difusa y global en el sotobosque. El FGS también tiene un efecto en el FDS ( $r = 0.99$ ;  $p < 0.05$ ) y en FIS ( $r = 0.95$ ;  $p < 0.05$ ), por lo que ambas variables aumentarán conforme aumente el factor global del sitio (Fig.2 y Fig.3). El porcentaje de cobertura tiene un efecto inverso en la radiación total bajo el dosel ( $r = -0.50$ ,  $p < 0.05$ , Fig. 4), entre mayor porcentaje de cobertura de dosel, la radiación total que llegue al sotobosque será menor. No se observó algún efecto significativo en alguna de las variables en el índice de área foliar (Cuadro 1), excepto con el factor indirecto de sitio que mostró un efecto inverso muy bajo ( $r = -0.30$ ,  $p < 0.05$ ).

La información que proporcionaron los densiómetros manifestaron una relación inversa con la radiación lumínica proporcionada por los radiómetros ( $r = -0.62$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig. 5). Cuando se comparó la radiación total conseguida de las imágenes con la radiación del radiómetro, la relación resultó ser muy baja ( $r = 0.26$ ,  $p < 0.05$ ). Por último el perfil dimensional realizado demostró que en puntos de la parcela donde el índice de área foliar era muy elevado, el factor global de sitio que llegaba a ese sitio era muy escaso (Fig. 6).

## Discusión

La radiación en condiciones naturales puede ser muy variable, así como todos sus factores, y es la propia vegetación, en general, una de las principales causas de esta situación (Valladares 2006). Una constante variación del dosel podría influir de manera importante en las mediciones de las condiciones lumínicas que llegan al sotobosque (Guevara *et al.* 2005). Esto podría explicar la mayoría de la variabilidad que se dio en los datos, sin embargo, para la radiación lumínica resultante de los radiómetros, su variabilidad fue tan alta que debieron existir otros factores que no se tomaron en cuenta y que afectaron de cierto modo la fidelidad de la información obtenida. Un posible factor se halla en que las mediciones de la radiación fotosintéticamente activa no deberían realizarse de manera puntual porque la luz y el dosel son muy variables, y para lograr ver todas esas variaciones se debería medir esta radiación durante todo un día (Valladares 2006).

La radiación global es una proporción de la radiación total que se encuentra en el sotobosque comparada con la radiación que llega fuera del bosque, es decir, incluye la información de la radiación directa y de la radiación indirecta, es por esta razón que se presentó una alta relación entre ellos (Canham *et al.* 1990; Engelbrecht y Herz 2001). Además se relacionaron fuertemente con la radiación total bajo el dosel porque éste es un dato acumulado total de la radiación que llega al sotobosque en todo un año, entonces incluye la radiación directa proveniente del sol, la radiación indirecta que logra atravesar el dosel y la suma de estas que sería la radiación global (Rich *et al.* 1998).

La radiación medida en cierto punto del sotobosque se rige principalmente por la cantidad de radiación directa e indirecta que llegan al ecosistema, las cuales son ricas en longitudes de onda más efectivas para la fotosíntesis (García y Rodríguez 2008). Estas condiciones podrían verse afectadas por la forma que tenga el dosel, y el acceso de la radiación directa que llega hasta el sotobosque depende de la localización de las aperturas del dosel y de su tamaño (Valladares 2006). Es por ello que entre menos cobertura de dosel, mayor será la radiación fotosintéticamente activa que llegue al sotobosque, lo que se comprobó con los resultados obtenidos.

El índice de área foliar está definido como la cobertura foliar que existe en una porción de suelo (Bréda 2003), por lo que era de esperarse que se relacionara con el porcentaje de cobertura obtenida de los densiómetros, sin embargo esta situación no ocurrió, incluso este índice tampoco estuvo relacionado con los datos de los radiómetros y obtuvo poca relación con el factor indirecto de sitio obtenido de las fotografías hemisféricas. Esta situación puede deberse a que los datos del radiómetro dan una medida de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en  $\mu\text{moles}$ , instantánea (Jennings *et al.* 1999), y se ven afectados por la hora del día y la época del año. En cambio, el índice de área foliar (IAF) es calculado considerando todo el dosel sobre ese punto (Rich *et al.* 1998), por esto aumentaría la probabilidad de que sus datos no coincidieran al ser comparados. Además, en el trabajo de campo, cada valor de la RFA entre ellos fue tomado a diferente tiempo del día, lo que podría aumentar su propia variación y verse reflejada en los resultados con una poca relación entre ellos.

Esta claro que los valores del IAF varían entre ecosistemas e incluso pueden variar dentro de cada uno ellos debido a muchos factores (Mass *et al.* 1995; Engelbrecht y Herz 2001). En los ecosistemas tropicales los índices de área foliar se han establecido sólo pocas veces, a diferencia de lo que ocurre en los bosques templados, donde sí existe una buena documentación de estos índices (Mass *et al.* 1995).

Si comparamos los datos obtenidos de IAF con otro tipo de bosque, por ejemplo con un bosque seco, los valores son similares. Incluso para un bosque seco de México en el tiempo máximo de lluvias el IAF fue de 3.3 (Mass *et al.* 1995), siendo éste mayor al obtenido de 3.02, aún cuando se dice que en bosques secos estos índices deberían ser bajos comparados a un bosque húmedo debido a la menor cobertura de dosel que poseen en general.

Esta situación es muy difícil de explicar, sin embargo es importante mencionar que para el análisis de las fotografías hemisféricas, éstas se efectuaron con un campo de visión de solamente 150 grados, donde lo normal es de 180 grados (Rich *et al.* 1998). Esto debido a un error en la toma de las fotos en el campo. Fueron aproximadamente 1.5 cm del campo de visión de la cámara que no se tomaron en cuenta para el análisis de las fotografías hemisféricas y esta zona no considerada generalmente suele ser la más cercana al suelo, por lo que tiende a ser más oscura (Rich *et al.* 1998). Los valores en general pudieron verse influenciados por esos errores, principalmente los datos del IAF y

podría explicar estos valores obtenidos tan bajos para un bosque tropical húmedo y su parecido con un bosque seco en época lluviosa.

Si se demostró similitud de eficiencia entre las imágenes hemisféricas y los densiómetros, sin embargo no resultó ser tan alta, y esto porque aunque los densiómetros proporcionan una ventaja ante las fotografías hemisféricas por su fácil manejo y presentar costos bajos, la eficiencia de los densiómetros también está relacionada con la experiencia previa que se tenga para alcanzar una alta precisión al ser usado y un mejor criterio para obtener datos más confiables (Englund *et al.* 2000). Puesto que en el transcurso del muestreo los densiómetros fueron utilizados por diferentes personas y con distintos niveles de experiencia, los resultados pudieron verse afectados y la relación existente con las fotografías hemisféricas haya disminuido, además las diferencias en los puntos de medición pueden provocar variaciones significativas entre los medidores, aunque en los resultados obtenidos no se demostró una alta variabilidad en los datos de los densiómetros.

Una manera que podría corregir esta situación sería aumentar el número de mediciones en el campo para lograr una mayor relación con la información que proporcionan las fotografías hemisféricas. Las diferencias entre estos métodos no sólo pueden ser debido por los densiómetros, ya que en las fotografías hemisféricas también pueden ocurrir errores de medición, y los más comunes se dan en los ajustes de exposición de la cámara que pueden influir en la estimación de la transmisión de luz y en el índice de área foliar (Zhang, *et al.* 2005). Además en el análisis de las imágenes binarias existieron diferencias de los criterios para lograr una mejor imagen, lo que pudo provocar una variación entre cada persona que trabajó en ellas.

Para los resultados de la relación entre los radiómetros y las fotos hemisféricas, al ser ésta tan baja y presentar una variación tan alta, no hay suficiente confianza en los datos para asegurar esta condición, entonces podría concluirse que no hay una similitud de eficiencia entre ellos. Esto puede ser porque el radiómetro da los resultados de un punto dado en un tiempo determinado, en cambio en las fotos hemisféricas se muestra una acumulación de la radiación fotosintéticamente activa a lo largo de un año, por lo que las diferencias en los datos son muy altas. Debido a que en el campo la variación es prominente y la información con los radiómetros se ve afectada, entonces, en este caso los datos que proporcionan las fotografías hemisféricas son más confiables que los resultantes de los radiómetros (Guevara 2005), aunque la facilidad de manipulación, los costos bajos y el fácil transporte sean mejores utilizando los radiómetros.

Según Engelbrecht y Herz (2001) las condiciones lumínicas son evaluadas indirectamente con las fotos hemisféricas, en cambio los densiómetros están más correlacionados a medidas directas de luz, lo que puede ser una ventaja usar este método y no las fotos hemisféricas. Sin embargo, no se puede descartar la utilización de las fotografías, ya que diferentes autores concluyen que las cámaras hemisféricas presentan un alto potencial en la estimación de parámetros estructurales frente a otros instrumentos de medición porque permiten discriminar espacialmente los diferentes elementos de la cobertura del dosel (Martínez *et al.* 2006). Además, muchas veces es difícil lograr mediciones directas, por lo que una medición indirecta como las fotos hemisféricas puede proporcionar una estimación muy cercana de esas condiciones lumínicas de los bosques tropicales (Guevara 2005; Martínez *et al.* 2006).

## Agradecimientos

A todos los compañeros del curso que ayudaron en la toma de datos, y especialmente a mis compañeros de grupo, Junior, Karla, Adriana y Juan por la gran ayuda brindada en la preparación de la presentación. Además quisiera darle las gracias al profesor Roberto Cordero por la ayuda con la parte estadística y en la preparación del trabajo.

## Bibliografía

- Acevedo, M., M. Ataroff, S. Monteleone y C. Estrada. 2003. Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *INCI* 28:394-403.
- Canham, C., J. Denslow, W. Platt, J. Runkle, T. Spies y P. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20:620-631.
- Bréda, N. 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany* 54:2403-2417.
- Delta-T Devices Ltd. 1998. Delta-T Devices Hemiview 2.1 SR4 Canopy Analysis Software.
- Engelbrecht, B. y H. Herz. 2001. Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in Tropical Forests. *Journal of Tropical Ecology* 17:207-224.
- Englund, S., J. O'Brien y D. Clark. 2000. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research* 30:1995-2005.
- Esquivel, C. 2008. Observaciones de la fenología de los árboles del bosque de Golfito. pp. 64-69. *In: Bolaños, F., E. Chacón y J. Lobo (eds). Curso de Biología de Campo 2008, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.*
- Jennings, S., N. Brown y S. Sheil. 1999. Assessing forest canopies and understory illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72:59-73.
- García J. y D. Rodríguez. 2008. Radiación solar y supervivencia en una plantación de vara de perilla (*Symphoricarpos microphyllus* H.B.K.). *Revista Chapingo* 14:27-31.
- Guevara, A., J. Tellez y E. Gonzales. 2005. Use of digital photography for analysis of canopy closure. *Agroforestry Systems* 65:175-185.
- Maldonado T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. pp. 18-19. *In: Lobo, G. y Bolaños F (eds). Historia Narutal de Golfito Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.*
- Martínez B., F. Camacho y F. García. 2006. Estimación de parámetros biofísicos de vegetación utilizando el método de la cámara hemisférica. *Revista de Teledetección* 26: 5-17.
- Mass, J. M., J. M. Vose, W. T. Swank y A. Martinez-Yrizar. 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* 74:171-180.
- Rich, P., J. Wood, D. Vieglais, K. Burek y N. Webb. 1998. HemiView Manual Revision Number: 2.1. Delta-T Devices, Ltd.
- Solano J. & R. Villalobos. 2001. Aspectos fisiográficos aplicados a un bosquejo de regionalización geográfico climático de Costa Rica. *Tropical Meteorology Oceanography* 8:26-39.
- Valladares, F. 2006. La disponibilidad de luz bajo el dosel de los bosques y matorrales ibéricos estimada mediante fotografía hemisférica. *Ecología* 20:11-30.
- Zhang, Y., J. Chen y J. Miller. 2005. Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation. *Agricultural and Forest Meteorology* 133:166-181.

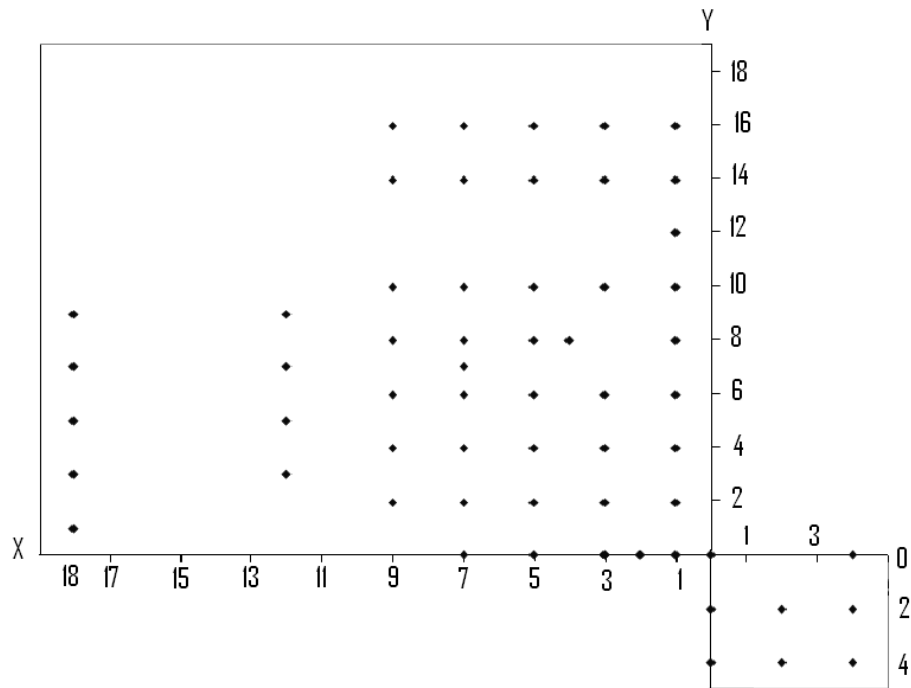


Fig.1. Mapa de los puntos donde se obtuvieron los datos de las fotos hemisféricas, los densiómetros y los radiómetros dentro de la parcela forestal de Golfito.

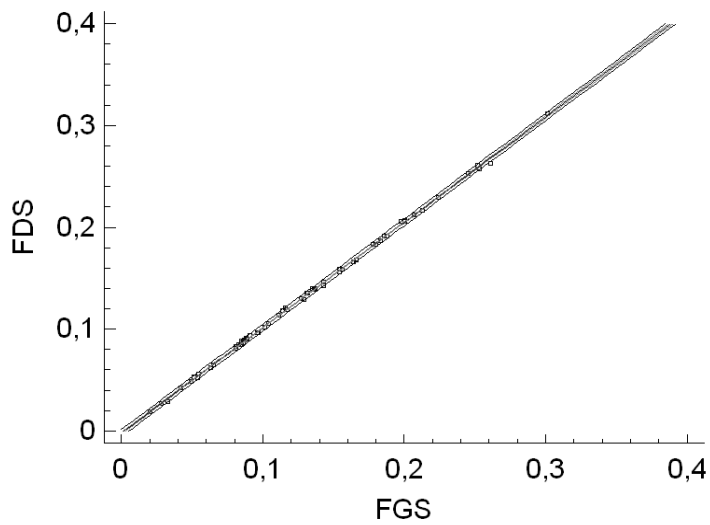


Fig. 2. Relación entre el porcentaje promedio del factor global de sitio (FGS) y el factor directo de sitio (FDS) que llegan al sotobosque ( $r^2=0.99$ ; g.l.=58;  $P<0.05$ ).

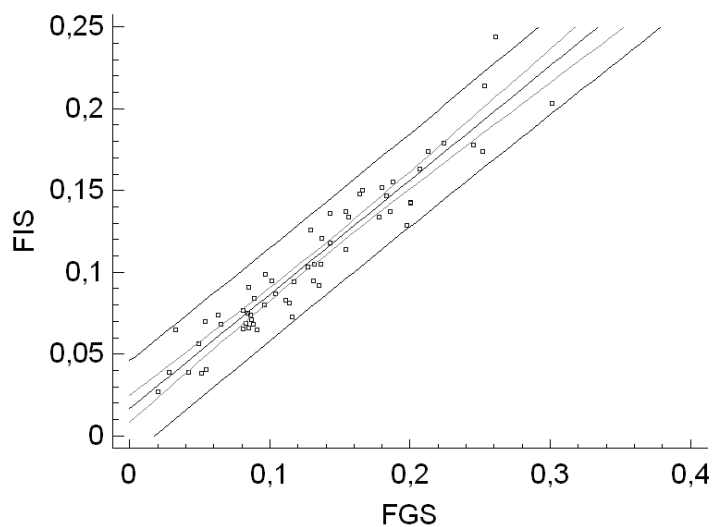


Fig. 3. Relación entre el facto global de sitio (FGS) y el factor indirecto de sitio que llegan al sotobosque ( $r^2=0.91$ ; g.l.=58;  $P<0.05$ ).

Cuadro 1. Correlación de Pearson para comprobar la relación que existe entre el índice de área foliar y las demás condiciones lumínicas analizadas.

Índice de área foliar vs.	Correlación (r)	P
Factor indirecto de sitio	-0,30	0,02*
Factor directo de sitio	-0,19	0,12
Factor global de sitio	-0,20	0,11
Radiación total ( $\text{molm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ )	-0,20	0,11
%Cobertura (Densiometro)	-0,04	0,71
Radiación lumínica (RFA) ( $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	-0,02	0,84

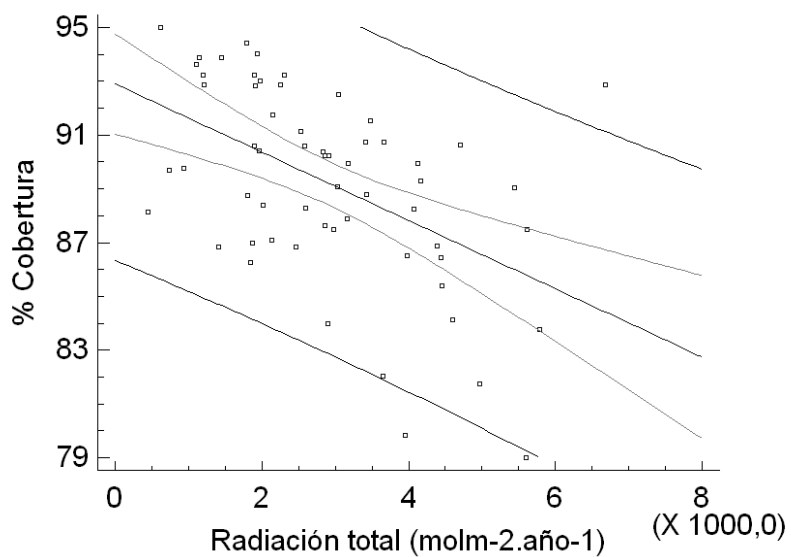


Fig.4. Relación entre la información del porcentaje de cobertura del dosel que proporciona el densiómetro y la radiación total que llega al sotobosque proveniente de las imágenes hemisféricas ( $r^2=25.17$ ; g.l.=58;  $p<0.05$ ).

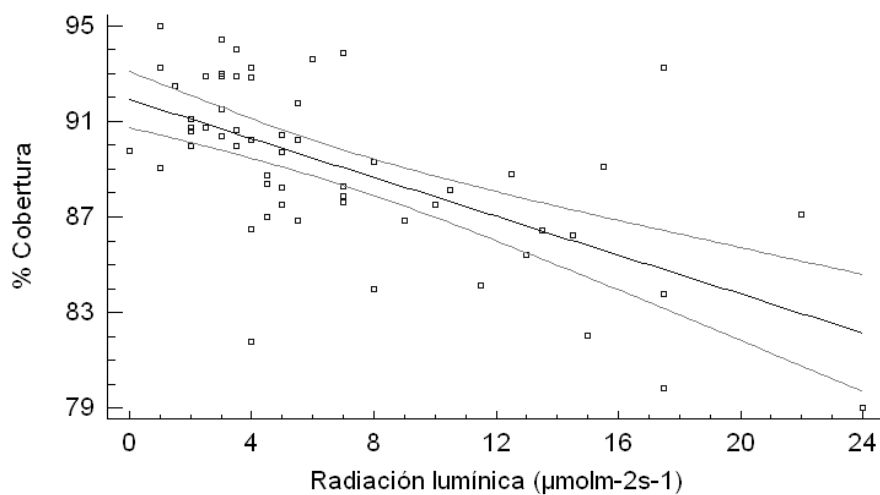


Fig.5. Relación entre la información de la radiación lumínica (RFA) que es obtenida del radiómetro y el porcentaje de cobertura de dosel proporcionado por el densiómetro ( $r^2=39.36$ ; g.l.=58;  $p<0.05$ ).

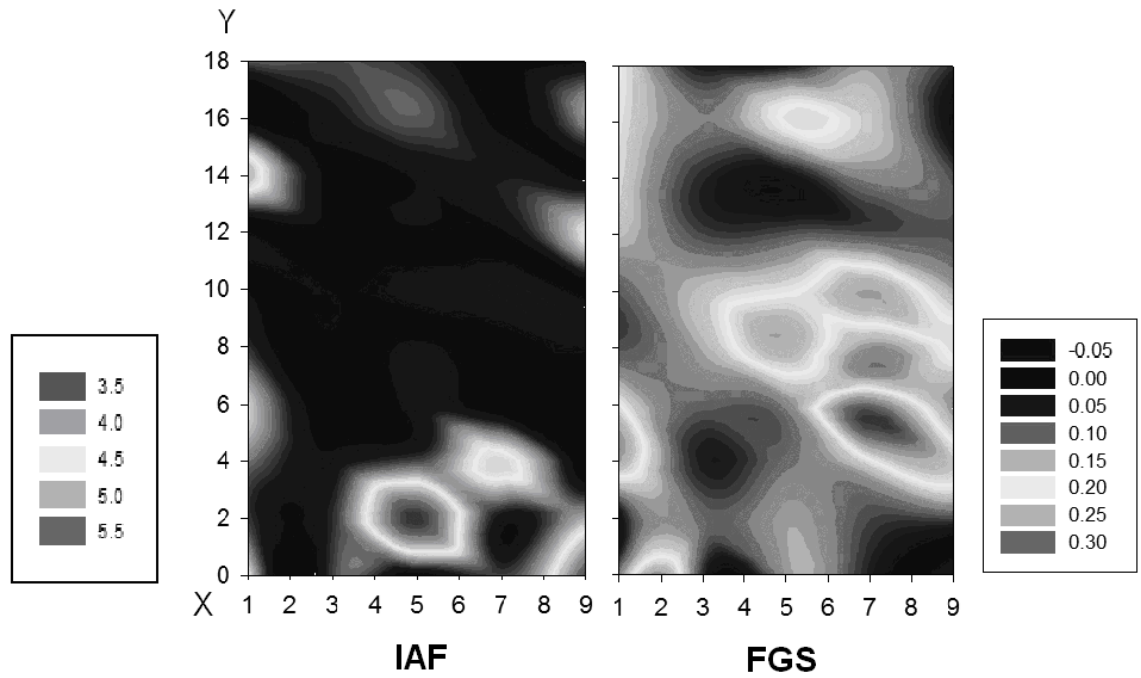


Fig.6. Perfil dimensional de la mitad de parcela forestal usando los datos del índice de área foliar (IAF) y la radiación global del sitio. (FGS).



## Composición del zooplancton según diferentes métodos de muestreo en las estaciones de Llano Bonito y Punta Mala

Priscilla Alpizar

Coordinador: Álvaro Morales

Se realizaron arrastres horizontales en dos sitios de Golfito (Llano Bonito y Punta Mala) con dos tamaños distintos de poro de red. Además, se realizaron dos arrastres verticales en Punta Mala con los mismos tamaños de poro de red. Se colectaron y cuantificaron los individuos del zooplancton y se realizó una comparación de la composición zooplanctónica según el sitio de muestreo y la metodología utilizada. Ésta resultó diferente entre sitios, tamaños de poro y tipos de arrastre. La diferencia entre sitios se puede relacionar con la cercanía al manglar y la cantidad de nutrimentos presentes en cada uno. Las corrientes que se crean en la red de menor poro y la capacidad de nado de las especies explica las diferencias entre la composición zooplanctónica según el tamaño de poro. Los tipos de arrastre (horizontal y vertical) llevan a muestrear organismos muy diferentes por su distribución diferencial del zooplancton en la columna de agua. Finalmente se determinó que hay presencia del fenómeno de El Niño en Golfo Dulce.

**Palabras claves:** zooplancton, arrastre horizontal, arrastre vertical, Golfito, poro de red

El plancton comprende a todos los organismos que están suspendidos en la región pelágica y se movilizan junto con las corrientes de agua. La parte animal de éste se conoce como zooplancton y se divide en dos tipos. Aquellos que pasan todo su ciclo de vida en la región pelágica son parte del holozooplancton; mientras que los que sólo viven en la columna de agua durante los estadios larvales, conforman el merozooplancton (Brusca y Brusca 2003). La principal importancia del zooplancton radica en que participa en la transferencia de energía de los productores primarios a los niveles tróficos superiores (Cushing 1995). Además de que ha sido utilizado como indicador de la calidad y contaminación del agua (Pantaleón-López *et al.* 2005).

Las necesidades del zooplancton difieren según los distintos componentes y estadios (Odate y Maita 1988). Esto se relaciona con los cambios en la composición del zooplancton según el sitio de muestreo. Las zonas costeras tienen una mayor entrada de nutrimentos que las zonas oceánicas, principalmente por la cercanía a los manglares y las desembocaduras de los ríos, y esto podría repercutir en la composición del zooplancton (Morales com. pers.).

Existen una serie de cuestiones metodológicas importantes que se deben considerar cuando se trabaja con zooplancton. Debido a la distribución diferencial de los organismos que componen el zooplancton, el tipo de arrastre realizado (horizontal, vertical o transversal) va a tener un papel importante en determinar qué organismos son muestreados. Además, la gran cantidad de estadios y tamaños (desde 0,2  $\mu\text{m}$  hasta 2 mm) presentes en el zooplancton (Morales 2005); causan que no con todos los tipos y tamaños de red, se obtenga la información deseada.

Considerando que la composición de zooplancton varía mucho según el sitio de muestreo y la metodología utilizada, el objetivo principal de este estudio es caracterizar el zooplancton de dos sitios del Golfo Dulce utilizando distintas metodologías. Los objetivos específicos son (1) determinar si existen diferencias en la composición del zooplancton en un sitio cercano a la costa y uno de mar abierto, (2) comparar la composición del zooplancton según dos tamaños de poro de red y dos tipos de arrastre.

## Materiales y métodos

El estudio se realizó en dos sitios de Golfo Dulce del 26 al 28 de enero del 2010. Golfo Dulce se ubica en la zona sur de Costa Rica, en la provincia de Puntarenas, entre los 8°27' y 8°45' N y los 83°07' y 83°30'O. El primer sitio, Llano Bonito, se encuentra en la boca del manglar y el segundo, Punta Mala, en mar abierto (Fig. 1). Todos los muestreos se realizaron durante marea baja y con redes cónicas de 0.49 m de diámetro. Se realizaron dos arrastres horizontales en cada sitio, uno con una red con un tamaño de 200  $\mu\text{m}$  durante 3 min y el otro con una de 500  $\mu\text{m}$  durante 5 min. Todos los arrastres horizontales se hicieron a una velocidad de 1.842 km/h. Además se realizaron dos arrastres verticales en Punta Mala, uno con cada tamaño de poro hasta una profundidad de 25 m.

Los individuos colectados se depositaron en frascos separados por tipo de arrastre, poro de red y sitio; se fijaron en formalina al 4% y se preservaron en alcohol al 70% para su posterior análisis en el laboratorio. Para cada muestra, se tomaron alícuotas de 2 a 5 ml de las muestras de la red de 200  $\mu\text{m}$  hasta obtener al menos 400 individuos y de 10 ml para las de la red de 500  $\mu\text{m}$  hasta cuantificar al menos 100 individuos. Los organismos se identificaron hasta orden o género y se cuantificaron. Además, se estimó la abundancia de individuos/ $\text{m}^3$  (individuos contados x volumen de agua filtrado).

En todos los sitios se cuantificaron ciertos parámetros físicos. Se midió la temperatura y el oxígeno disuelto usando un medidor YSI. Además se calculó la salinidad con un refractómetro y la penetrancia de luz con un disco Secchi.

Los individuos se agruparon en 18 grupos para el análisis (Cuadro 1). Para el análisis de datos se utilizaron los valores de individuos contados corregidos por el esfuerzo de muestreo y se excluyeron aquellos grupos con menos de cuatro individuos. Se realizaron  $\chi^2$  para comparar la composición del zooplancton según el tamaño de poro de red, el tipo de arrastre y el sitio.

## Resultados

Se cuantificaron un total de 8307 individuos de zooplancton. En general, el grupo más abundante fueron los copépodos (Cuadro 1). La composición del zooplancton es diferente según el tamaño de poro de red para los dos tipos de arrastre y los dos sitios (Cuadro 2). La composición zooplanctónica es diferente según el tipo de arrastre utilizado ( $\chi^2=1826.15$ ,  $gl=6$ ,  $p<0.001$ ) y entre los dos sitios ( $\chi^2=363.28$ ,  $gl=6$ ,  $p<0.001$ ).

Además, se observó un patrón reproductivo en ciertos grupos, principalmente en los copépodos (presencia de estadios 3 y 4, individuo de *Candacia* con espermatóforo), ostrácodos (dos de las tres especies encontradas tenían huevos) y quetognatos (más del 90% eran juveniles) (Cuadro 1); sin embargo no se cuantificaron los copépodos ni ostrácodos que presentaron esta tendencia. Se encontraron ciertos organismos que son considerados oceánicos, tales como *Atlanta* (Pteropoda) y los copépodos *Clausocalanus* sp. y *Paracalanus aculeatus*. Los parámetros físicos parecen ser bastante similares durante los tres días (Cuadro 3).

## Discusión

La abundancia de los copépodos en el Golfo Dulce resultó sumamente alta, lo cual concuerda con resultados de estudios anteriores. En éstos, se ha encontrado que la composición zooplanctónica del Golfo Dulce está conformada mayoritariamente por holozooplancton y que los copépodos suelen dominar el sistema (Quesada y Morales 2006). La gran abundancia de copépodos representa un aspecto importante en relación con la disponibilidad de alimento para los organismos carnívoros del zooplancton, puesto

que el zooplancton gelatinoso suele alimentarse principalmente de copépodos (Alvariño 1991).

El tamaño del poro de la red utilizado para muestrear hace que la composición zooplanctónica difiera. La red de 200  $\mu\text{m}$  permite atrapar tanto organismos que son capturados en la red de 500  $\mu\text{m}$ , como algunos más pequeños. Además, el área superficial de filtración también tiene una relación con qué tan efectiva es la red y, como la red de 200  $\mu\text{m}$  tiene mayor superficie de filtración, ésta es más efectiva que la de 500  $\mu\text{m}$  (Calderón 2008). Sin embargo, se pudo observar que algunos organismos fueron capturados en la red con mayor poro y no en la de poros pequeños. Esto sucede porque se crean corrientes en la red de 200  $\mu\text{m}$  y hay obstrucciones de los poros. Estos dos factores junto con el hecho de que, normalmente, organismos más grandes tienen mejores capacidades de nado; causan que los organismos más grandes pueden escapar de las redes de poro menor (Morales com. pers.).

Tal como se mencionó, la composición zooplanctónica varía según el tipo de arrastre utilizado. Esto tiene una relación con la distribución diferencial del zooplancton a diferentes profundidades de la columna de agua, ya que, la temperatura de los estratos es muy cambiante y ésta limita la migración vertical de los diferentes organismos (Fragopoulou y Lykakis 1990). Además, existen otra serie de factores que influyen en la distribución vertical del zooplancton, tales como las migraciones verticales periódicas, la distribución del fitoplancton (fuente de alimento para todo el zooplancton herbívoro) y la ontogenia (Davis y Wiebe 1985). Estos factores, junto con las características biológicas de cada especie (capacidad de nado y alimentación) explican porque las distribuciones verticales cambian según el grupo de estudio (Omori e Ikeda 1984 en Calderón 2008).

Algunos de los grupos estudiados presentan patrones interesantes en relación con su distribución vertical. Los ostrácodos fueron mucho más abundantes al usar el arrastre vertical, ya que, usualmente se encuentran en una profundidad subtermoclina (Longhurst y Pauly 1985 en Quesada y Morales 2006). Un grupo que sólo estuvo presente en los arrastres verticales fueron los cnidarios, los cuales son organismos que viven más profundo en la columna de agua (Morales com. pers.). En los urocordados se pudo ver un fuerte incremento en la abundancia de los arrastres verticales, sin embargo, las apendicularias suelen estar en la superficie (Quesada y Morales 2006). Estas diferencias en la distribución vertical pueden estar relacionadas a la distribución del alimento o a la presencia de algún tipo de parche en la zona muestreada (Morales y Nowaczyk 2006).

Las diferencias encontradas entre los sitios de estudio se relacionan con la ubicación de cada uno y lo que ésta aporta. Llano Bonito, al encontrarse cerca de la costa, se ve influenciado por la desembocadura de los ríos y actividades humanas. Los índices de productividad de las áreas cercanas a la costa pueden ser mayores que aquellos del interior del Golfo Dulce por los fenómenos de regeneración de nutrientes que se dan en estas áreas y los nutrimentos acarreados hacia la desembocadura de los ríos (Brenes y León 1988, Benovic *et al.* 1994, Umaña 1998). Además, las actividades humanas en sitios como manglares pueden causar un aumento en la cantidad de detritus (León-Morales y Vargas 1998, Sponberg y Davis 1998). Estos dos factores se pueden relacionar con mayor cantidad de fitoplancton, o sea, mayor cantidad de alimento para el zooplancton herbívoro.

En este estudio, la mayoría de las larvas encontradas fueron extraídas de Llano Bonito. Esto se relaciona con la cantidad de recurso disponible en el sitio (Morales com. pers.). El patrón reproductivo encontrado en algunos organismos, se puede relacionar con una explosión de recursos en los meses previos al estudio (Morales com. pers.). Los copépodos y ostrácodos encontrados eran especies herbívoras, por lo que, aumentos en

la cantidad de detritus y fitoplancton en las zonas muestreadas, representa un incremento en sus recursos alimenticios. Por otra parte, los quetognatos son organismos carnívoros; por lo que se ven beneficiados por incrementos en los consumidores primarios. Se ha observado que una característica común del zooplancton gelatinoso carnívoro es la formación de parches o enjambres y que, cuando esto sucede, se observa una disminución de los organismos que funcionan como alimento (Morales y Nowaczyk 2006). Sin embargo, en este estudio ambos organismos tenían altas abundancias, por lo que probablemente no se habían formado parches de carnívoros.

La presencia de tres especies oceánicas puede sugerir que hay presencia del fenómeno de El Niño en el Golfo Dulce (Morales com. pers.). La entrada de corrientes oceánicas causada por dicho fenómeno acarrea ciertos organismos, tales como las tres especies encontradas. Además, la presencia de El Niño se relaciona con una reducción en la intensidad del afloramiento costero en el Pacífico Ecuatorial, un hundimiento en la termoclina y un agotamiento de nutrimentos; por lo que hay una disminución en la productividad primaria y en la abundancia de zooplancton (White *et al.* 1995). Es por esto que se esperaría que, en épocas no cercanas a la entrada del fenómeno de El Niño, la abundancia de zooplancton fuera mayor a la encontrada en el presente estudio.

Los parámetros físicos fueron bastante similares durante los tres días de estudio. La temperatura superficial de ambos sitios fue bastante cercana a 30°C, el cual es el valor normal para el Golfo Dulce (Morales y Nowaczyk 2006). El parámetro calculado que más cambios presentó fue la penetrancia de la luz, la cual fue mucho menor en Llano Bonito. Esto se puede relacionar con la alta productividad de los sitios cercanos al manglar, lo cual lleva a un aumento en el fitoplancton, y con la contaminación de los sitios más cercanos a la costa (Calderón 2008).

En conclusión, la composición del zooplancton muestra diferencias según el tamaño del poro de red y el tipo de arrastre; por lo que se debe considerar qué tipo de organismos son de interés al realizar estudios con zooplancton. Además, para tener una idea de la composición general de un lugar (como Golfo Dulce), es vital tener muestras de varios sitios; ya que la composición zooplanctónica varía mucho entre éstos. Finalmente, parece que en la época del estudio el fenómeno de El Niño estaba presente en el Golfo Dulce.

## **Bibliografía**

- Alvaríño, A. 1991. Abundancia y distribución batimétrica diurna y nocturna de los sifonóforos durante cuatro estaciones del año 1969 en aguas de California y Baja California. *Investigaciones Marinas CICIMAR* 6: 1-37.
- Benovic, A., S. Fonda-Umani, A. Malej y M. Specchi. 1994. Net zooplankton biomass in the Adriatic sea. *Marine Biology* 79: 209-218.
- Brenes, H. y S. León. 1988. Algunos aspectos fisico-químicos del Golfo Dulce. *Ingeniería y Ciencias Químicas* 12: 12-16.
- Brusca, R.C. y G.J. Brusca. 2003. *Invertebrados*, 2 ed. McGraw Hill, España. 1005pp.
- Calderón, M. 2008. Variación en la diversidad y abundancia del zooplancton marino según el sitio, el tipo de red y arrastre. En: F. Bolaños, J. Lobo y E. Chacón (Eds). *Biología de Campo* 2008. pp. 76-83. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Cushing, D.H. 1995. The long-term relationship between zooplankton and fish. *ICES Journal of Marine Science* 52: 611-626.

- Davis, C. y P. Wiebe. 1985. Macrozooplankton biomass in a warm-core gulf stream ring: time series changes in size structure, taxonomic composition, and vertical distribution. *Journal of Geophysical Research*, 90: 8871-8884.
- Fragopoulou, N. y J. Lykakis. 1990. Vertical distribution and nocturnal migration of zooplankton in relation to the development of the seasonal thermocline. *Marine Biology* 104: 381-387.
- León-Morales, R. y J.A. Vargas. 1998. Macroinfauna of a tropical fjord-like embayment: Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46: 81-90.
- Morales, A. 2005. Zooplankton. En: J. Lobo y F. Bolaños (Eds). *Historia natural de Golfito- Costa Rica*, pp. 45-54. INBio, Costa Rica.
- Morales, A. y J. Nowaczyk. 2006. El zooplancton gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, durante la transición de la estación lluviosa a la seca 1997-1998. *Revista de Biología Tropical* 54: 201-223.
- Odate, T. y Y. Maita. 1988. Seasonal changes in the biomass of zooplankton and their food requirement in Funka Bay. *Journal of Oceanographical Society of Japan* 44: 228-234.
- Pantaleón-López, B., G. Aceves e I.A. Castellanos. 2005. Distribución y abundancia del zooplancton del complejo lagunar Chacahua-La Pastoría, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 63-70.
- Quesada, M.A. y A. Morales. 2006. Posible efecto de El Niño en el zooplancton no gelatinoso del Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica, 1997-1998. *Revista de Biología Tropical* 54: 225-240.
- Sponberg, A. y P. Davis. 1998. Organochlorinated pesticide contaminants in Golfo Dulce, Costa Rica. *Revsita de Biología Tropical* 46: 111-124.
- Umaña, G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers (Costa Rica). *Revista de Biología Tropical* 46: 125-135.
- White, J., X. Zang, L. Welling, M. Roman y H. Dam. 1995. Latitudinal gradients in zooplankton biomass in the tropical Pacific at 140°W during the JGOFS EqPac study: effects of El Niño. *Deep Sea Research II* 42: 715-733.

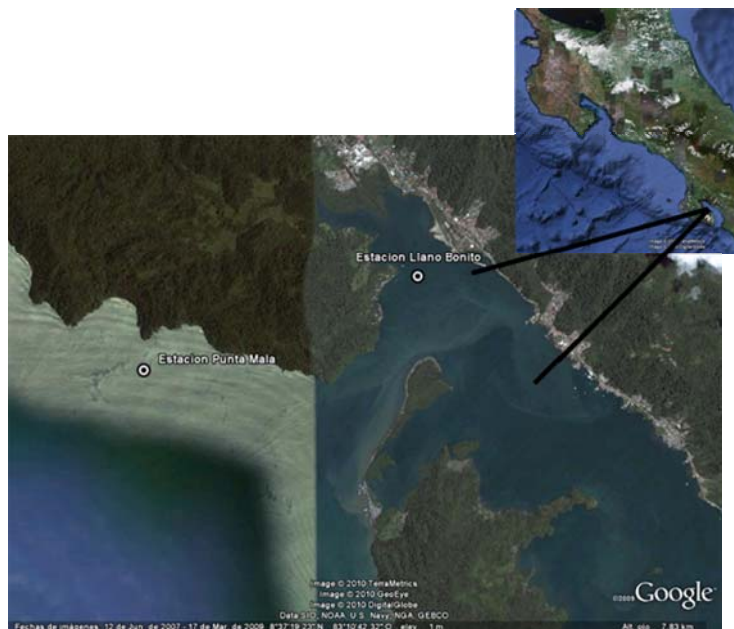


Fig. 1. Estaciones muestreadas en Golfo Dulce (Punta Mala 8°37'18.36" N, 83°12'14.16" O; Llano Bonito 8°38'03.52" N, 83°10'18.59" O) durante los días 26 a 28 de enero del 2010.

Cuadro 1. Composición de zooplancton encontrada en las estaciones Punta Mala y Llano Bonito del Golfo Dulce durante los días 26 a 28 de enero del 2010 según el tipo de arrastre y poro de red.

Grupo taxonómico	Punta	Punta	Llano	Llano	Punta	Punta
	mala	mala	Bonito	Bonito	mala	mala
	200 $\mu$ m	500 $\mu$ m	200 $\mu$ m	500 $\mu$ m	200 $\mu$ m	500 $\mu$ m
	Horizontal	Horizontal	Horizontal	Horizontal	Vertical	Vertical
Copepoda	3072	350	2503	241	285	32
Gastropoda	280	7	262	28	25	5
Radiolaria	36	2	8	2	69	0
Urochordata	27	1	4	6	30	34
Chaetognatha (juv/adult.)	90/3	74/1	57/0	113/1	0/2	12/0
Ostracoda	16	3	1	1	57	23
Siphonophora	0	3	0	1	0	0
Cladocera	20	0	3	0	2	0
Zoeas	4	46	370	35	1	3
Mysis	0	11	0	0	0	0
Larvas pez	0	1	1	1	0	0
Huevos pez	0	2	0	3	12	0
Polichaeta	2	1	1	5	0	0
Bivalvia	0	0	3	0	0	0
Ctenophora	0	0	0	2	1	0
Cnidaria	0	0	0	0	4	1
Dinoflagelados	0	0	0	0	4	0
Camarones	0	0	0	0	0	1

Cuadro 2. Comparación de la composición del zooplancton con dos tamaños de poro de red (200  $\mu$ m y 500  $\mu$ m) en las estaciones Punta Mala y Llano Bonito del Golfo Dulce durante los días 26 a 28 de enero del 2010.

Sitio	Tipo de arrastre	$\chi^2$	gl	p
Punta Mala	Horizontal	1146.34	3	<0.001
Punta Mala	Vertical	539.84	4	<0.001
Llano Bonito	Horizontal	961.20	2	<0.001

Cuadro 3. Parámetros físicos en las estaciones Punta Mala y Llano Bonito del Golfo Dulce durante los días 26 a 28 de enero del 2010.

	Punta Mala		Llano Bonito
	26/1	28/1	27/1
Temperatura (°C)	30.0	30.7	30.9
Salinidad (ups)	30.0	30.0	29.0
O <sub>2</sub> disuelto (mg/L)	7.7	8.1	6.8
Profundidad disco Secchi (m)	9.8	14.4	4.2

## Composición de la fauna bentónica según la zonación intermareal en el Manglar de Llano Bonito

Allan Carrillo-Baltodano

Coordinador: Jeffrey Sibaja-Cordero

La zona intermareal es uno de los ecosistemas más dinámicos y los organismos que la habitan deben tener adaptaciones fisiológicas y conductuales. Se presenta un gradiente de marea, desde la zona alta más desecante, a la baja, con mayor contacto con el agua. El tamaño del grano del sedimento y su color (nivel de oxigenación) juegan un papel en la distribución de las comunidades. El objetivo de este estudio fue ver la composición de la meiofauna, macrofauna y megafauna en una playa fangosa, Golfito, Puntarenas. El estudio se realizó del 8 al 10 de enero, siguiendo el gradiente de marea. Se tomó una muestra para cada zona alta (A), intermedia (I) y baja (B) de la playa. Para la macrofauna se realizaron 6 transectos, tomando muestras con un barreno de 10 cm de profundidad y 17.7 cm<sup>2</sup>; para la megafauna, 3 transectos, tomando una muestra *in situ* con una cuadrícula de 1 m<sup>2</sup>; y para la meiofauna, 1 transecto, usando un barreno de 6 cm y 5.3 cm<sup>2</sup>. Las muestras de meiofauna y macrofauna, se colectaron en bolsas herméticas, teñidas con rojo de bengala y pasadas por un tamiz de 500 y de 63 µm, y uno de 500 µm, respectivamente; y luego identificas al taxón más específico. Los organismos de la meiofauna, nada más fueron tratados según su ocurrencia de 0: ausente, 1: raro, 2: regular y 3: abundante. El sedimento se observó *in situ*, catalogando según el tamaño y el color. Los poliquetos mostraron ser el grupo de mayor abundancia en la macro y megafauna. Un análisis de conglomerados y un Escalamiento Multidimensional detectaron una zonación para la macrofauna. No así para la megafauna, cuya movilidad les permite desplazarse por toda la zona intermareal para alimentarse; índices H' y J para cada zona corroboraron lo anterior. En cuanto a la meiofauna, los nemátodos fueron el grupo más ocurrente. La aplicación del índice de Gower, demostró una mayor similitud de las zonas I y B. Además, un Análisis de Componentes Principales y una Prueba de Mantel, permitieron ver tendencias de que el sustrato más oxigenado es el de tamaño intermedio, y es en donde la abundancia de macrofauna es mayor. Se comprobó que la macrofauna sí se pega al gradiente de desecación de la marea, pero la cantidad de materia orgánica, o la contaminación antropogénica podrían influenciar la distribución de la fauna bentónica en la zona intermareal.

**Palabras claves:** Gradiente de desecación, macrofauna, megafauna, meiofauna, playa fangosa.

Debido a la constante entrada y salida de la marea, la zona intermareal es uno de los ecosistemas más dinámicos (Knox 2001); el sólo hecho de que puede haber hasta dos ciclos al día en donde el agua se retire, produciendo así una desecación drástica, ha hecho que los organismos presentes en esta zona muestren adaptaciones tanto fisiológicas, como en su comportamiento (McMahon 1988). La zona intermareal, por tanto presenta una zonación de acuerdo al gradiente de marea, en donde la fauna se distribuye desde la zona alta (más desecante) hasta la zona baja (línea de marea), de acuerdo a la capacidad de tolerar el estrés osmótico y térmico (Dittmann 2000).

Pero no sólo, la desecación cumple un papel en la composición de las comunidades bióticas, sino también el sustrato. En una playa fangosa, donde la composición de los sedimentos es primordialmente limo y arcilla, el tamaño del grano, así como el nivel de oxigenación de los sedimentos puede alterar la composición de fauna predicha por un gradiente de desecación (De la Cruz y Vargas 1986, Brouwer *et al.* 2000).

En el Pacífico costarricense, De la Cruz y Vargas (1986) estudiaron la composición de la meiofauna y Vargas (1987), caracterizó la comunidad macrobentónica de la playa fangosa de Punta Morales en el Golfo de Nicoya, y encontró una estacionalidad en los



grupos, con más crustáceos en la época seca y más poliquetos en la época lluviosa. Sin embargo, han sido pocos los estudios de fauna bentónica en las playas fangosas de Golfo. Mata (1995), describió preliminarmente la composición de la macrofauna intermareal, así mismo Sibaja (2003) y Solís-Hernández (2008) realizaron estudios referentes sólo a la comunidad de poliquetos intermareales. Pero no se ha realizado un estudio en donde se pruebe la zonación de las comunidades de fauna con respecto a la marea.

Por tanto el objetivo de este estudio es mejorar el conocimiento de las comunidades bentónicas al caracterizar la meiofauna, macrofauna y megafauna bentónica de las diferentes zonas según el gradiente de desecación debido al ciclo de mareas, en una playa fangosa del Manglar del Depósito de Golfo. Bajo la hipótesis de que sólo hay pocas especies que se adaptan a la mayor desecación de la zona de arriba de la playa, se espera que haya una menor diversidad en esta zona en comparación con la zona baja, donde el contacto con el agua es mayor.

### **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó del 8 al 10 de enero en la playa fangosa colindante al Manglar del Depósito, durante la marea baja del Cuarto Menguante. Se categorizaron tres zonas de la playa: Alta (A), Intermedia (I) y Baja (B). Primero para la macrofauna, se realizaron seis transectos desde un sector más interno de la playa, hacia afuera del manglar, cercana a la calle. En cada transecto se tomó una muestra de cada zona con un barreno de 10 cm y un área de 17.7 cm<sup>2</sup>. Luego, para la megafauna, se realizaron tres transectos, en cada uno igualmente se observaron *in situ* los organismos visibles a simple vista en una cuadrícula de 1 m<sup>2</sup>, trazando un círculo con una cuerda de 56.5 cm como radio. Y por último para la meiofauna, se tomó una muestra de cada zona con un barreno de 6cm y área de 5.3 cm<sup>2</sup> (Fig. 1).

Las muestras de macro y meiofauna se colectaron con bolsas plásticas herméticas y teñidas con rojo de bengala. Luego fueron llevadas al laboratorio de la UCR, donde se utilizó un tamiz de 500 µm para obtener la macrofauna y por un tamiz de 500 µm y otro de 63 µm para obtener la meiofauna (Vargas 1987, Vargas 1988a). Los organismos presentes fueron identificados y calificados al taxón más específico posible. Para la meiofauna, solamente se anotó la presencia de los organismos según las siguientes categorías, 0: ausente, 1: raro, 2: regular, y 3: abundante. En adición, se tomaron muestras del sedimento de la playa fangosa, en las que se caracterizó el tamaño del grano en: fino (limo y arcilla), medio (arena y rocas pequeñas) y grueso (guijarros y rocas grandes); y el color del sedimento en café, verde, gris y negro, como medida cualitativa de una mayor a una menor oxigenación.

Para el análisis estadístico, los datos fueron transformados con (Log x+1). En el caso de la macro y meiofauna se realizó un Análisis de conglomerados con distancia Euclidiana por método de unión por pares y un MDS (Escalamiento Multidimensional), para ver tendencias de distribución entre las zonas de la playa. Además se obtuvieron los índices de Shannon-Wiener (H') y la equitabilidad (J) para cada zona, así como un ANOSIM (Análisis de Similitudes), basado en la matriz de disimilitud entre muestras con la distancia euclidiana; para ver diferencias entre las zonas, con una confianza del 95%. Todo esto con el software de uso libre PAST (Hammer *et al.* 2001). Para la meiofauna se utilizó el índice de Gower para analizar la similitud entre los sitios para los datos categóricos de meiofauna, con el programa MVSP (Kovach 1999). Por último se realizó un Análisis de Componentes Principales y una Prueba Mantel (correlaciones entre variables múltiples) para ver la correlación entre las características del sedimento y la composición de la macrofauna de las tres zonas en PAST (Hammer *et al.* 2001).

## Resultados

Un total de 28 taxones fueron encontrados en el estudio, de los cuáles 23 pertenecían a la macrofauna, 11 a la megafauna y 13 a la meiofauna (Cuadro 1). Los nemátodos fueron el grupo más predominante en la meiofauna; mientras que en la zona alta son comunes junto con los foraminíferos, los nemátodos son dominantes en la intermedia y la baja (Fig. 2a). Por su parte, los poliquetos fueron el grupo más abundante en la macrofauna, específicamente en la zona alta, donde alcanzó hasta un 60%; en la parte intermedia comparte con los moluscos la dominancia; mientras que en la zona baja hay una mayor diversidad de grupos (Fig. 2b). Precisamente, el grupo que tuvo una mayor variedad de representantes, fueron los poliquetos, siendo la familia Nereididae la más dominante en la zona alta, pero en la zona baja, fueron las familias Amphinomidae y Capitellidae (Fig. 3). En cuanto a la megafauna, fueron los poliquetos nuevamente el grupo más abundante en las tres zonas, llegando a alcanzar hasta un 87 % en la zona intermedia de la playa; los cangrejos también fueron un grupo importante dentro de la megafauna (Fig. 2c).

El análisis de conglomerados y el MDS, muestra una tendencia de la macrofauna a seguir el gradiente de desecación, dado que se ve que las muestras tomadas en las zonas alta e intermedia se semejan mucho entre sí, mientras que aquellas tomadas en la zona baja se separan de las zonas alta e intermedia y las muestras de la zona baja presentaron una alta variación entre sí (Fig. 4). La diversidad ( $H'$ ), equitatividad y el número de individuos también sigue esta tendencia (Cuadro 2). Las diferencias, sin embargo, se ven sólo entre la zona alta y la zona baja, dichas zonas difieren en un 22% ( $p=0.003$ ), con la prueba ANOSIM.

En cuanto a la megafauna, no se ve ninguna tendencia y todos los sitios parecen mezclados (Fig. 5), no hay diferencias mediante la prueba ANOSIM ( $p=0.39$ ); así mismo no se ve una tendencia en la diversidad o la equitatividad (Cuadro 2). Por su parte, meiofauna parece al menos discernir entre la zona alta y la zona intermedia-baja, siendo más semejantes las dos últimas entre sí en un 69 % (Cuadro 3 y 4).

La coloración gris del sedimento mostró estar asociado con el tamaño fino del sustrato, mientras que el tamaño medio, estaba más asociado a un color negro (Fig. 6). A la hora de asociar el sustrato con la macrofauna, se ve una tendencia a una relación baja ( $R=0.27$ ;  $p=0.057$ ), donde sedimento más similar alberga fauna más similar, y sedimento de características diferentes alberga fauna también diferente.

## Discusión

En general, en las muestras los poliquetos fueron el grupo dominante. Estos pueden llegar a representar hasta un 50 % de las especies encontradas en las muestras de bentos marino (Dean 2004). Vargas (1988b) encontró un porcentaje similar (54.7 %) en la macrofauna de Punta Morales. Su diversidad de formas alimenticias y reproductivas, ha permitido que sean un grupo importante dentro del bentos, especialmente en playas fangosas (Vargas *et al.* 1985). En Golfito, se encontró que los poliquetos pueden representar hasta un 60 % de la macrofauna de la zona alta intermareal y hasta un 87 % de la megafauna en la zona intermedia. Otros grupos importantes ecológicamente son los sipuncúlidos y los crustáceos; sin embargo, en Golfito, los nemertinos y moluscos tuvieron una mayor abundancia que muchos de los grupos de crustáceos esperados, como anfípodos o isópodos. Lo cual difiere con la playa fangosa de Punta Morales, que presentaba una mayor abundancia de cumáceos y ostrácodos durante la época seca (Vargas 1987).

Se pudo observar que para la macrofauna, la diversidad y abundancia de taxones sí tiende a seguir el gradiente de desecación, y sólo pocos organismos como moluscos o algunos poliquetos estuvieron presentes en la zona alta. La migración vertical dentro de sus madrigueras, irrigación de las mismas; así como reducción de la permeabilidad de la superficie del cuerpo, pueden ser parte de las medidas para sobrellevar la alta desecación (Oglesby 1969). Por el contrario, más cerca de la línea de marea, la diversidad aumenta, y se pueden encontrar más familias de poliquetos suspensívoros. Esto produce que se dé una mayor variabilidad en las muestras de esta zona (Fig. 2). Los resultados del presente estudio concuerdan con la hipótesis de Dittmann (2000) para la zona baja, en donde se encuentran organismos depositadores como los poliquetos de la familia Capitellidae. Caso contrario de los poliquetos depredadores de la familia Nereididae, que son más abundantes en la zona alta (Dean 2001a, b).

Organismos de la megafauna, como anfípodos, cangrejos o poliquetos errantes, debido a su gran tamaño y su mayor locomoción, pueden desplazarse en las diferentes zonas de la playa fangosa para alimentarse o para desarrollar actividades sexuales (Knox 2001). Lo que puede explicar el porqué estos grupos de organismos bentónicos no se apeguen al gradiente de desecación.

En Golfito, se vio que el grupo dominante de meiofauna, fueron los nemátodos, junto con los foraminíferos y los copépodos; similar a Punta Morales (De la Cruz y Vargas 1986, Vargas 1988a). Ellos argumentan, la ausencia de invertebrados “suaves”, como los platelmintos o gastrotricos, debido a un posible daño de sus estructuras a la hora del procesamiento de la muestra. Sin embargo, en Golfito sí se encontraron platelmintos. Dentro de los factores que pueden influenciar la distribución de meiobentos, en la zona intermareal, es la abundancia de fitobentos, o la abundancia de depredadores, particularmente gobios (Vargas 1988a). En este caso, las zonas más cercanas a la línea de marea (B y C) fueron las más similares, pero un esfuerzo mayor en el muestreo podría afirmar que estos organismos sigan el gradiente de marea (Cuadro 3).

En relación al tipo de sustrato, los organismos al moverse y alimentarse, modifican el sustrato, por un proceso llamado bioturbación (Vargas 1996); por ende se podría esperar con un estudio más fino que tanto la meiofauna como la macrofauna se pueda asociar a sedimentos oxigenados, que abarcan los primeros 2cm de la superficie (De la Cruz y Vargas 1987). Además se ve una tendencia a que la mayor abundancia tanto de macrofauna y megafauna ocurrió en las zonas intermedias, donde el grano intermedio fue más ocurrente, esto debido a que retienen más agua y más materia orgánica (Knox 2001).

A modo de conclusión, se comprobó que la macrofauna bentónica muestra una zonación de acuerdo el gradiente de marea; no así la megafauna, dado que el tamaño de los organismos les permite desplazarse por toda la playa para alimentarse o en busca de una pareja sexual. En cuanto a la meiofauna, una mayor muestra, tal vez pueda dar una tendencia a la zonación. Pese a ello, se ha comprobado que la distribución y abundancia de la fauna bentónica en las playas intermareales, no sólo se ve afectada por el gradiente de desecación, sino también por el tamaño del sedimento, la cantidad de materia orgánica; involucradas también están la depredación y la competencia (Rojas y Vargas 2008). Si a esto se le suma el impacto antropogénico, capaz de modificar la composición física y química de los sedimentos, no es de sospechar que los gradientes ecológicos como el de la zona intermareal, puedan romperse.

### **Agradecimientos**

Agradezco al coordinador del proyecto y a mis compañeros Kari, Nela, Maguie, Adri, Karla y Genuar, por su ayuda durante el procesamiento de las muestras, el análisis

de los datos y sus consejos en la elaboración de la presentación y el manuscrito. Así mismo, al resto del grupo por colaborar en la toma de las muestras.

### **Bibliografía**

- Brouwer, J.F., S. Bjelic, E.M. de Deckere y L.J. Stal. 2000. Interplay between biology and sedimentology in a mudflat (Biezelingse Ham, Westerschelde, The Netherlands). *Continental Shelf Research* 20: 1159-1177.
- De la Cruz, E.M. y J.A. Vargas. 1986. Estudio preliminar de la meiofauna de la playa fangosa de Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Brenesia* 25-26: 89-97.
- De la Cruz, E.M. y J.A. Vargas. 1987. Abundancia y distribución vertical de la meiofauna en la playa fangosa de Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35: 363-367.
- Dean, H.K. 2001a. Capitellidae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific Coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 49: 69-84.
- Dean, H.K. 2001b. Some Nereididae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific Coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 49: 37-67.
- Dean, H.K. 2004. Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). *Revista de Biología Tropical* 52: 131-181.
- Dittmann, S. 2000. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research* 43: 33-51.
- Google Inc. 2009. Google Earth (Version 5.1.3533.1731) [Software]. Google Earth (versión 5.1.3533.1731) [] Software. Disponible en <http://google-earth.softonic.com/>.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y P.D. Ryan, 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Knox, G.A. 2001. The ecology of seashores. CRC Press LLC. 557 p.
- Kovach, W.L. 1999. MVSP- A Multivariate Statistical Package for Windows, ver. 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales.
- McMahon, B.R. 1988. Physiological responses to oxygen depletion in intertidal animals. *American Zoologist* 28: 39-53.
- Mata, A.V. 1995. Composición de la macrofauna bentónica de la zona eulitoral de Golfito, 1995. pp: 156-164. *In*: F. Bolaños & D. Briscoeño (eds.). *Biología de Campo* Universidad de Costa Rica. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Golfito.
- Oglesby, L.C. 1969. Salinity stress and desiccation in intertidal worms. *American Zoologist*. 9: 319-331.
- Rojas, R.E. y J.A. Vargas. 2008. Abundancia, biomasa y relaciones sedimentarias de *Americanuphis reesei* (Polychaeta: Onuphidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56: 59-82.
- Sibaja, J.A. 2003. Gusanos poliquetos (Annelida) en el sedimento marino de un playón en Golfito, Golfo Dulce, Costa Rica. pp: 203-213. *In*: F. Bolaños & J. Lobo (eds.). *Biología de Campo*. Universidad de Costa Rica. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Golfito.
- Solís-Hernández, W. 2008. Influencia del relleno de la nueva marina de Golfito en la comunidad bentónica de poliquetos (Polychaeta, Annelida) del manglar de Llano Bonito. pp: 251-262. *In*: F. Bolaños & J. Lobo (eds.). *Biología de Campo*. Universidad de Costa Rica. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Golfito.
- Vargas, J.A. 1987. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Revista de Biología Tropical* 35: 299-316.

- Vargas, J.A. 1988a. A survey of the meiofauna of an Eastern Tropical intertidal mudflat. *Revista de Biología Tropical* 36: 541-544.
- Vargas, J.A. 1988b. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical intertidal mud flat. *Revista de Biología Tropical* 36: 287-308.
- Vargas, J.A. 1996. Ecological dynamics of a tropical intertidal mudflat community. pp: 355-371. *In*: K.F. Nordstrom and C.T. Roman (eds.). *Estuarine Shores: Evolution, Environments and Human Alterations*. John Wiley and Sons Ltd., London.
- Vargas, J.A., H.K. Dean, D. Maurer y P. Orellana. 1985. Lista preliminar de invertebrados asociados a los sedimentos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Brenesia* 24: 327-342.

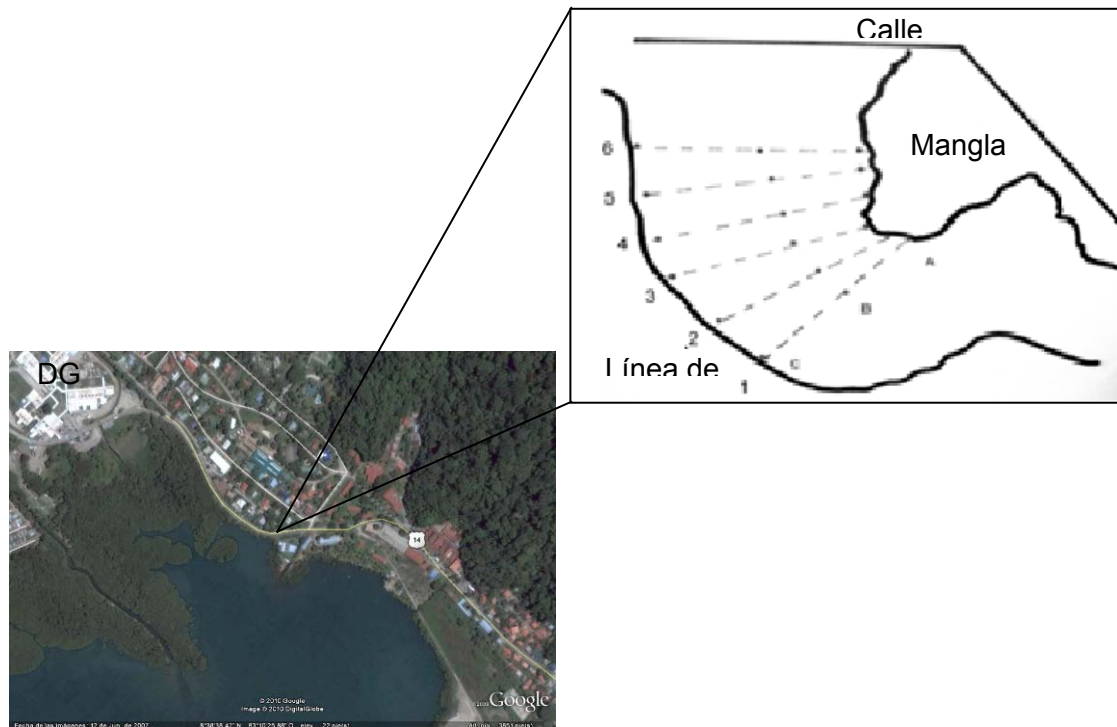


Fig. 1. Mapa del sitio de estudio, Manglar de Llano Bonito, Golfito, Puntarenas. Trazados están los seis transectos para la macrofauna; los transecto 1, 3 y 6 se utilizaron para la megafauna y solamente el transecto 3 para la meiofauna. DG: Depósito de Golfito (Google Inc. 2009).

Cuadro 1. Porcentaje de ocurrencia de invertebrados bentónicos en la meiofauna, y porcentaje de abundancia relativa en la macrofauna y megafauna, encontrados en tres zonas de una playa fangosa del Manglar de Llano Bonito, Golfito, enero 2010. A: alta; I: intermedia; B: baja.

Taxón	Meiofauna			Macrofauna			Megafauna		
	A	I	B	A	I	B	A	I	B
Filo Arthropoda	30	0	25	14	28	33	16	7	18
Subfilo Crustacea	30	0	12.5	4	4	8	14	7	18
Orden Decapoda	6	0	0	-	-	-	13	6	14
Fam. Pinnotheridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Orden Isopoda	-	-	-	0	0	2	-	-	-
Orden Amphipoda	-	-	-	0	4	4	-	-	-
Orden Copepoda	12	0	0	-	-	-	-	-	-
Orden Ostracoda	6	0	12.5	0	0	2	-	-	-
Otros crustáceos y nauplios	6	0	0	-	-	-	1	1	4
Subfilo Cheliceriformes	-	-	-	0	20	25	1	0	0
Orden Acari	-	-	-	0	20	25	1	0	0
Subfilo Hexapoda	0	0	12.5	10	4	0	0.5	0	0
Filo Nematoda	18	75	37.5	5	8	4	-	-	-
Filo Nemertea	6	0	12.5	0	4	2	3	2	3
Filo Sipuncula	0	0	12.5	-	-	-	-	-	-
Filo Foraminifera	18	0	0	-	-	-	-	-	-
Filo Annelida	6	25	12.5	60	32	38	76	87	75
Fam. Amphinomidae	-	-	-	0	0	11.5	-	-	-
Fam. Capitellidae	-	-	-	5	8	11.5	-	-	-
Fam. Nereididae	-	-	-	25	4	7.5	-	-	-
Fam. Oweniidae	-	-	-	10	12	2	-	-	-
Fam. Pectinariidae	-	-	-	10	0	0	-	-	-
Fam. Cirratulidae	-	-	-	0	0	5.5	-	-	-
Fam. Orbiniidae	-	-	-	0	4	0	-	-	-
Fam. Spionidae	-	-	-	10	0	0	-	-	-
Fam. Onuphidae	-	-	-	0	4	0	-	-	-
Filo Mollusca	6	0	0	25	32	24.5	4.7	4	3
Clase Bivalvia	-	-	-	15	12	5.5	3.1	4	0.8

Taxón	Meiofauna			Macrofauna			Megafauna		
	A	I	B	A	I	B	A	I	B
Fam. Mytilidae	-	-	-	5	0	0	-	-	-
Fam. Tellinidae	-	-	-	10	12	5.5	-	-	-
Clase Gastropoda	6	0	0	10	20	19	1.6	0	2.2
Fam. Cerithidae	-	-	-	0	0	4	-	-	-
Otros gastrópodos				10	20	15			
Filo Platyhelminthes	12	0	0	-	-	-	-	-	-
Filo Echinodermata	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Filo Chordata	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-
Fam. Gobiidae	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-
Otros	4	0	0	-	-	-	0	0	0

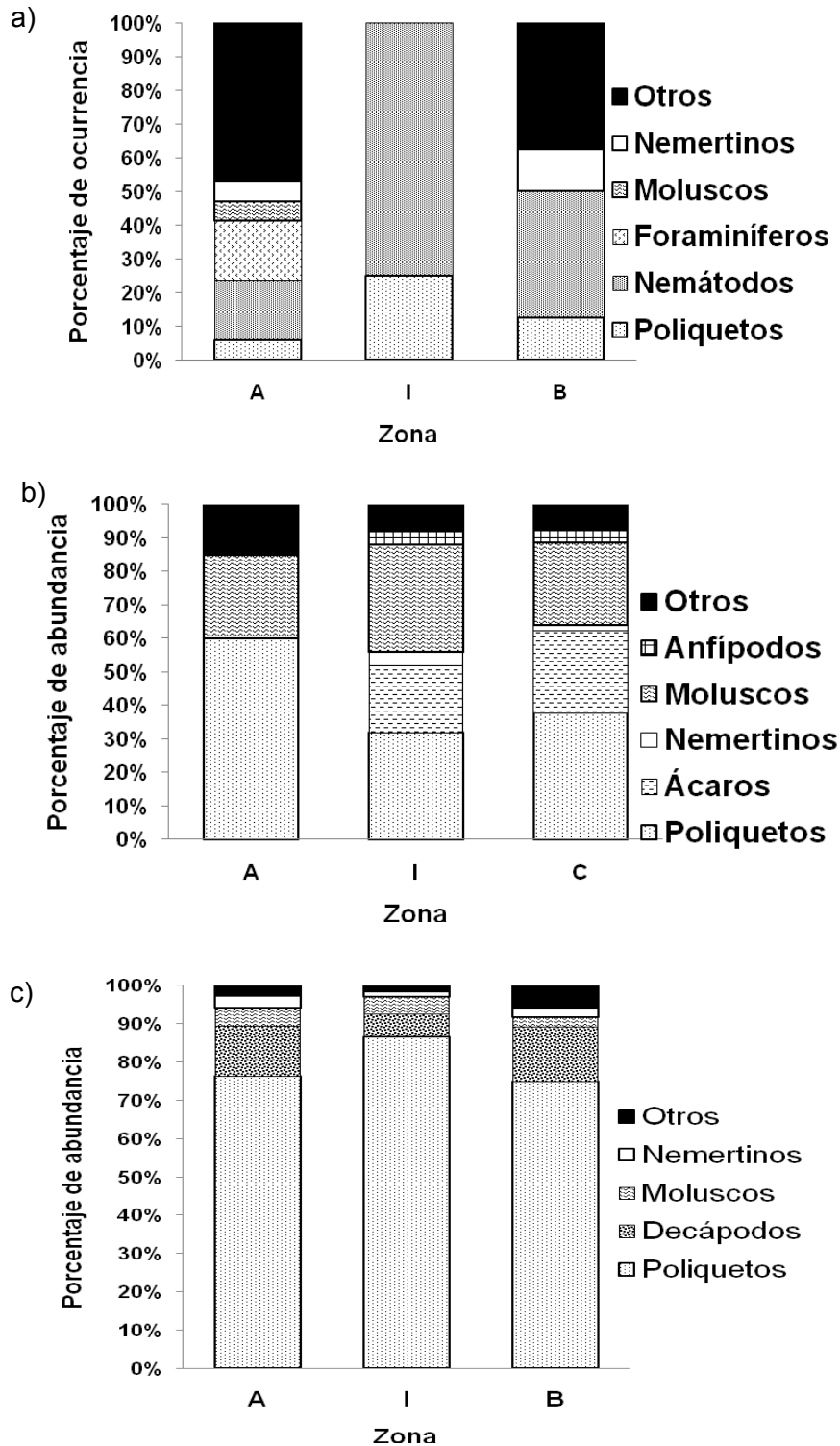


Fig. 2. Porcentaje de ocurrencia de los grupos de a) meiofauna; y porcentaje de abundancia relativa de los grupos de b) macrofauna y c) megafauna, en tres zonas de la playa fangosa. A: alta; I: intermedia; B: baja.



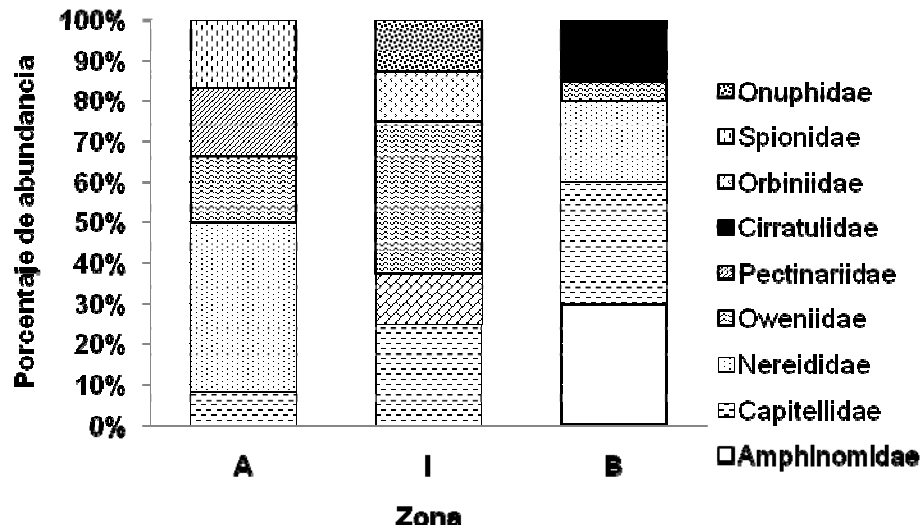


Fig. 3. Porcentaje de abundancia relativa de las familias de poliquetos de macrofauna en tres zonas de la playa fangosa.

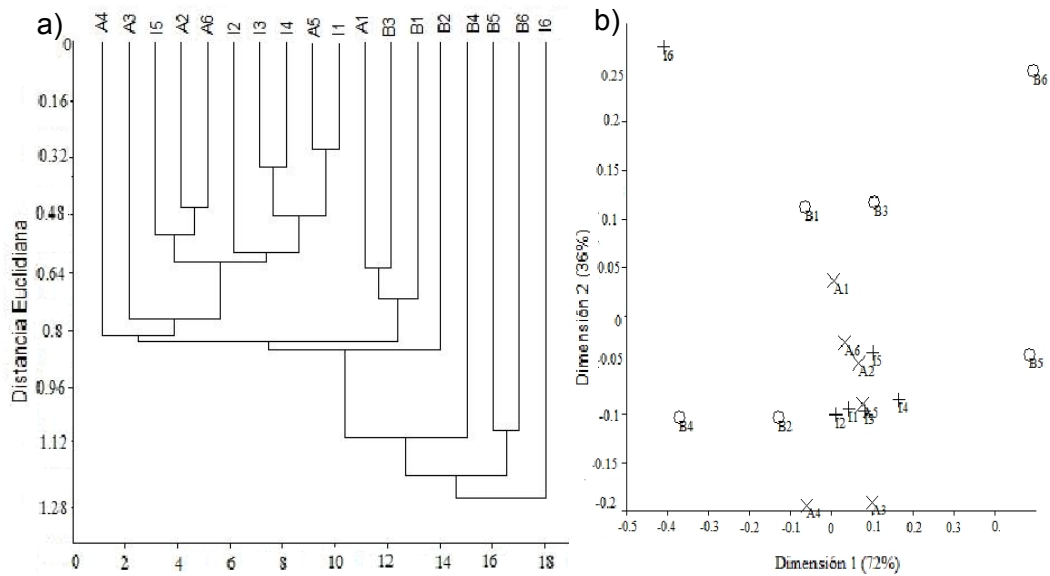


Fig. 4.a) Análisis de conglomerados por método de unión por pares, para la macrofauna de tres zonas: A-alta; I-intermedia y B-baja; en una playa fangosa del Manglar de Llano Bonito, Golfito, Puntarenas. b) MDS basado en una relación Euclidiana para la macrofauna, encerrado en círculo se ve la agregación de sitios de zona alta e intermedia, afuera quedan los sitios de la zona baja.

Cuadro 2. Número de taxones e individuos, diversidad (H'), equitabilidad (J) de la macrofauna y la megafauna en tres zonas de la playa fangosa del Manglar de Llano Bonito, Golfito, Puntarenas.

	Zonas		
	Alta	Intermedia	Baja
<b>MACROFAUNA</b>			
No. Taxones	11	14	17
No. Individuos	20	25	53
H'	2.247	2.512	2.555
J	0.937	0.9517	0.9019
<b>MEGAFUNA</b>			
No. Taxones		9	6
No. Individuos	190	135	9
H'	1.389	1.128	1.20
J	0.6323	0.6298	1.423

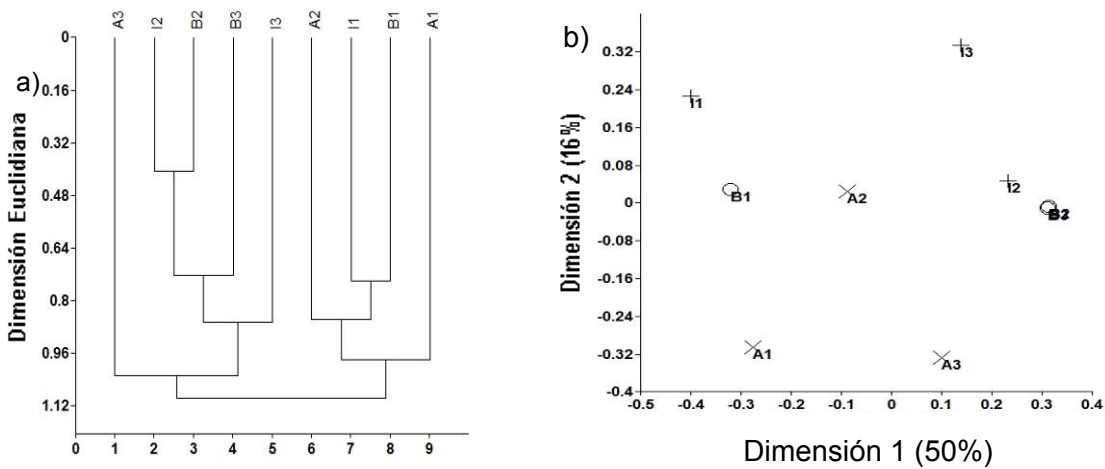


Figura 5.a) Análisis de conglomerados por método de separación múltiple, para la megafauna de tres zonas: A-alta; I-intermedia y B-baja; en una playa fangosa del Manglar de Llano Bonito, Golfito, Puntarenas. b) MDS basado en una relación Euclidiana para la megafauna.

Cuadro 3. Taxones presentes de meiofauna en tres zonas de una playa fangosa del Manglar de Llano Bonito, Golfito, Puntarenas. 0: ausente, 1: raro, 2: regular, 3: abundante

Taxón	Zonas		
	Alta	Intermedia	Baja
Polychaeta	1	1	1
Nematatoda	3	3	3
Foraminifera	3	0	0
Copepoda	2	0	0
Gastropoda	1	0	0
Platelmintos	2	0	0
Decapoda	1	0	0
Ostracoda	1	0	1
Huevos	1	0	0
Nauplios	1	0	0
Nemertea	1	0	1
Pupa de insecto	0	0	1
Sipunculida	0	0	1

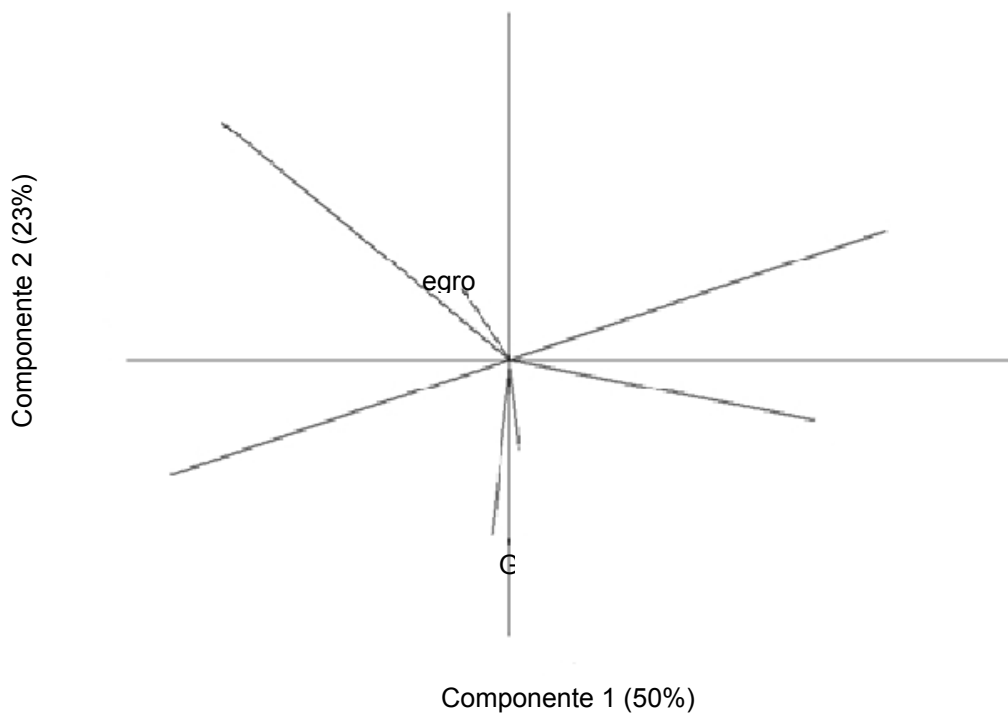


Figura 6. Análisis de Componentes para el color y grano del sedimento de una playa fangosa, Golfito, Puntarenas.

## Caracterización y variabilidad físico química de las quebradas la Gamba y Colosal

Carolina Salas

Coordinador: Gerardo Umaña

Se caracterizó y determinó la variabilidad de parámetros físico químicos de dos quebradas en Golfito, Costa Rica. Se realizaron muestreos en las quebradas la Gamba y Colosal con los puntos río arriba y río abajo, con nueve transectos en cada punto. Se analizaron los datos con análisis de componentes principales (PCA) y se probaron si había diferencias entre ríos y entre puntos con una ANDEVA. El PCA mostró una agrupación según la variación de los parámetros físico químicos. La ANDEVA mostró diferencias significativas entre ambas quebradas en la conductividad, alcalinidad y turbidez, siendo valores mayores la quebrada Colosal. Ambas quebradas poseen variación en las mismas variables según el sitio de muestro, temperatura, oxígeno, porcentaje de oxígeno disuelto y turbidez fueron más altos en el punto río arriba, mientras que en la Gamba, los parámetros de alcalinidad fue también significativo. En Colosal, la temperatura fue más baja en la parte alta que río abajo y la conductividad, turbidez y temperatura presentaron los valores más altos en el punto río arriba, con diferencia significativa en la temperatura del punto río abajo, mientras que el punto río abajo obtuvo valores altos de los parámetros de alcalinidad, oxígeno, turbidez y porcentaje de saturación de oxígeno con diferencias significativa. Con esta caracterización y estudios de macroinvertebrados podría ser de utilidad para determinar la calidad de agua y el estado de salud de los ecosistemas.

**Palabras clave:** parámetros físico químicos, heterogeneidad, Pacífico Sur, Costa Rica

Los ríos son cuerpos que mantienen un flujo constante o intermitente de agua, estas contienen una variedad de sustancias químicas y poseen una estructura física particular, condicionadas principalmente por el caudal y la velocidad de corriente que junto con la cobertura boscosa determinan parámetros como el oxígeno, pH, temperatura, conductividad, porcentaje de saturación de oxígeno, cantidad de nutrientes como fosfatos y nitratos, entre otros (Ramírez-González, & Viña-Viscaíno 1998, (Dzeroski *et al.* 2000). Además en un cada río van a influir otro tipo de variables como el tipo de terreno en que se encuentre o atraviere, la temperatura, la presión de medio e inclusive, la época del año (Umaña 2005)

Los ríos son evaluados frecuentemente como un tipo de ecosistemas individual, sin embargo, sus componentes físicos y químicos pueden variar a diferentes escalas a lo largo del río o en tramos relativamente cortos que pueden ir de 0.1 a 1 km de distancia (Palmer *et al.* 1997), la interacción de este conjunto de parámetros influye en la presencia de distintas taxas limitando su distribución en el trayecto el río provocando variabilidad en la riqueza de especies de peces, macroinvertebrados, diatomeas y algas (Turak & Kop 2008). Tanto las propiedades físico-químicas como el componente biológico determinan la calidad de las aguas superficiales y éstas son clasificadas en diferentes clases, según la sustentabilidad del agua para diferentes tipos de uso (Dzeroski *et al.* 2000).

En las quebradas de Golfito, principalmente en la Gamba y Colosal se tiene poca información de los parámetros físico-químicos de estas quebradas, aunque se han realizado estudios sobre la diversidad faunística (peces y macroinvertebrados bentónicos) (Lobo y Bolaños 2005), por lo que este trabajo tiene como objetivo realizar una caracterización de la estructura física y composición química de las quebradas Colosal y la Gamba y determinar si hay heterogeneidad espacial de los parámetros entre dos puntos, uno en la parte alta y otro río abajo para cada una de las quebradas.

## **Materiales y métodos**

El sitio de estudio está localizado en el cantón de Golfito, Puntarenas. Las quebradas Colosal y la Gamba presentan condiciones homogéneas en relación a precipitación anual de 4500 mm, con una época lluviosa dominante y una época seca corta entre los meses de diciembre a enero y una temperatura promedio de 26 °C (min: 21°C, max: 29°-32°C) (Lobo & Bolaños 2005).

Los muestreos se realizaron los días 12 y 13 de enero del 2010 desde las 8:00 am a las 12:00 md. En cada quebrada se establecieron dos puntos de muestreo con una distancia aproximada de 50 m entre cada punto. Un punto se localizó en la parte alta del río (río arriba) y el otro río abajo. En cada uno de los puntos se realizaron nueve trayectos a lo ancho del río con una distancia entre ellos de aproximadamente 5 m, donde se realizaron las mediciones físico químicas. En nueve puntos de cada trayecto se tomaron mediciones de oxígeno, porcentaje de saturación de oxígeno, velocidad de corriente, turbidez, conductividad, temperatura y alcalinidad. Y se obtuvo la cobertura de perifiton en términos de porcentajes y el tipo de sustrato según sea: Arcilla-Arena, limo, cantos rodados y bloques.

Se utilizó el programa Pass versión 2.0 (2001) para un Análisis Componentes Principales (PCA) para observar la distribución de las variables y el agrupamiento de los lugares de muestreo y con el programa SPSS versión 17.0 (2004) para caracterizar los puntos de cada quebrada calculando promedio  $\pm$  desviación estándar (DS) de cada variable físico química. Se realizó un Análisis de Varianza (ANDEVA) de una Vía para determinar diferencias significativas en las variables físico químicas entre los ríos y entre los puntos para cada uno de los ríos. Para analizar los datos el tipo de sustrato y el porcentaje de perifiton se aplicó una transformación a las frecuencias con arcoseno y posteriormente se aplicó una prueba de Mann Whitney-U para determinar diferencias en entre los sitios (Quin & Keough 2002).

## **Resultados**

El PCA mostró una agrupación sistemática (con dos componentes principales) de las variables físico químicas, por un lado se agruparon la alcalinidad, la conductividad y la turbidez y concordó con la distribución el río Colosal en ambos puntos de muestreo (río arriba y río abajo). Por otro lado están el porcentaje de saturación de oxígeno, oxígeno disuelto, temperatura junto con la velocidad de corriente que se agrupan con el sitio río arriba de la Gamba y por último el punto de muestreo La Gamba río abajo se encuentra alejado de la distribución (Fig. 1). Para los parámetros nitrógeno y fósforo se obtuvieron los valores mínimos detectables por lo que no se utilizaron en el análisis. La quebrada la Gamba posee valores en alcalinidad, conductividad, turbidez y temperatura significativamente menores que la quebrada Colosal (Cuadro 1, 2) y no se encontraron diferencias significativas entre los parámetros oxígeno, velocidad de corriente y porcentaje de saturación de oxígeno entre los dos ríos (Cuadro 1, 2). Al comparar los puntos muestreados río arriba y río abajo en cada uno de los ríos se encontraron diferencias entre las variables físico- químicas que se midieron. En el caso de la Gamba, los parámetros alcalinidad, temperatura, oxígeno y porcentaje Saturación de Oxígeno fueron estadísticamente diferentes, mientras que no hubo diferencia para Turbidez, Velocidad de Corriente y Conductividad (Cuadro 3, 4). Por su parte en el río Colosal las variables temperatura, oxígeno, porcentaje saturación de oxígeno mostraron diferencias significativas y no hubo variación entre la alcalinidad, la conductividad, la corriente y la turbidez (Cuadro 3, 4). Entre los ríos no se presentaron diferencias en el perifiton (U: 118.5, p: 0.719), en cuanto a cada una de las quebradas, en la quebrada Colosal, el perifiton no se diferencio entre sitio arriba y sitio abajo (U:32, p: 1.0) sin embargo, en la

Gamba si hubo diferencia significativa entre los sitios (U: 0.00, p: 0.001). El tipo de sustrato no presentó diferencias entre los ríos (U: 112, Z: -0.603, p: 0.546), ni tampoco a nivel de los tipos de sustrato entre los sitios arriba y abajo (U: 122.0, p: 0.676).

## Discusión

Las quebradas Colosal y la Gamba presentaron diferencias en sus parámetros físico-químicos, la quebrada Colosal presentó valores más altos en la alcalinidad, la conductividad y la turbidez, estas variables se asocian a la carga de sedimentación ocurrida, que influye en la concentración de sólidos totales y que normalmente son aportadas por procesos de arrastre de remoción de tierras y también por los vertidos urbanos (Ramírez-González, & Viña-Viscaíno 1998, Umaña 2005, Lampert 2007).

De acuerdo a Umaña (1998), los ríos en Golfito se caracterizan por recibir una fuerte y continúa contaminación orgánica que puede alterar el balance del fósforo, nitrógeno y carbono orgánico disuelto en los sistemas acuáticos, provocando contaminación del agua, sin embargo, para este estudio se detectaron niveles mínimos de fósforo y nitrógeno para ambas quebradas.

Las variables temperatura, velocidad de flujo de agua y oxígeno están muy relacionadas entre sí, a mayor flujo de agua se va a dar una disminución de temperatura, que a su vez va a influir en la concentración del oxígeno (Allan & Castillo 2007), tal como se observa en los análisis realizados en ambas quebradas, donde hubo variaciones entre el tramo río arriba y río abajo, estas variables presentaron similar comportamiento y se encontraron valores más altos en la parte arriba de ambos ríos. La Gamba, presentó diferencias en la alcalinidad entre los tramos, tendencia que no fue mostrada en el río Colosal.

De las variables medidas, el oxígeno es uno de los parámetros más importantes en un río ya que es un indicador de la calidad del agua al ser un elemento indispensable para la vida, y varía el requerimiento según el organismo, para peces se necesitan niveles de oxígeno más elevados, mientras que para las bacterias requieren de oxígeno en concentraciones más reducida (Lampert 2007). Así mismo, la temperatura tiene un efecto en el metabolismo del agua y la capacidad para mantener el oxígeno disuelto. En ríos tropicales, temperaturas entre 25-29 °C conservan niveles de saturación de oxígeno entre 7.6 – 8 mg/L (Lewis 2008), valores similares a los presentados en la quebrada Colosal. En el caso de la Gamba se observaron mediciones extremas de estos valores, en ambos puntos, así mismo, se da una varianza muy alta de la velocidad de flujo del agua, entre los puntos arriba y abajo del río y aunque no se dan diferencias significativas pudo influenciar en la concentración del oxígeno.

Estas diferencias son parte de las gradientes continuas de los sistemas lóticos, que pueden presentarse por factores como lo ancho del río, la profundidad que afectan la velocidad del flujo de agua, así como la variables físico químicas que se midieron y que generan un impacto en el componente biológico y la dinámica del sistema (Vannote *et al.* 1980). Al estudiar la heterogeneidad se pretende observar las variaciones a lo largo de un río, por motivos naturales o por cambios puntuales producidos por condiciones ambientales (Cooper *et al.* 1997, Palmer *et al.* 1997). Para los ríos estudiados, las diferencias en las parámetros entre los puntos arriba y abajo, pueden estar asociados a la topografía o aspectos geográficos de cada quebrada e inclusive actividades humanas pueden afectar completamente la estructura de un cuerpo de agua lótico alterando variabilidad.

En un río, la corriente arrastra los materiales disueltos o en suspensión, hasta la desembocadura al mar, y origina que los ríos corriente abajo reciban mayor material o

sedimento lo que interviene en la composición faunística de un río así como la variación de los compuestos distribuidos en el agua. Las quebradas la Gamba y Colosal drenan directa o indirectamente en el Golfo Dulce por lo que son importantes como vehículos de transporte de materiales y nutrientes hacia el golfo (Umaña 1998).

.Los insectos y otros macroinvertebrados juegan un papel ecológico muy importante en los sistemas acuáticos, ya que son parte fundamental de las redes alimenticias y del ciclo de nutrientes (Bolaños & Lobo 2005). Por lo que la comparación de este trabajo con el realizado con invertebrados o perfiton sería interesante para evaluar y monitorear la calidad del agua y el estado de salud de los ecosistemas acuáticos de Golfito.

### **Bibliografía**

- Allan, D. & M. Castillo 2007. Chapter 4 Stream Water Chemistry, 75-102. *In: Stream Ecology: Allan, D. & M. Castillo (eds). Stream Ecology: Structure and function of running waters. Springer, Netherlands.*
- Cooper, S., L. Barmuta, O. Sarnelle, K. Kratz and S. Diehl. 1997. Quantifying spatial heterogeneity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 174-188.
- Dzeroski, S. D. Demsar & J. Grbovic. 2000. Predicting chemical parameters of river water quality from bioindicator data. *Applied Intelligence* 13: 7-17
- Lampert, W & U. Sommer 2007. Special Features of aquatic habitat, 12-31. *In: W. Lampert & U. Sommer (eds). Limnoecology. Oxford, New York, Estados Unidos*
- Lewis, W. 2008. Physical and chemical features of tropical flowing waters: Temperature, pp 6-11. *In: D. Dudgeon (ed). Tropical Stream Ecology. Elsevier, Estados Unidos.*
- Lobo, J. & F. Bolaños. 2005. Introducción. *In: J. Lobo Segura & F. Bolaños (eds). Historia Natural de Golfito. INbio. Costa Rica. 246 p.*
- Palmer, M., C. Hakenkamp & K. Nelson-Baker. 1997. Ecological heterogeneity in streams: why variance matters. *American Benthology Society* 16: 189-202.
- Quin G. & M Keough.2002. Experimental design and data analysis for biologist. Cambridge. Estados Unidos. 537p.
- Ramírez-González, A. & G. Viña-Viscaíno. 1998. Limnología colombiana: Aportes a su conocimiento y estadística de análisis. Bogotá, Colombia, 293 pp.
- Turak, E. & K. Koop. 2008. Multi.attribute ecological river topology for assessing ecological condition and conservation planning. *Hydrobiologia*. 603: 83-104.
- Umaña, G. 1998. Characterization of some Golfo Dulce drainage basin rivers, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46: 125-135.
- Umaña, G. 2005. Ríos de la Cuenca del Golfo Dulce, 67-79. *In: J. Lobo Segura & F. Bolaños Vives (eds). Historia Natural de Golfito, Costa Rica. INbio, Costa Rica.*

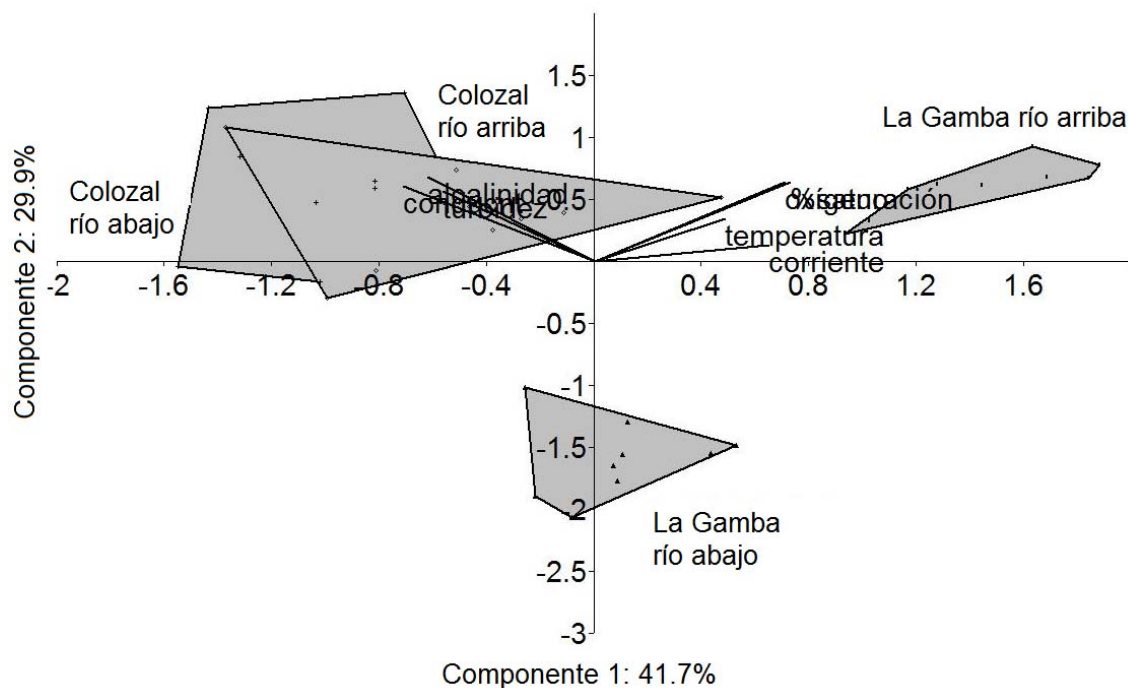


Fig. 1. Análisis de Componentes Principales de las variables físico-químicas utilizadas para caracterizar el río la Colosal y el río la Gamba, Golfito, Puntarenas.

Cuadro 1: Promedio  $\pm$  DS de las variables físico químicas utilizadas para caracterizar las quebradas Colosal y la Gamba, Golfito, 2010.

Variable	La Gamba Promedio + DS	Colosal Promedio + DS
Alcalinidad (pH)	109.7 + 6.8	138.9 + 3.7
Conductividad ( $\mu$ S/cm)	165.5 + 15.8	233.9 + 25.9
Oxígeno (mg/L)	7.8 + 0.9	7.6 + 0.4
Saturación de oxígeno (%)	96.9 + 12.3	92.6 + 4.9
Temperatura ( $^{\circ}$ C)	25.9 + 0.4	25.6 + 0.5
Turbidez (mg/L)	0.33 + 0.23	1.8 + 1.4
Velocidad de Corriente (m/s)	0.41 + 0.3	0.24 + 0.2



Cuadro 2: Resultados de la ANDEVA para el análisis de comparación de las variables físico químicas entre las quebradas Colosal y la Gamba.

	F	gl	p
Alcalinidad (pH)	245.804	1, 33	<0.001
Caudal (m <sup>3</sup> /seg)	3.95	1,32	0.055
Conductividad (μS/cm)	93.387	1, 33	<0.01
Oxígeno (mg/L)	0.798	1, 33	0.378
% Saturación de oxígeno	1.247	1, 33	0.272
Temperatura (°C)	6.546	1, 33	0.015
Turbidez (mg/L)	20.006	1, 33	<0.001
Velocidad de corriente (m/s)	2.797	1, 33	0.104

Cuadro 3: Características físico químicas de los puntos río arriba y río abajo de las quebradas Colosal y la Gamba, Golfito, 2010.

Río	La Gamba		Colosal	
	Río arriba	Río abajo	Río arriba	Río abajo
Alcalinidad (pH)	115.6 ± 2.4	104.0 ± 4.0	138.7 ± 4.2	139.1 ± 3.3
Conductividad (μS/cm)	172.22 ± 6.6	158.8 ± 19.6	241.67 ± 3.5	226.11 ± 35.7
Oxígeno (mg/L)	8.73 ± 0.15	6.94 ± 0.2	7.89 ± 0.3	7.22 ± 0.25
Saturación de oxígeno (%)	109 ± 1.9	85 ± 2.5	96 ± 3.7	89 ± 3.5
Temperatura (°C)	26.4 ± 0.1	25.6 ± 0.0	25.9 ± 0.5	25.2 ± 0.1
Turbidez (mg/L)	0.5 ± 0.3	0.2 ± 0.1	0.9 ± 0.5	2.6 ± 1.4
Velocidad corriente (m/s)	0.51 ± 0.3	0.31 ± 0.2	0.25 ± 0.3	0.23 ± 0.2

Cuadro 4: Resultados del ANDEVA para la caracterización de las variables bióticas y físico- químicas entre los puntos de río arriba y río abajo para cada quebrada, gl: 1, 16.

Río	La Gamba		Colosal	
	F	p	F	p
Alcalinidad (pH)	55.184	<0.001	0.061	0.808
Conductividad (μS/cm)	3.716	0.072	1.685	0.213
Oxígeno (mg/L)	433.959	<0.001	25.796	<0.001
Saturación de oxígeno (%)	493.340	<0.001	16.507	<0.001
Temperatura (°C)	1849.600	<0.001	18.893	<0.001
Turbidez (mg/L)	10.084	0.006	11.226	0.004
Velocidad de corriente (m/s)	2.810	0.113	0.031	0.861

## **Efecto de la metodología y la experiencia del colector sobre la estimación de la calidad del agua en tres quebradas.**

Esteban Arroyo-Retana.

Coordinador: Mónica Springer.

El índice BMWP-CR (Biological Monitoring Working Party modificado para Costa Rica) forma parte del Reglamento de Cuerpos de Agua Continentales de Costa Rica desde el 2007. Mediante el muestreo de macroinvertebrados acuáticos se definió la calidad del agua en tres quebradas de Golfito, Gamba, Cañaza y Lechería. En cada una se comparó un sitio cerrado con uno abierto. Se encontraron 3922 individuos en 58 familias y grupos. El método con el colador presentó calidades de agua variables según la experiencia del recolector, mientras que la Red D mantuvo calidades de agua similares. La diversidad fue mayor en los sitios abiertos. El sitio con menor calidad de agua también presentó la menor diversidad y similitud de todos, posiblemente por una contaminación reciente.

**Palabras clave:** BMWP-CR, Costa Rica, Golfito, Insecta, Macroinvertebrados acuáticos.

Los ríos son ecosistemas similares a mosaicos de parches, constituidos por rocas, musgos y sedimentos. Estos elementos forman microhábitats que a su vez están ligados a diversos procesos físicos, químicos y biológicos. Algunos de los factores que determinan la composición de especies en estos ecosistemas son la geología (porosidad y calidad del sustrato), la climatología (temperatura y precipitación), la disponibilidad de recursos, la competencia, la depredación, y la rapidez y profundidad del cauce. Por lo tanto, la estructura de una comunidad dulceacuícola es muy compleja (Anderson y Wallace 1984, Death y Winterbourn 1995, Malmqvist 2002).

La calidad biológica de los ríos puede ser evaluada a través de las comunidades bióticas que estos albergan. Entre los grupos utilizados los macroinvertebrados acuáticos se encuentran entre los mejores adaptados a las diferentes condiciones del cauce de un río, por lo que están presentes en todos los sistemas acuáticos (Springer, com. pers.). Ellos están adaptados ya sea a aguas rápidas (lóticas) ó a aguas lentas (lénticas). Además, tienen un papel importante en el ciclaje de nutrientes, la descomposición de materia orgánica y son un recurso alimenticio importante para otros organismos como crustáceos, peces y aves. También son drásticamente afectados por los cambios de temperatura, pH, oxígeno disuelto y salinidad. Todo esto los convierte en excelentes indicadores del bienestar de estos ecosistemas (Aráuz *et al.* 2000, Hauer y Lamberti 1996, Roldán 1996, Williams y Feltmate 1992).

Así, para medir la calidad del agua se han desarrollado varios índices. Entre estos según Toro *et al.* (2003) se encuentran el Sistema Saprobio de Kolkwitz y Marsson, el BMWP (Biological Monitoring Working Party) desarrollado para Gran Bretaña, el BMWP' adaptado a la península Ibérica y el IBF (Índice Biótico de Familias) utilizado en Estados Unidos. En el país se adoptó el BMWP-CR (modificado para Costa Rica) el cual otorga puntuaciones a los distintos taxones encontrados en las muestras de macroinvertebrados bentónicos (Toro *et al.* 2003). Este índice forma parte del Reglamento para la Evaluación y Clasificación de la Calidad de Cuerpos de Agua Superficiales desde el 2007, según el decreto N° 33903-MINAE-S (La Gaceta 2007).

El BMWP-CR asigna una puntuación a cada taxón en función del grado de sensibilidad a la contaminación, siendo los valores altos para los grupos o familias más sensibles. Esta puntuación se da solamente una vez por la presencia del organismo, independientemente de la cantidad de individuos y géneros encontrados en cada uno de las familias o grupos. La clasificación de las aguas según este índice adquiere valores

comprendidos entre 0 y un máximo indeterminado que, en la práctica, no suele superar 200. Se establecen 6 clases de calidad para el agua, 2 iniciales corresponden a aguas no contaminadas y las otras a algún grado de contaminación presente. En general, los ríos de buena calidad biológica y fisicoquímica presentan una composición faunística particular muy diversa y abundante, a diferencia de aquellos ríos que están sometidos a perturbaciones humanas (La Gaceta 2007, Toro *et al.* 2003).

En este estudio se pretende determinar si el método de recolecta de macroinvertebrados acuáticos influye en la estimación de la calidad del agua según el índice BMWP-CR. Así se realizaron muestreos en tres quebradas de Golfito tanto en zonas de vegetación abierta como en zonas de vegetación cerrada. Se realizaron comparaciones de la diversidad, abundancia y similitud entre los sitios. Finalmente, con las calidades de agua obtenidas se comparó entre el muestreo con el colador y la Red D, y entre la experiencia previa del recolector.

### **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó entre el 12 y el 14 de enero del 2010 en tres quebradas de Golfito, Puntarenas; conocidas como La Cañaza, La Gamba y La Lechería. En cada uno se realizó un muestreo en área abierta, expuesta directamente al sol por no tener dosel, y otro en área cerrada, bien cubierta por la vegetación. En cada sitio se utilizaron dos técnicas diferentes, el método con colador y la Red D de acuerdo al Reglamento para la Evaluación y Clasificación de la Calidad de Cuerpos de Agua Superficiales (La Gaceta 2007).

Para el método con colador cada estudiante utilizó un colador de cocina. Cuatro estudiantes diferentes por día, hicieron 2 réplicas de una hora en La Cañaza y La Lechería, mientras que en La Gamba al ser sólo tres estudiantes, la coordinadora decidió hacer tres réplicas de una hora para equiparar el esfuerzo de muestreo. Por otro lado, con la Red D se realizaron tres réplicas de cinco min en cada una en todas las quebradas, considerando cada una un sub-muestreo.

Para todas las réplicas se recolectaron los macroinvertebrados acuáticos entre los micro-hábitats de cada sitio, y se utilizaron bandejas y pinzas entomológicas para separar los organismos. Luego, los organismos se colocaron en viales con alcohol al 70%, con los datos de cada muestreo. En el laboratorio del curso en la sede de la Universidad de Costa Rica (UCR) en Golfito, se procedió a la identificación y el conteo de los individuos con la ayuda de estereoscopios, claves dicotómicas del curso de Insectos Acuáticos y la coordinadora.

Para definir la calidad del agua se calculó el índice BMWP-CR para cada sitio, luego según el método de recolecta, y finalmente según la experiencia del recolector en el método directo. La calidad del agua según el valor del índice BMWP-CR está definida en el Cuadro 1. Finalmente, se calculó la abundancia de los individuos según familia, la diversidad con Shannon-Wiener ( $H'$ , logaritmo base 2) y la equidad ( $J'$ ) para cada sitio. Se aplicaron Chi-cuadrado ( $X^2$ ) para determinar si existen diferencias en la abundancia de los individuos según familia, y para comparar tanto la abundancia como el número de especies entre sitios. Se comparó la similitud entre los sitios con el índice de similitud Morisita y un Análisis de Conglomerados (Cluster) con el programa Past (Hammer *et al.* 2001).

### **Resultados**

Se encontró un total de 3922 individuos en todos los sitios, distribuidos en 58 familias de insectos acuáticos y otros grupos (moluscos, oligoquetos, poliquetos, planarias

y camarones). Tres familias de insectos acuáticos presentaron las mayores abundancias Baetidae (Ephemeroptera), Chironomidae (Diptera) y Leptohiphidae (Ephemeroptera) con 967, 659 y 515 individuos respectivamente ( $X^2=107.84$ ; g.l.=57;  $p<0.01$ ) (Cuadro 2). Al comparar entre los cinco sitios se encontraron diferencias tanto en la abundancia donde en la Cañaza Abierto se tuvo la mayor abundancia con 2138 individuos, mientras que en la Lechería Cerrado sólo se obtuvieron 25 individuos ( $X^2=4137.52$ ; g.l.=4;  $p<0.01$ ). El número de especies también presentó diferencias, con 40 en la Gamba Abierto contra 17 especies tanto en la Lechería Cerrado como en la Gamba Cerrado ( $X^2=17.86$ ; g.l.=4;  $p<0.01$ ).

En los sitios abiertos de las tres quebradas se encontraron calidades de agua buena a excelente con el método directo, y sólo en La Lechería La Red D obtuvo una calidad de agua con contaminación moderada (Cuadros 1,3) Por razones logísticas sólo se pudieron hacer dos réplicas con el método directo durante la tarde en el sitio cerrado, y en la Cañaza no fue posible realizar ningún muestreo en el sitio cerrado. Además, la experiencia de los colectores con el método directo sólo se pudo comparar entre los sitios abiertos ya que en el sitio cerrado de La Gamba no fue posible asignar cada réplica con el estudiante respectivo, por lo que se recopiló sólo el total.

Los estudiantes de mayor experiencia en cada muestreo (Arturo, Esteban y Allan), junto a otros con experiencia en el muestreo de otros grupos acuáticos (Carlos, María Fernanda, Juan Manuel, Beatriz) lograron abundancias con calidades de agua saludables (Cuadro 3). Sólo en el sitio cerrado de La Lechería se presentó la menor calidad de agua y la menor diversidad, en contraste al sitio abierto (Cuadro 3), además fue el sitio con menor similitud de todos 96,45% (Fig. 1). Los sitios abiertos de los tres ríos presentaron similitudes mayores al 99% (Fig. 1), y los sitios abiertos de La Lechería y La Gamba fueron los más diversos (Cuadro 4).

## Discusión

Se encontraron muchos macroinvertebrados acuáticos de varios grupos, la gran mayoría fueron los insectos acuáticos con representatividad de los principales órdenes más estudiados en el país Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Odonata y Trichoptera (Cuadro 1). Estos órdenes poseen familias muy comunes en los ambientes acuáticos y algunas toleran niveles de eutrofización altos, Chironomidae, Culicidae, Hydrophilidae, Notonectidae, Calopterygidae y Leptohiphidae, entre otros. Generalmente en trabajos previos realizados en Golfito por estudiantes del curso Biología de Campo de la UCR, establecen una alta diversidad los macroinvertebrados acuáticos en los ambientes de agua dulce de Golfito, incluyendo La Gamba, La Cañaza, La Purruja y El Naranjal. Sólo en insectos acuáticos, se han obtenido más de 90 géneros, pertenecientes a 59 familias y 10 órdenes (Springer 2005). Generalmente, los odonatos necesitan estar rodeados por vegetación acuática sumergida o emergente y son depredadores, mientras que los coleópteros abundan en aguas someras ricas en oxígeno nadando en la superficie o sobre la vegetación sumergente (Ramírez y Pringle 1998, Williams y Feltmate 1992). Por otro lado, los efemerópteros predominan en áreas lólicas con temperaturas frías y mucho oxígeno, adheridos al perifiton de los sustratos rocosos. Además se encontraron familias que son indicadores muy buenos de calidad de agua como Perlidae, Leptoceridae, Calamoceratidae y Glossosomatidae (Roldán 1996, Stout y Vandermeer 1975).

Existen diferentes métodos de recolección que varían de acuerdo al sustrato (arena, piedra, fango, vegetación) y según la investigación deseada, ya sea cualitativa para reconocer cuales organismos están presentes y realizar un inventario; y los cuantitativos dónde se relaciona al área de de captura de la red con el número de

individuos colectados (Chapman y Jackson 1996, Roldán 1996). El uso de los métodos cuantitativos presenta dificultades, sobre todo en estudios a corto plazo, por lo que se prefiere el llamado método sistemático o semicuantitativo, con el cual se obtienen las abundancias relativas de las especies de un sitio específico recolectando por un tiempo fijo como se realizó tanto con el colador como con la red D (Springer 2005).

Mientras el uso del colador mostró diferencias en las calidades de agua, que reflejan diferencias entre los grupos encontrados por los estudiantes, la Red D generó buenas calidades de agua, excepto en el sitio cerrado de la Lechería (Cuadro 3). Esto sugiere que con el colador la experiencia del recolector es necesaria, mientras que con la Red D se podría obtener una muestra más representativa, independientemente de la experiencia, y por ende una mayor fidelidad de la calidad del agua del índice BMWP-CR. Esto sólo se podría demostrar con más estudios que traten sobre cómo estandarizar el método de colecta para así depender menos de la experiencia del recolector. Así se podría mejorar el reglamento vigente, ayudando a tener más personas que realicen estos trabajos para facilitar la labor de los especialistas en la identificación, y también sería menor el gasto de recursos y esfuerzo de recolecta. Por ejemplo, en vez de realizar desplazamientos constantes a estos lugares, los especialistas al capacitar personas locales, vincularían en su trabajo las comunidades locales para que desarrollen un manejo adecuado en el uso de sus cuencas hidrográficas y mantengan calidades del agua saludables y al mismo tiempo preserven su riqueza biológica.

Los ambientes lóticos son más diversos por presentar altos niveles de oxigenación y contener más micro-hábitats aprovechables para la alimentación o para establecerse en el sustrato (Arauz *et al.* 2000, Malmqvist, B. 2002, Roldán 2003). Esto explica la alta abundancia y riqueza taxonómica encontrada entre los sitios que varió de 17 a 40 grupos diferentes (Cuadro 4). Por lo general, en estudios previos las quebradas con mayor diversidad resultaron ser aquellas con menor intervención humana (Springer 2005). Al comparar entre los sitios sólo la Lechería cerrado fue el menos abundante y diverso, e incluso reflejó la peor calidad de agua (Cuadros 3,4). Además fue el menos similar a los otros (Fig. 1). Este resultado contrasta con el sitio abierto de la Lechería, muy diverso y con calidad excelente (Cuadros 3,4), y con información de algunos vecinos se confirmó antes de realizar el muestreo que unos días antes se había vertido un veneno ilegal para extraer camarón por unos pescadores. Sólo con un biomonitoreo de mayor tiempo se podría explicar mejor y en complemento con los métodos físico-químicos podría controlarse y hasta denunciar este tipo de actos delictivos, que amenazan seriamente la biodiversidad de la quebrada, y hasta ponen en peligro la salud humana, ya que son áreas de consumo de agua o de recreación.

En conclusión, el método BMWP-CR es el mejor adaptado y ya vigente en el país para el biomonitoreo de macroinvertebrados acuáticos. Todavía faltan estudios que lo hagan aún más eficiente, para así no depender de la experiencia de un recolector y ser más preciso con el valor del índice. Esto junto a llevar los puntajes de familia hacia género, ya que algunas familias tienen géneros de distinta tolerancia, lograría mejorar el manejo y el control de la biodiversidad acuática de las cuencas del país, y así preservar la fauna, la ecología y la salud de estos ambientes para nuestro propio beneficio.

## **Bibliografía**

Anderson, N. y J. Wallace. 1984. Habitat, life history, and behavioral adaptations of aquatic insects pp. 38-58. *In*: Merrit, R. y K. Cummins. (eds.) An introduction to the aquatic insects of North America. 2ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Estados Unidos.

- Aráuz, B., R. Amores y E. Medianero. 2000. Diversidad y distribución de insectos acuáticos a lo largo del cauce del Río Chico (Provincia de Chiriquí, República de Panamá). *Scientia Panamá* 15(1): 27-45.
- Chapman, D. y J. Jackson. 1996. Biological Monitoring. En: Bartram, J.; Balance, R. eds. *Water Quality Monitoring - A Practical Guide to the Design and Implementation of Freshwater Quality Studies and Monitoring Programmes*. Spon Press, Inglaterra. 383 p.
- Death, R. y M. Winterbourn. 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology* 76(5): 1446-1460.
- Hammer, O., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2001. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Hauer, R. y G. Lamberti. 1996. *Methods in Stream Ecology*. Academic Press, California, Estados Unidos. 674 p.
- La Gaceta. 2007. Decreto N° 33903-MINAE-S. La Gaceta N° 178: 1-7.
- Malmqvist, B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47: 679-694.
- Ramírez, A. y C. Pringle. 1998. Structure and production of a benthic insect assemblage in a Neotropical stream. *Journal of North American Benthologic Society* 17(4): 443-463.
- Roldán, G. 1996. Guía para el estudio de los macro invertebrados acuáticos en el Departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 236p.
- Roldán, G. 2003. Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Editorial Universidad de Antioquia, Colombia. 170p.
- Springer, M. 2005. Diversidad y ecología e importancia de los insectos acuáticos pp: 81-94. *In*: J. Lobo-Segura y F. Bolaños-Vives (eds.) *Historia natural de Golfito, Costa Rica*. INBIO, Heredia, Costa Rica.
- Stout, J. y J. Vandermeer. 1975. Comparison of species richness for stream inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *American Naturalist* 109: 263-280.
- Toro, J, J. Shuster, J. Kurosawa, E. Araya y M. Contreras. 2003. Diagnostico de la calidad del agua en sistemas lóticos utilizando diatomeas y macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores río Maipú (Santiago: Chile). XVI Congreso Chileno de Ingeniería Hidráulica. Santiago, Chile. 11 pp.
- Williams, D.D. y B.W. Feltmate. 1992. *Aquatic Insects*. C.A.B. International, Wallingford, Oxford, Estados Unidos. 360p.

Cuadro1. Rangos de las calidades de agua según el índice BMWP-CR.

BMWP-CR	Nivel de Calidad del Agua
>120	Calidad excelente
101-120	Calidad buena, no contaminadas o no alteradas de manera sensible
61-100	Calidad regular, contaminación moderada
36-60	Calidad mala, contaminadas
16-35	Calidad mala. Muy contaminadas
<15	Calidad muy mala extremadamente contaminadas

Cuadro2. Número de individuos colectados por sitio, según orden y familia, Golfito 2010. (CA=Cañaza Abierto; GA=Gamba Abierto; GC=Gamba Cerrado; LA=Lechería Abierto; LC=Lechería Cerrado).

Orden	Familia	CA	GA	GC	LA	LC	Total
Coleoptera	Dryopidae		1		2	1	4
	Dytiscidae		1		1		2
	Elmidae	10	39	8	2	5	64
	Gyrinidae				2		2
	Hidrophilidae					1	1
	Limnichidae	14	4				18
	Lutrochidae		4			1	5
	Psephenidae	10	10		1		21
	Ptilodactylidae				1	1	2
	Scirtidae	1					1
Decapoda	Staphylinidae	1	1	1	2	2	7
Decapoda	Atyidae	32			37		69
Diptera	Ceratopogonidae	5	7				12
	Chironomidae	468	141	29	19	2	659
	Culicidae	1					1
	Empididae	1	2				3
	Musidae					1	1
	Simulidae	237	24	23	54		338
	Stratiomyidae				1	1	2
	Tipulidae	3	8		1		12
Ephemeroptera	Baetidae	741	159	28	39		967
	Caenidae		4		4		8
	Leptohyphidae	123	291	14	44		472
	Leptohyphidae		43				43
	Leptophlebiidae	127	106	1	43	1	278
Hemiptera	Gelastocoridae		1				1
	Gerridae		3	2			5
Hemiptera	Hebridae	7	2			1	10
	indet					1	1
	Mesoveliidae	1			1		2
Hemiptera	Naucoridae	9	50	4	5		68
	Veliidae	1	34	4	7		46
	indet		2				2
Lepidoptera	Pyralidae	4	6		2		12

Orden	Familia	CA	GA	GC	LA	LC	Total
Megaloptera	Corydalidae	5	15		1	1	22
Gastropoda	indet1				14		12
	Hydrobiidae				1		1
	indet2				18		18
Odonata	Calopterygidae	13	11	2	9		35
	Coenagrionidae	7	5				12
	Gomphidae		5	2	3		10
Libellulidae	Megapodagrionidae	3	5	1	1		10
	Platystictidae	1					1
Oligochaeta	indet					1	1
Plecoptera	Perlidae	14	34	1		1	50
Polychaeta	indet	1			14		15
Trichoptera	Calamoceratidae	3	5		6		14
	Glossosomatidae	143			8		151
	Helicopsychidae	1					1
	Hydropsychidae	77	94	3	10		184
	Hydroptilidae	12	114		4		130
	Leptoceridae	2	8	1	9	2	22
	Philopotamidae	49	4		2	2	57
	Polycentropodidae		2	1			3
Tricladida	Hidracarina	2	2				4
	Planaridae	1	5		2		8
	Turbellaria	3					3
<b>Total</b>		<b>2138</b>	<b>1264</b>	<b>125</b>	<b>370</b>	<b>25</b>	<b>3922</b>



Cuadro 3. Valores del índice BMWP-CR según sitio según recolector, método, y total, Golfito 2010.

Río	Sitio	Colector (Método Directo)				Método Directo	Red D	Total
Cañaza	Abierto	106	108	78	58	139	155	179
		Carlos	Esteban	Karla	Priscilla			
Gamba	Abierto	129	112	107	111	167	143	187
	Cerrado	-	-	-	-	34	79	83
		Arturo	Beatriz	Juan Manuel	Ma Fernanda			
Lechería	Abierto	102	90	79	150	100	166	179
	Cerrado	10	16	46		59	35	80
		Adriana	Carolina	Marianela				

Cuadro 4. Número de especies (S), número de individuos (n), índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y Equidad (J') para cada sitio, Golfito 2010. (CA=Cañaza Abierto; GA=Gamba Abierto; GC=Gamba Cerrado; LA=Lechería Abierto; LC=Lechería Cerrado).

Sitio	CA	GA	GC	LA	LC
n	2138	1264	125	370	25
S	38	40	17	35	17
H'	3,993	4,661	3,208	4,361	3,108
J	0,7897	0,8717	0,8757	0,9124	0,9912

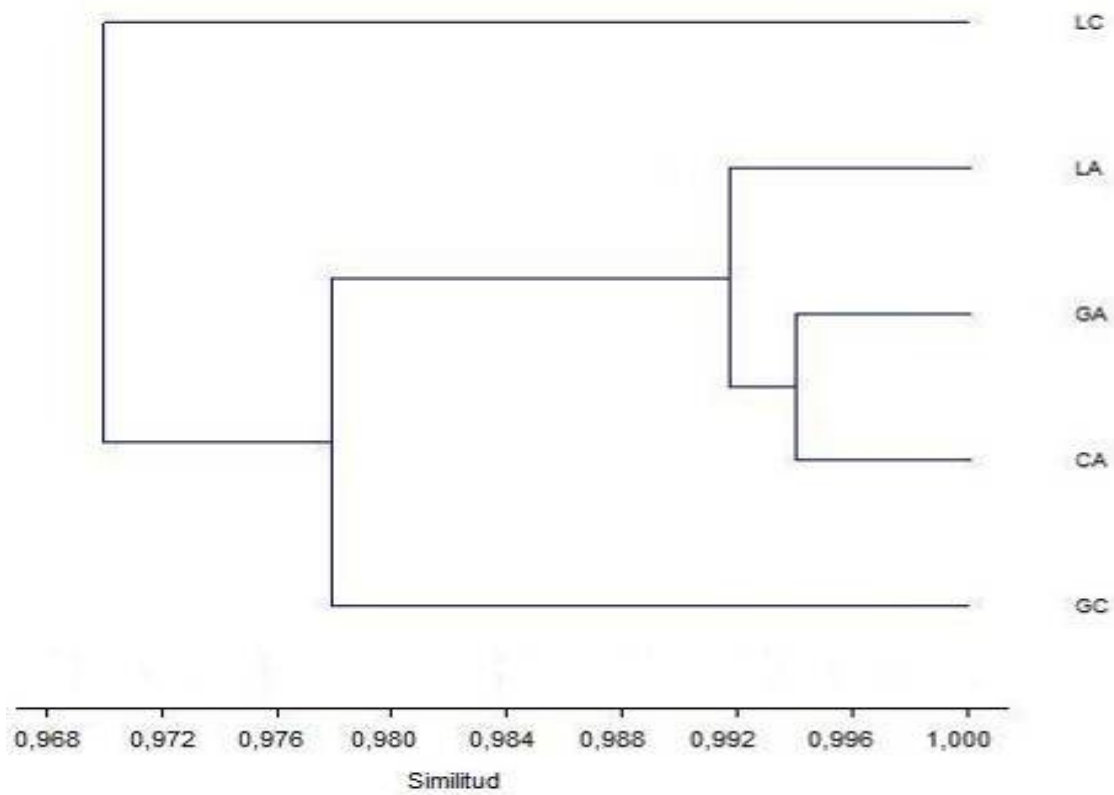


Fig. 1. Análisis de Conglomerados con el índice de Morisita entre los sitios, Golfito 2010. (CA=Cañaza Abierto; GA=Gamba Abierto; GC=Gamba Cerrado; LA=Lechería Abierto; LC=Lechería Cerrado).

## Relación entre el hábitat y los grupos funcionales alimenticios presentes en tres quebradas de Golfito

Adriana Rebolledo-Navarro

Coordinadores: M.Sc. Monika Springer y M.Sc. Gerardo Umaña

Se realizó un estudio en las quebradas Colosal (La Lechería), La Gamba y La Cañaza, en Golfito, Costa Rica, durante los días 12, 13 y 14 de enero del 2010, con el fin de determinar los grupos alimenticios funcionales presentes en cada una, así como analizar como varía la distribución de estos grupos según las características físicas de diferentes hábitats. La abundancia de los grupos funcionales en cada ambiente muestra diferencias significativas ( $G= 162.53$ ;  $g.l.= 14$ ;  $p<0.001$ ), siendo los colectores los predominantes tanto en ambientes con (cerrados) y sin (abiertos) cobertura boscosa, los raspadores se localizaron solo en los sitios abiertos, los depredadores se encontraron en proporciones relativamente similares en los distintos ambientes y los fragmentadores fueron prácticamente inexistentes. Las diferencias de las condiciones físicas a lo largo del cauce, como la entrada de materia orgánica, la disponibilidad de luz y el transporte del material orgánico, afectan la distribución de los grupos funcionales, siendo la cobertura del dosel la principal variable física que influye en estos ambientes, ya que determina el grado de producción primaria.

**Palabras claves:** Grupos alimenticios funcionales, macroinvertebrados, continuo riverino, productividad primaria, perifiton

La comunidad biótica de los ecosistemas lóticos está representada principalmente por invertebrados, los cuales se pueden clasificar en grupos funcionales alimenticios según las adaptaciones morfológicas y de comportamiento que poseen los organismos para la adquisición del alimento, estas adaptaciones reflejan los tipos de hábitats presentes a lo largo del cauce (Vannote *et al.* 1980; Callisto *et al.* 2001; Cummings *et al.* 2005; Hauer y Lamberti 2007). Los grupos funcionales tienen la ventaja de reducir la dificultad de determinar grupos taxonómicos, y simplifican la descripción de la estructura y funcionamiento del ecosistema (Dudgeon 1984).

A medida que los recursos cambian en el tiempo o espacio, también varía la proporción de los grupos funcionales. Las categorías de los recursos alimenticios según los cuales se agrupan los organismos son: 1) Materia orgánica particulada gruesa (MOPG;  $>1\text{mm}$ ), como detritos y hojarasca; 2) Materia orgánica particulada fina (MOPF;  $<1\text{mm}$ ), detritos de MOPG reducidos por procesos físicos y biológicos y la microbiota asociada; 3) Perifiton, algas adheridas al sustrato y la materia orgánica asociada; 4) Presas, todos los invertebrados capturados por depredadores (Callisto *et al.* 2001; Hauer & Lamberti 2007). Según los mecanismos que poseen los organismos para obtener un determinado recurso alimenticio se clasifican en los siguientes grupos: Fragmentadores que se alimentan de MOPG; colectores y filtradores de MOPF; raspadores de perifiton y depredadores (Hauer y Lamberti 2007).

Los cambios en la distribución de los grupos funcionales según el hábitat puede ser explicado por el Concepto del Continuo Riverino (CCR), el cual predice la biota en los ríos de acuerdo con cambios hidrológicos y geomorfológicos a lo largo del cauce (Ward 1998; Lee *et al.* 2004), ya que existe un gradiente de características físicas que cambian predeciblemente a lo largo del río, las cuales alteran la proporción de estos grupos (Johnson *et al.* 1995; Montgomery 1999). EL CCR enfatiza la interdependencia de los sistemas terrestres y acuáticos, y considera tres fuentes de energía a lo largo del cauce que determinan la distribución de los grupos funcionales; la entrada local de materia orgánica de la vegetación terrestre (entradas alóctonas), producción primaria (producción

autóctona) que depende de la cobertura del dosel y el transporte de materia orgánica desde la cabecera del río (Johnson *et al.* 1995; Allan y Johnson 1997).

El presente trabajo tiene como finalidad describir la estructura de distintos ríos según los grupos funcionales presentes, determinar si hay diferencias en las proporciones de estos grupos de acuerdo al grado de cobertura boscosa e identificar si las variables físico químicas influyen en la distribución.

### **Materiales y métodos**

El estudio se realizó en las quebradas Colosal (La Lechería), La Gamba y La Cañaza, en Golfito, Puntarenas, durante los días 12, 13 y 14 de enero del 2010, respectivamente. En las quebradas se muestrearon macroinvertebrados acuáticos en dos sitios, uno con (cerrado) y en otro sin (abierto) cobertura boscosa en un tramo de 50 m cada uno, a excepción de la quebrada La Cañaza donde solo se muestreó en una sección sin cobertura.

Se utilizó una Red D para la colecta de macroinvertebrados, en donde se realizaron 3 muestreos de 5 min cada uno, desplazándose por diferentes ambientes a lo largo del tramo. Los organismos encontrados se clasificaron según su grupo funcional alimenticio en: colectores, raspadores, fragmentadores, filtradores y depredadores. Se midieron condiciones físicoquímicas como oxígeno disuelto, temperatura, conductividad, alcalinidad, porcentaje de perifiton en el sustrato, corriente, caudal, ancho del río y cobertura boscosa.

Se realizó una prueba de G para comparar la composición de los grupos funcionales entre los ríos y sitios, así como también se efectuó un chi cuadrado para determinar si existe diferencia entre los ambientes abiertos y cerrados. Se aplicó un análisis de componentes principales para analizar cuales parámetros físicoquímicos influyen en la presencia de estos grupos.

### **Resultados**

Se encontró 1 familia de decápodos, 2 de moluscos, 1 de poliquetos y 40 de insectos repartidas en 10 órdenes (Cuadro 1). La abundancia de los grupos funcionales en cada ambiente muestra diferencias significativas ( $G= 162.53$ ;  $g.l= 14$ ;  $p < 0.001$ ), siendo los colectores y filtradores los más predominantes tanto en el ambiente cerrado como abierto, los raspadores se hallaron solo en los sitios abiertos, los depredadores se encontraron en proporciones relativamente similares en los distintos ambientes y los fragmentadores fueron prácticamente inexistentes observándose unos pocos individuos en los 3 sitios abiertos (Fig. 1).

En relación a los sitios, se observa que en los ambientes abiertos la abundancia es mayor que en los cerrados ( $X^2= 119.87$ ;  $g.l= 2$ ;  $p < 0.001$ ). La Lechería presenta una abundancia menor en comparación con los otros ríos, en particular se nota en el sitio cerrado una cantidad de individuos menor que el resto de los sitios. Los parámetros que parecen influir en la presencia de los grupos funcionales de los sitios estudiados son el perifiton, la conductividad y la alcalinidad (Fig. 2); aunque los dos últimos no son valores que varíen o afecten importantemente a nivel biológico (Fig. 3).

### **Discusión**

La estructura y función de las comunidades bióticas a lo largo del río dependen de las características geomorfológicas y físicas del ambiente, por lo que se puede predecir la composición de los organismos en determinados sectores del cauce según las

condiciones físicas y fuentes de energía que presenten los distintos hábitats (Johnson *et al.* 1995; Montgomery 1999).

La abundancia y las proporciones de los grupos funcionales varía entre los ríos pero se observa una tendencia en la distribución según la cobertura del dosel. En los ambientes cerrados la cobertura boscosa reduce la disponibilidad de luz para la fotosíntesis, lo que significa una disminución de la producción autótrófica, por lo que la principal fuente de energía es el detrito derivado de la hojarasca (Johnson *et al.* 1995). Se esperaría encontrar en estos ambientes una mayor proporción de fragmentadores en comparación con los sitios abiertos, ya que se alimentan de la MOPG, y de colectores y filtradores que consumen la MOPF de la columna de agua (Vannote *et al.* 1980; Johnson *et al.* 1995); sin embargo esta tendencia no se observa con respecto a los fragmentadores los cuales no se encontraron en las quebradas estudiadas, es posible que esto se deba a que días antes de la realización del estudio a estas zonas del río se le agregó un veneno para la captura de camarones por parte de vecinos de la localidad, y dicho grupo haya sido el más sensible al impacto producido por el contaminante.

A medida que aumenta el ancho del río la cobertura del dosel disminuye, lo que representa una reducción de entrada de hojarasca y un aumento de la disponibilidad de luz para la producción primaria autóctona, la cual se observa en el mayor porcentaje de perifiton en estos ambientes abiertos; esto afecta como están distribuidos los grupos funcionales, ya que se produce un cambio de comunidades predominantes heterotróficas a autótróficas (Vannote *et al.* 1980). Los raspadores están adaptados principalmente a las algas adheridas a las superficies duras, razón por la cual se encuentran en los hábitats abiertos y no en los cerrados (Johnson *et al.* 1995).

La reducción del detrito en los ambientes abiertos producto de la disminución de cobertura del dosel, y la disminución de tamaño de las partículas orgánicas transportadas por el cauce, ocasiona que los colectores y filtradores que se alimentan de la MOPF, aumenten y dominen la composición de macroinvertebrados (Vannote *et al.* 1980; Johnson *et al.* 1995; Callisto *et al.* 2001). En relación a los depredadores, estos no dependen principalmente de la producción primaria o de la disponibilidad de materia orgánica por lo que su proporción cambia poco a lo largo del río.

Al comparar los sitios cerrados, la abundancia de la quebrada La Lechería es apreciablemente menor que la de la Gamba, lo cual posiblemente se deba al impacto antropogénico explicado anteriormente, pero en general se observa que en los sitios cerrados la abundancia es menor, ya que en estos ambientes la productividad primaria disminuye, como se puede notar al comparar el porcentaje de perifiton con los sitios abiertos, provocando que la cantidad de organismos que pueden ser sostenidos en estos hábitats disminuya. Entre los tres ríos se observan diferencias en la abundancia y proporción de los grupos funcionales en los ambientes abiertos, debido a la heterogeneidad y disturbios propios de cada uno que se deben tomar en cuenta ya que poseen condiciones físicas y geomorfológicas particulares a lo largo de sus cursos, como diferencias en profundidad, turbidez, el grado de cobertura del dosel que afectan la productividad primaria o la entrada de material orgánico (Lee *et al.* 2004)

En conclusión, se observó diferencias en la presencia y abundancia relativa de los grupos funcionales presentes según el río y el ambiente, debido a las características físicas de los hábitats que cambian a lo largo del cauce como la entrada de materia orgánica, la disponibilidad de luz y el transporte del material orgánico, siendo la cobertura del dosel la principal variable física que influye en estos ambientes, ya que determina el grado de producción primaria, la cual se nota con el porcentaje de perifiton presente en

cada lugar. Además, existieron impactos antropogénicos que pudieron haber influenciado los resultados obtenidos en el muestreo.

### **Bibliografía**

- Allan, J. y L. Johnson. 1997. Catchment-scale analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology* 37: 107-111
- Callisto, M., P. Moreno y F. Barboza. 2001. Habitat and benthic functional trophic groups at Serra Do Cipó, Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biología* 61: 259-266
- Cummins, K., R. Merritt y P. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attribute in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 69-89
- Dungeon, D. 1984. Longitudinal and temporal changes in functional organization of macroinvertebrates communities in the Lam Tsuen River, Hong Kong. *Hidrobiología* 111: 207-217
- Hauer, F y G. Lamberti. 2007. *Methods in stream ecology*. Elsevier. Segunda edición. Londres, Inglaterra. p 878
- Johnson, B., W. Richardson y T. Naimo. 1995. Past, present and future concepts in large river ecology. *Bioscience* 45: 134-141
- Lee, N., N. Leroy, D. Miller, T. Dunne, G. Reeves, G. Ress y M. Pollock. 2004. The network dynamics hypothesis: How channel networks structure riverine habitats. *Bioscience* 54: 413-427
- Montgomery, D. 1999. Process domains and the river continuum. *Journal of the American Water Association* 35: 398-410
- Vannote, R., G. Minshall, K. Cummings, J. Sedell y C. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-37
- Ward, J. 1998. Riverine Landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83: 269-278

Cuadro 1. Invertebrados encontrados en los ríos, clasificados según grupos funcionales alimenticios. Golfito, Costa Rica, 2010

			La Cañaza	La Gamba		La Lechería	
Orden	Grupo Funcional	N de familias	Abierto	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado
Coleoptera	Colector	4	14	16	5	2	3
	Raspador	2	6	3	0	0	0
	Depredador	2	2	0	0	1	2
Diptera	Colector	3	230	64	12	11	2
	Filtrador	1	166	8	12	37	0
	Depredador	3	7	8	0	1	0
Ephemeroptera	Colector	3	397	249	19	53	0
Hemiptera	Depredador	5	6	9	2	8	2
Lepidoptera	Raspador	1	3	0	0	0	0
Megaloptera	Depredador	1	2	1	0	0	0
Odonata	Depredador	5	11	11	5	3	0
Plecoptera	Depredador	1	9	8	1	0	0
Trichoptera	Colector	2	1	4	2	5	1
	Filtrador	2	72	42	1	9	1
	Fragmentador	1	3	0	1	4	0
	Raspador	2	29	33	0	0	0
	Depredador	1	1	0	0	0	0
Tricladida	Depredador	2	2	0	0	1	0
Decapoda	Colector	1	7	0	0	21	0
Clase: Polychaeta	Raspador	1	0	0	0	4	0
	Depredador	1	0	0	0	8	0
Filo: Mollusca	Raspador	2	0	0	0	16	0

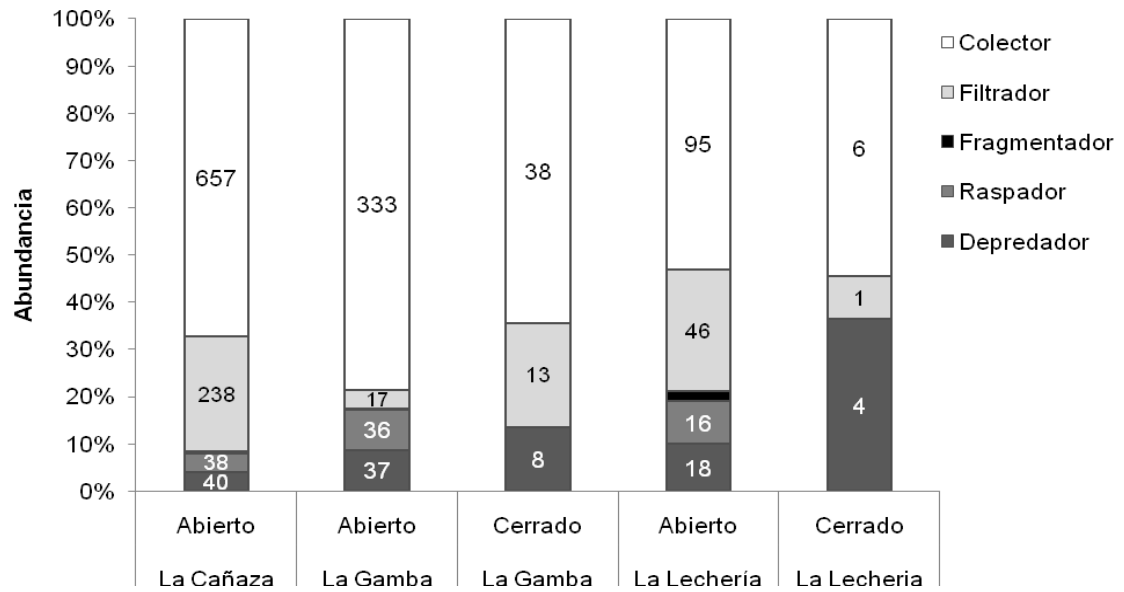


Fig. 1. Abundancia relativa de los grupos funcionales por ambiente y río, Golfito, Costa Rica, 2010. (G= 162.53; g.l= 14; p < 0.001)

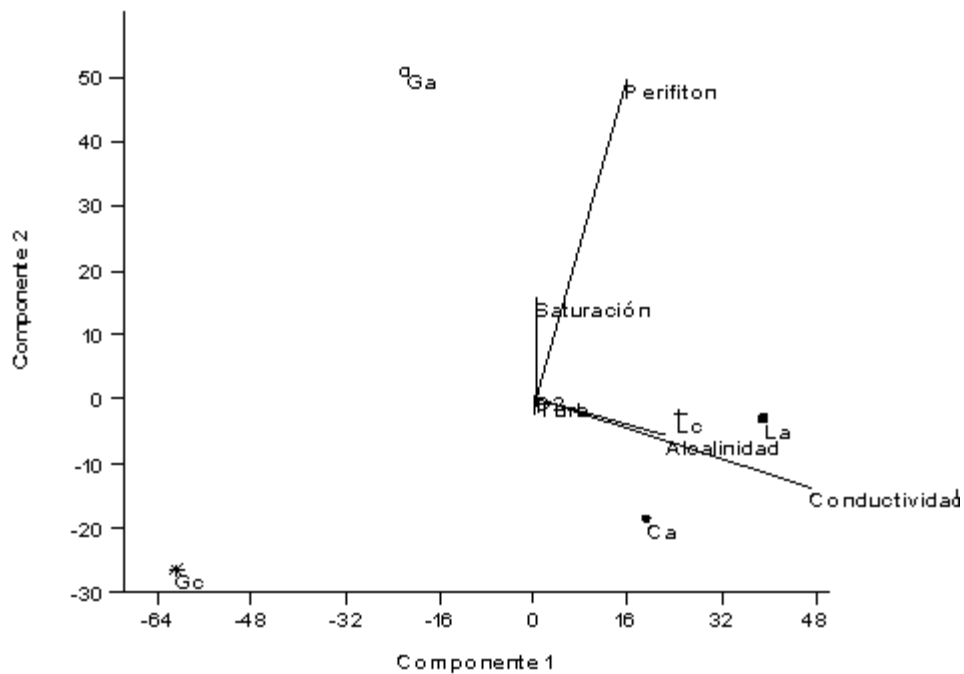


Fig. 2. Análisis de componentes principales de las variables fisicoquímicas según los sitios (Ca: La Cañaza-Abierto; La: La Lechería-Abierto; Lc: La Lechería-Cerrado; Ga: La Gamba-Abierto; Gc: La Gamba-cerrado), Golfito, Costa Rica, 2010.



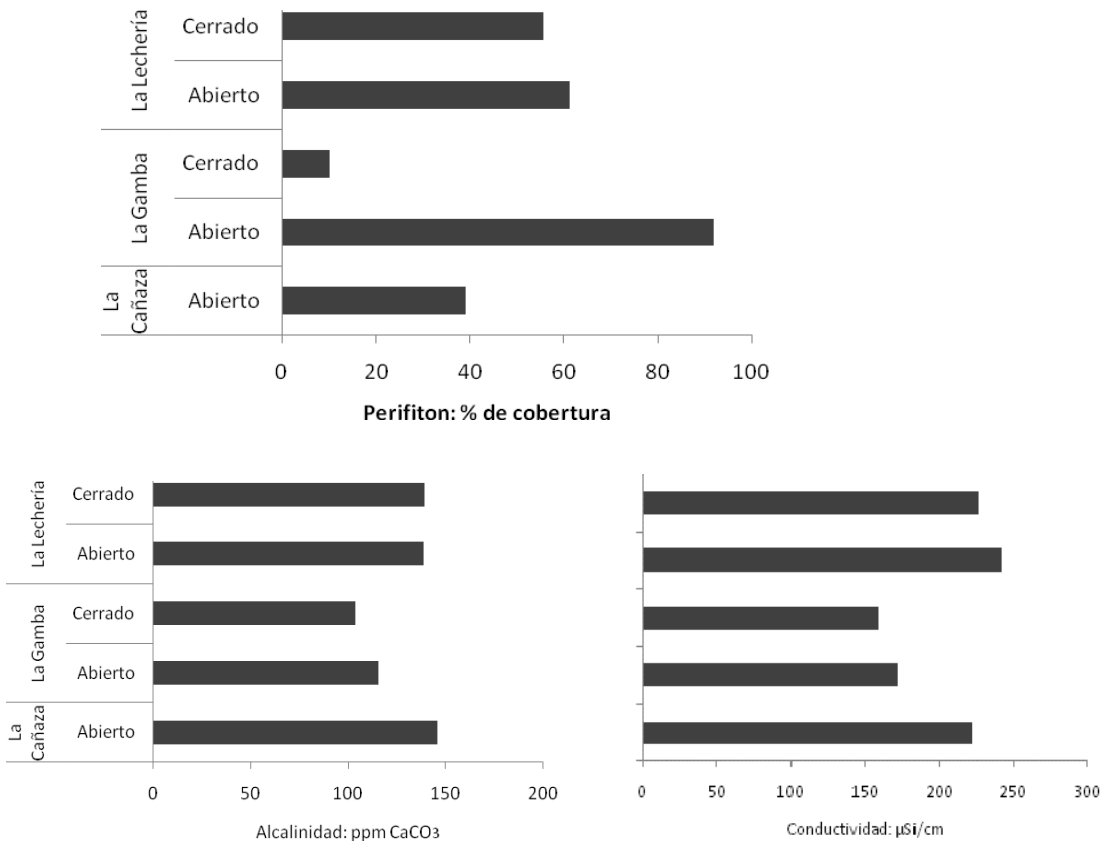


Fig. 3. Porcentaje de cobertura de perifiton, alcalinidad y conductividad en diferentes tramos de los ríos La Cañaza y La lechería, Golfito, Costa Rica, 2010

## Presencia de Nemátodos en *Cecropia peltata* y *C. obtusifolia*, y su relación con las hormigas *Azteca* spp. (Formicidae) en Golfito, Puntarenas

Genuar Núñez Vega

Coordinador: Paul Hanson

En diferentes ocasiones se ha observado la presencia de nemátodos en árboles de *Cecropia* relacionados con las hormigas de género *Azteca*. Se desconoce la función que cumple este nemátodo en la relación mutualista entre *Cecropia* y *Azteca*. El presente trabajo tuvo como objetivo comprobar si los nemátodos representan un componente constante en esta relación y describir en que especies y lugar de las plantas de *Cecropia* se presentan. Para ello se analizó el contenido de los entrenudos de las ramas y plántulas de *Cecropia*, se categorizaron los sustratos donde se presentaron los nemátodos y también se observó otro tipo de organismos presentes. Los resultados muestran que los nemátodos se encuentran preferiblemente en sustratos realizados por las hormigas y junto a las hormigas en estados inmaduros ( $X^2=11.2$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.03$ ,  $n=29$ ). Los nemátodos estuvieron presentes tanto en plántulas como en ramas de adultos. Dado que los nemátodos encontrarían demasiados obstáculos para llegar a las partes más altas se apoya la idea de que son las hormigas quienes los transportan.

Palabras clave: Mutualismo, Acumulación de parénquima raspado, entrenudos, *Cordia nodosa*.

La asociación entre hormigas y planta más evidente en el neotrópico es la que existe entre las hormigas *Azteca* y los árboles de *Cecropia* (Longino 1991). Por un lado las hormigas se ven beneficiadas al vivir en los entrenudos huecos, propios del tronco de estos árboles, que les sirven como nido y de alimentarse de los cuerpos nutritivos que produce la planta. Por su parte las hormigas brindan protección a la planta contra la herbivoría y recientemente se ha visto que reintegran nitrógeno y carbono derivados de los desechos que ellas mismas producen (Sager & Evans 2000, Hanson & Gauld 2006).

En esta asociación mutualista también están relacionados otros organismos, como los homópteros, que extraen savia del floema de la misma planta ocupada por las hormigas. Las hormigas "cosechan" el excedente de azúcar excretado por los áfidos, lo que propicia tanto la permanencia de las hormigas como el aumento de la población de estos homópteros (Hanson & Gauld 2006). En términos generales, dentro de las plantas de *Cecropia* se están dando una gran cantidad de interacciones entre organismos, las cuales han sido ampliamente estudiadas (Janzen 1973, Schupp 1986, Vasconcelos & Casimiro 1997, Wetterer 1998, Longino 1991).

Recientemente varios investigadores estudian la presencia de nemátodos dentro de los entrenudos de *Cecropia*, en los nidos de *Azteca*, como un posible organismo que participa en esta interacción *Azteca-Cecropia* (Hanson, com. pers). También se había hecho la observación de estos nemátodos asociados con *Azteca* en trabajos previos (Lizano 2005).

Aún no se han publicado las observaciones referentes al nemátodo, pero se piensa que puede ser un nuevo género. Este nematodo posee piezas bucales que sugieren que se alimentan de bacterias; además, se han encontrado juveniles en reinas recién llegadas a plantas de *Cecropia*, lo que hace pensar aún mas en la relación que pudiera existir entre estos dos organismos (Hanson, com. pers.).

El objetivo de la presente investigación es comprobar que los nemátodos representan un componente constante en la relación mutualista entre *Cecropia* y *Azteca*. Además se plantean como objetivos específicos i) determinar la presencia de nemátodos

en *C. peltata* y *C. obtusifolia*, ii) determinar la distribución de nemátodos dentro de las plantas de *Cecropia* y iii) observar los sustratos utilizados por los nemátodos.

### **Materiales y métodos**

El presente trabajo fue realizado en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito en el mes de enero de 2010, durante la estación seca. Esta región pertenece al Bosque Tropical Húmedo según la clasificación de Holdridge y colaboradores (1971). Presenta una temperatura anual promedio de 26°C, y una precipitación anual de entre 4500 y 5000mm (Maldonado 2005)

Se muestrearon un total de 5 plántulas y 2 ramas adultos de *C. peltata* así como una plántula y un adulto de *C. obtusifolia*, tomadas aleatoriamente en el kilómetro 16 en Golfito, y en el camino que lleva a La Lechería., luego se guardaron en bolsas de basura y fueron llevadas al laboratorio.

Cada entrenudo fue cortado transversalmente, procurando dejar el nudo inferior en cada corte, y el nudo superior como parte del siguiente. Como los entrenudos son más pequeños conforme la rama o la plántula son más jóvenes, en estos casos se usaron más entrenudos por corte. Por último cada uno se abrió longitudinalmente sin perder el contenido para su posterior análisis.

Del contenido de los entrenudos se buscó la presencia de nemátodos y si estaban presentes se registró el tipo de sustrato en que estaban, para esto se categorizaron los sustratos en: Tapizado (entrenudo cubierto aún con parénquima), Basurero (cúmulos de desechos de diferente tipo colocados probablemente por las hormigas), APR (Acumulación de Parénquima Raspado), Sucio (manchas que aparecía sobre las paredes de los entrenudos, probablemente producidos por las hormigas) y Raspado (parches de parénquima retirados del tapizado del entrenudo). También se registraron otros organismos que habitaban los entrenudos junto con las hormigas. Los datos fueron analizados por medio de pruebas de chi cuadrado para ver si había diferencias en la proporción de entrenudos con nemátodos en cada tratamiento.

### **Resultados**

Se contaron 384 entrenudos entre las dos especies. Se encontraron 4 tipos de organismos asociados a los entrenudos además de hormigas *Azteca* sp. (Cuadro 1). Se puede observar que en ambas especies de *Cecropia* hubo presencia de nemátodos y que estos se distribuyeron a lo largo de todos los niveles de la planta, tanto en adultos como en plántulas (Fig.1). La mayoría de hormigas encontradas en ambas especies de *Cecropia* perteneció a *Azteca alfari*, pero también se encontró *A. constructor* y *A. xanthochroa*, esta última en una plántula de *C. obtusifolia*. No se contaron la cantidad de veces en que se observó cada especie de *Azteca* en las dos especies de *Cecropia*.

Como se observa en el Cuadro 2, los tipos de sustratos que presentaron nemátodos no fue la misma en cada especie de planta y tampoco en ambas edades de individuos. Los nemátodos presentaron una mayor preferencia por los sustratos Tapizado y Raspado ( $X^2=70.86$ ;  $gl=4$ ;  $p<0.001$ ), los cuales estuvieron principalmente en adultos de las dos especies. Un tipo de sustrato que no se incluyó en el Cuadro 2, fue las paredes de parénquima que construyen las hormigas, dentro de las se pudieron observar hormigas inmaduras y obreras cuidando de los huevos; en este sustrato, sin embargo, no se encontraron nemátodos en ninguno de los casos.

En *C. peltata*, los tipos de sustratos encontrados en plántulas no se presentaron en adultos, y viceversa (Cuadro 2). En plántulas la mayoría de los entrenudos con basureros producidos por las hormigas y con APR presentaron nemátodos ( $X^2=2.36$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,125$ ).

En adultos estos sustratos no se presentaron, y los que si se presentaron tuvieron una baja incidencia de nemátodos respecto a los que no tuvieron ( $X^2=0.70$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,403$ ). En términos generales hubo más entrenudos sin nemátodos que con nemátodos (Fig.2.  $X^2=38.27$ ;  $gl=3$ ;  $p<0.001$ ).

En *C. obtusifolia* apareció un nuevo tipo de sustrato (Sucio) que tuvo una gran incidencia de nemátodos en plantas adultas (Fig.2.  $X^2=9.38$ ;  $gl=3$ ;  $p<0.25$ ). En esta especie los tipos de sustratos se traslaparon entre adultos y plántulas ( $X^2=13.90$ ;  $gl=3$ ;  $p<0.003$ ), sin embargo se observa que aunque el sustrato tipo basurero está presente tanto en adultos como en plantas, sólo en plántulas presentó nemátodos ( $X^2=0.35$ ;  $gl=1$ ;  $p<0.554$ ). También se observó que en esta especie de *Cecropia* el sustrato tipo raspado presentó mayor cantidad de entrenudos con nemátodos, en proporción, que lo que se presentó en *C. peltata* y que el sustrato tapizado no presentó nemátodos.

Se encontró, además, que los entrenudos con nemátodos fueron más frecuentes cuando estos presentaban inmaduros de *Azteca spp.* que cuando habían hormigas muertas o reinas presentes (Fig. 4;  $X^2=11.2$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.03$ ,  $n=29$ ). Es decir que la presencia de nemátodos fue mayor en donde la actividad de las hormigas era alta, ya que se pudo observar que alrededor de las hormigas inmaduras siempre había obreras encargadas de su cuidado.

## Discusión

Se pudo constatar que los nemátodos están presentes en al menos dos de las cinco especies del género *Cecropia* (Burguer *et al.* 1990). Y que además estos se encuentran sobre cierto tipo de sustratos dentro de los entrenudos. Esto quiere decir que los nemátodos están agregados y no están distribuidos al azar en la planta. La razón parece estar estrechamente relacionada con que los sustratos donde los nemátodos se encontraron no son continuos, sino que fueron formados en su mayoría por la actividad de las hormigas *Azteca* (Longino 1991).

Pese a que la cantidad de entrenudos analizados entre especies fue diferente, se mantuvo la tendencia a que el sustrato basurero presentara mayor incidencia de los nemátodos. Esta categoría, aunque fue una mezcla de diferentes tipos de desechos, se encuentre tanto en adultos como en plántulas como resultado de los detritos dejados por su actividad (Sagers & Evans 2000). Una limitación que se presentó es que en otros sustratos no se sabía a ciencia cierta como se producían, pues no se puede ver a las hormigas preparándolos. Tal es el caso del sustrato sucio, que pese a su gran incidencia de nemátodos, solo se puede especular si es causado por las hormigas o no.

En este mismo sentido se puede comparar al sustrato tipo tapizado con los demás, pues este tuvo una muy baja incidencia de nemátodos, probablemente por ser un sustrato propio del nudo de la planta y no uno causado enteramente por las hormigas (Longino 1991). Esto puede indicar que el tipo de sustrato brinda el hábitat donde establecerse, pero no es determinante como si lo es la mediación de las hormigas en su desplazamiento. Además, como muestran los resultados, hay una mayor incidencia de nemátodos cerca de hormigas inmaduras, donde se conoce que las actividad de las hormigas es mayor, pues estas se encargan del cuidado de los huevos (Hanson & Gauld 2006).

Los resultados podrían estar indicando que las hormigas *Aztecas* están sirviendo de vector para este tipo de nemátodo en específico, similar a otros gusanos redondos que dependen de vectores como parte de su ciclo de vida, ya sea fitopatógenos o de vida libre (Moroz & Hussey 1996, Sánchez 200). Se desconoce cual es la biología de esta especie

de nemátodo sin embargo en otras plantas como, *Cordia nodosa* también se han observado tanto hormigas *Azteca* como nemátodos, (Bailey 1924, Lizano 2005).

Se concluye que los sustratos más ricos para los nemátodos están, aparentemente, preparados por las hormigas. Las hormigas son las responsables de distribuir los nemátodos a lo largo de la planta, ya que los sustratos no son continuos, y es poco probable que lleguen desde el suelo hasta las ramas altas sin intervención. Toda la información referente a esta especie de nemátodos aún está por formularse. Este tipo de trabajos se propone ser la antesala para determinar mejor los aspectos del desarrollo y ciclo de vida de estos animales.

## **Bibliografía**

- Bailey, I. 1924. Notes on neotropical ant-plants. III. *Cordia nodosa* Lam. Botanical Gazette. 77: 32-49.
- Burguer, C., R. Akkermans & E. van Heusden. 1990. Cecropiaceae: Coussapoa and Pourouma, with an introduction to the family. Flora Neotropica Monograph. New York Botanical Garden. Pp.208.
- Holdridge, L., W. Grenke, W. Hatheway, T. Liant & J. Tosi. 1971. Forest environments in Tropical Life Zones: A pilot study. Pergamon Press. Oxford.747p.
- Janzen, D. 1973. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its ants. Biotropica. 5: 16-28.
- Lizano, D. 2005. Posibles factores que afectan la mortalidad de reinas de la hormiga *Azteca* spp. (Formicidae) en platas de *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia*, pp. 71-74. In: F. Bolaños, R. Cordero (Eds). Curso Biología de Campo 2005: Enero-Febrero. Universidad de Costa Rica, San José.
- Longino, J. 1991. *Azteca* ants in *Cecropia* trees: taxonomy, colony structure and behaviour, pp. 272-288. In: C.R. Huxley, D.F. Cutler (Eds.). Ant-Plant Interaction. Oxford University Press, Oxford.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito, pp. 19-23. In: J. Lobo, F. Bolaños (Eds.). Historia Natural de Golfito. INBio, Heredia, Costa Rica
- Molina, J. 2007. Efecto de la compostación de bulbos de ajo (*Allium sativum* L.) infestados con *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev en la sobrevivencia del nemátodo. Tesis para optar por el grado de Licenciatura en agronomía. Escuela de agronomía. Universidad Austral de Chile. 63p.
- Moroz, V. & Hussey R. 1996. Nematode pathogenesis and resistance in plants. The Plant Cell. 8:1735-1745.
- Sagers, S. & R. Evans. 2000. Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an Ant-Plant mutualism. Oecologia. 123: 582-586.
- Sánchez, P., F. Sánchez & F. Caetano. 2000. El tubo digestivo en adultos de *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera: Curculionidae): Morfología y ultraestructura. Boletín de Entomología Venezolana. 15: 195-216.
- Schupp, E. 1986. *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. Oecologia. 70:379-385.
- Vasconcelos, H. & A. Casimiro. 1997. Influence of *Azteca* Alfaro ants on the exploitation of *Cecropia* trees by a leaf-cutting ant. Biotropica. 29:84-92.
- Wetterer, J. 1998. Ants on *Cecropia* trees in urban San José, Costa Rica. Florida Entomology Society. 81: 118-121.

Cuadro 1. Número de organismos presentes en los entrenudos de *Cecropia peltata* y *C. obtusifolia*. \*Los picudos fueron encontrados sólo en plántulas.

Taxa	<b>C. peltata</b>	<b>C. obtusifolia</b>
Cochinillas (Dactylopiidae)	24	36
Picudos*(Curculionidae)	32	2
Ácaros	5	2
Nemátodos	10	16

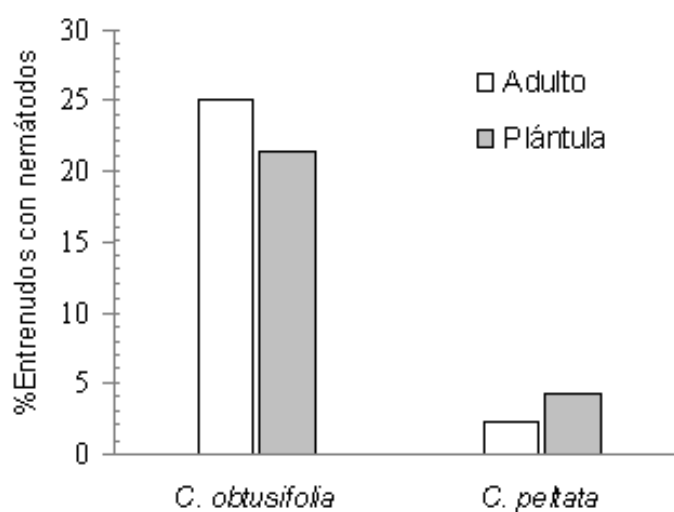


Fig.1. Porcentaje de entrenudos que presentaron nematodos en cada especie de *Cecropia* según la edad de los individuos colectados. 384 entrenudos total, 66 *C. obtusifolia*, 318 *C. Peltata*.

Cuadro 2. Número de sustratos con nemátodos en cada especie de *Cecropia* separados por edad. N=9.

Sustrato	<b>C. peltata</b>		<b>C. obtusifolia</b>	
	Adulto	Plántula	Adulto	Plántula
APR	-	3	-	-
Basurero	-	8	3	7
Tapizado	32	-	2	-
Raspado	42	-	10	4
Sucio	-	-	12	-

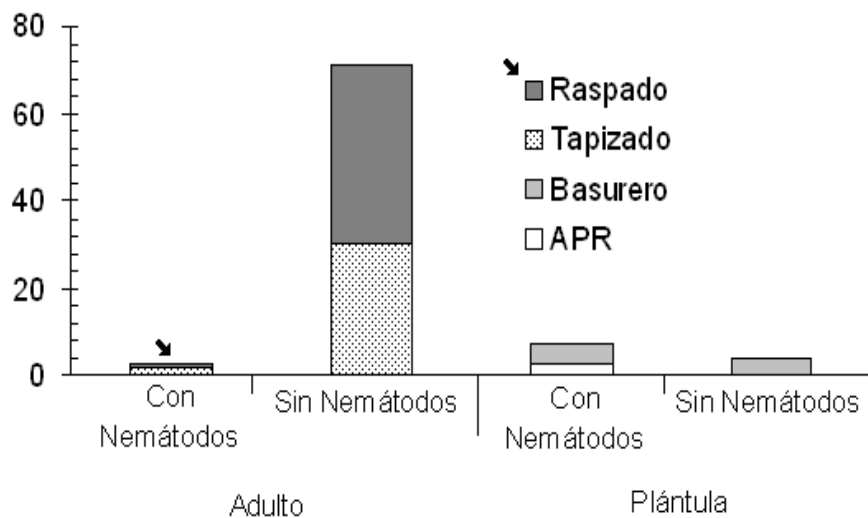


Fig.2. Cantidad de entrenudos con nemátodos y sin nemátodos por sustrato y edad de las plantas de *Cecropia peltata*.  $X^2=38.27$ ,  $gl=9$ ,  $p<0.001^*$ . 135 entrenudos de adultos y 183 de plántulas.

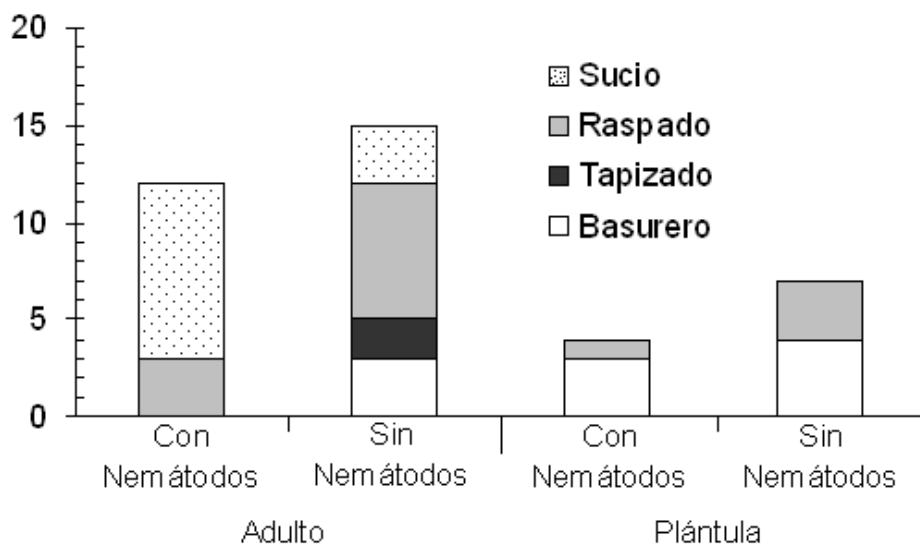


Fig.3. Cantidad de entrenudos con nemátodos y sin nemátodos por sustrato y edad de las plantas de *Cecropia obtusifolia*.  $X^2=8.43$ ,  $gl=3$ ,  $p=0.038^*$ . 52 entrenudos de adultos y 14 entrenudos de plántulas.

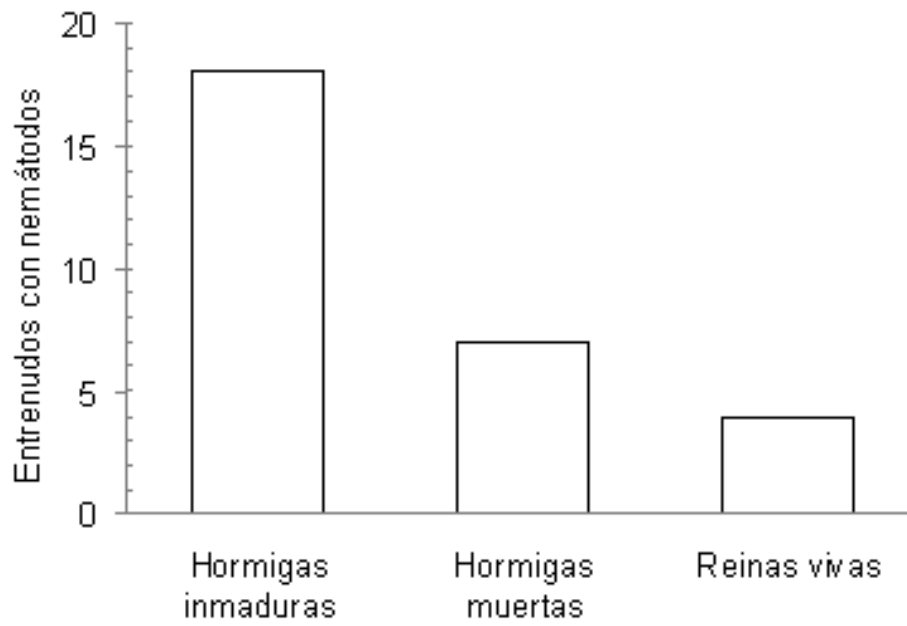


Fig.4. Cantidad de entrenudos que presentaron nemátodos en relación a la actividad de las hormigas en general en todas las plantas. 384 entrenudos.  $X^2=11.2$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.03$ ,  $n=29$



## Distribución diferencial de agallas en las hojas de tres especies de plantas

Marianela Masís

Coordinador: Paul Hanson

Se estudió la diversidad y abundancia de agallas en las hojas de tres especies de plantas: *Clidemia* sp., *Guatteria* sp. y *Croton* sp.. En *Clidemia* sp. se encontró un tipo de agalla inducida por una especie de nemátodo y en *Guatteria* sp., se encontró un tipo de agalla inducida por una especie de Cecidomyiidae, ambas poco abundantes y no mostraron agregación. En *Croton* sp. se encontraron 3 tipos de agallas, una inducida por una especie de ácaro (tipo A) y 2 producto de especies de Cecidomyiidae (tipo B y C). Todas mostraron agregación. Se encontró dependencia entre la presencia de las agallas tipo A y B y las agallas tipo B y C, pero no entre A y C. Se requiere de estudios de colonización y competencia para determinar el tipo de dependencia y la influencia que tienen las agallas de tipo B sobre los otros tipos de agallas. Otros parámetros que se deben considerar son características morfológicas y fisiológicas de la planta.

**Palabras Clave:** Agallas, Diversidad, Agregación, *Croton* sp, *Clidemia* sp., *Guatteria* sp., Cecidomyiidae.

Las plantas y los insectos han evolucionado estrechamente. Entre estos organismos existen múltiples relaciones tróficas y reproductivas; pero pocas como las agallas vegetales tienen una relación tan elaborada y compleja desde el punto de vista evolutivo (Nieves-Aldrey 1998). Las agallas son estructuras anormales de partes de los tejidos u órganos de las plantas que se desarrollan por la reacción específica a la presencia o actividad de un organismo inductor (Shorthouse y Rohfritsch 1992).

Existen diferentes grupos inductores de agallas; entre ellos, hongos, insectos, ácaros y nemátodos (Felt 1940 en Nieves-Aldrey 1998). Entre los insectos el grupo dominante es Cecidomyiidae (Diptera), muchas de estas especies ocasionan daño a plantas de interés agrícola (Barnes 1956 en Nieves-Aldrey 1998). En el caso de los ácaros inductores de agallas la mayoría pertenecen a la familia Eriophyiidae. Son parásitos obligados, altamente especializados, con un ciclo de vida muy rápido (Oldfield 2005).

La relación que los inductores presentan con la planta hospedera los hace sujetos para muchos tipos de investigaciones; como la selección del hábitat, interacciones herbivoría- parasitismo, organización de comunidades (Weis *et al.* 1988) y la estimación de riqueza de especies (Medianero *et al.* 2003). Por ejemplo, el género *Guatteria* (Annonaceae) por su amplia distribución sería un excelente modelo para estudios de diversificación (Erkens *et al.* 2007). En *Croton* (Euphorbiaceae) se han reportado diferentes agallas e inductores de la familia Cecidomyiidae, así como otros insectos asociados: parasitoides Hymenoptera; inquilinos Lepidoptera (Maia y Fernandes 2004).

Dependiendo de la densidad y efecto de las agallas en las plantas, éstas pueden ser consideradas plaga (Pfeffer 1954). O al contrario ser utilizadas para el control biológico en el caso de malezas (Ozman y Goolsby 2005). En el caso del *Clidemia* (Melastomataceae), la cual ha sido asociada con la pérdida de vegetación nativa en algunos lugares como Hawaii (Smith 1992) permitiría estudiar las aplicaciones en el control biológico. Pero para cualquiera de estas líneas de investigación es necesario describir primero la diversidad de los inductores de agallas y su abundancia en las plantas, es por ello que este estudio tiene como objetivo describir la diversidad y abundancia de agallas en estas tres especies de plantas.

## Materiales y métodos

El estudio se realizó el 21 de enero del 2010, en los márgenes de la quebrada La Gamba, Golfito. Se recolectaron de 3 a 5 ramas por árbol. De cada rama se cortaron los primeros 50 cm desde la punta. Se contaron el número de agallas en cada hoja (En *Croton* sp. además se clasificaron las agallas según la especie del inductor). Se excluyeron del estudio hojas poco desarrolladas (longitud menor de 20 cm). Se disectaron algunas de las agallas para determinar el grupo inductor. Para el análisis de datos se realizó un coeficiente de dispersión para determinar si existía agregación de las agallas en las hojas y una prueba  $X^2$  de independencia para determinar si la presencia de un tipo de agalla influía en la presencia de un segundo tipo de agalla.

## Resultados

Se muestrearon tres especies de árboles: *Clidemia* sp. (Melastomataceae), *Guatteria* sp. (Annonaceae) y *Croton* sp. (Euphorbiaceae). En *Clidemia* sp. se encontró un tipo de agalla inducida por una especie de nemátodo. De esta especie se muestrearon 53 hojas, de las cuales solo 4 hojas presentaban agallas, con una abundancia total de 5 agallas. En *Guatteria* se encontró un tipo de agalla inducida por una especie de Cecidomyiidae. Se muestrearon 146 hojas de las cuales solo 7 presentaban agallas, con una abundancia total de 7 agallas. Según el coeficiente de dispersión calculado, la distribución de las agallas en las hojas en *Clidemia* y *Guatteria* se da al azar, es decir no hay agregación (Cuadro 1).

En *Croton* sp. se encontraron 3 tipos de agallas. Una es inducida por una especie de ácaro (Agalla tipo A) y las otras dos inducidas por especies de Cecidomyiidae (Agalla tipo B y C). Estas agallas se distinguen por su morfología, la agalla tipo B es pubescente y la agalla tipo C es lisa, ambas son ovaladas. Se muestrearon 357 hojas de *Croton* sp., 162 no presentaban ningún tipo de agallas. La distribución de las agallas varía entre la presencia de un solo tipo, de dos o los tres tipos de agallas a la vez (Fig. 1). La agalla más abundante fue la Tipo A tanto en el total de las hojas (15112 agallas) (Fig. 2), como en el número de agallas por hoja (Cuadro 1).

En los tres tipos de agallas presentes en *Croton* sp. se observó una distribución de agallas agregada (Cuadro 1). Además se encontró que existe dependencia entre la presencia de agallas tipo A y B, así como en las Agallas tipo B y C. Pero no se observó dependencia entre las agallas tipo A y C (Cuadro 2).

## Discusión

Los factores que afectan el número y la distribución de las agallas son diversos y muchos aun están en discusión (Weis *et al.* 1988). En el caso de *Clidemia* sp. y *Guatteria* sp. no se observó agregación en las agallas de las hojas, a diferencia de *Croton* sp. en el que los 3 tipos de agallas presentes se encontró agregación. En ambos casos parámetros propios de la historia natural de cada especie, como la sobrevivencia, la tasa de desarrollo y la fecundidad de los inductores de agallas podrían estar influyendo en la agregación de las agallas (Weis *et al.* 1988).

Estudios también plantean: la hipótesis del vigor de la planta (en la que un inductor de agallas preferirá hospederos con mayores reservas) (Price 1991), considerar la edad del hospedero para la cual se han encontrado correlaciones tanto positivas y negativas al respecto (Askew 1962), el tamaño de la agalla (Ito y Hiji 2001) y la fenología (Akimoto y Yamaguchi 1994; Yukawa 2000). Esta última aunque es importante para todos los inductores, probablemente sea más importante para el grupo Cecidomyiidae que para los ácaros y nematodos (Hanson *com pers* ). Por lo que para este punto solo es posible

recomendar en futuros estudios incluir parte de estos parámetros que permitan explicar la dinámica de agregación de las agallas, ya que para este estudio no se tomaron en cuenta ninguno de ellos.

Para entender la dependencia entre los distintos tipos de agallas es necesario analizar la organización de la comunidad de los inductores de agallas, que debido a la alta especificidad con el hospedero se ve influenciada por las propiedades de la planta tales como arquitectura, aislamiento taxonómico y distribución geográfica (Strong *et al.* 1984). Ataques tempranos pueden alterar el crecimiento o afectar el órgano lo que reduce la disponibilidad de los sitios apropiados para desarrollar una agalla para otros insectos (Weis *et al.* 1988).

Otro punto a considerar es la competencia interespecífica que ha sido anteriormente propuesta como una explicación para las relaciones y distribución de los diferentes tipos de agallas, pero su aplicabilidad a las comunidades de insectos fitófagos sigue cuestionándose (Strong *et al.* 1984). El impacto de los enemigos naturales pueden también tener un papel en la organización de las comunidades de agallas. Los parasitoides pueden influenciar la riqueza de especies, manteniendo la densidad de las poblaciones por debajo del nivel en el cual el recurso se vuelve limitado (Weis *et al.* 1988).

Finalmente destacar que aunque no se hayan medido muchos de estos parámetros, la descripción de la diversidad sigue siendo un punto muy importante en la ecología de las plantas e inductores. Y los trabajos posteriores deben incorporar estos factores para realizar análisis integrales que permitan entender mejor las relaciones planta-inductor.

### **Agradecimientos**

A Paul Hanson, Eduardo Chacón y Federico Bolaños por la ayuda en los análisis del proyecto. Y a mis compañeros: Priscilla Alpízar, Arturo Angulo, Carlos Garita y María Fernanda Obando por su participación y ayuda en el trabajo.

### **Bibliografía**

- Akimoto, S. y Y. Yamaguchi. 1994. Phenotypic selection on the process of gall formation of a *Tetraneura* aphid (Pemphigidae). *Journal of Animal Ecology* 63: 727-738.
- Askew. R. 1962. The distribution of galls of *Neuroterus* (Hym: Cynipidae) on oak. *Journal of Animal Ecology* 31: 439-455.
- Erkens, R., L. W. Chatrou y J. Maas. 2007. A rapid diversification of rainforest trees (Guttaria; Annonaceae) following dispersal from Central into South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 399-411.
- Ito, M. y N. Hijii. 2001. Effect of shoot size and phenological variation of host plants on the spatial patterns of Cynipid galls. *Journal of Forest Research* 6:147-151.
- Maia, V. C. y G. W. Fernandes. 2004. Insect galls from Serra de São José (Tiradentes, MG, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64.
- Medianero E., A. Valderrama y H. Barrios. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* 89: 153-168.
- Nieves- Aldrey. J. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*. N° 23. 3-12.

- Oldfield, G. 2005. Biology of gall inducing Acari. En Raman. A, C. Schaefer y T. Withers. Biology, Ecology and evolution of gall- inducing Arthropods. Science Publishers, Inc. Orange, Australia 35-56.
- Ozman; S. y J. A. Goolsby. 2005. Biology and phenology of the eriophyid mite, *Floracarus perrepae*, on its native host in Australia, Old World climbing fern, *Lygodium microphyllum*. *Experimental and Applied Acarology* 35: 197–213.
- Pfeffer, A., 1954. *Lesnická zoologie*. Praha, SZN: 286 p
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62:244-25.
- Shorthouse, J, y O. Rohfritsch. 1992. *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, New York, Oxford, 285p
- Smith, C.W. 1992. Distribution, status, phenology, rate of spread, and management of clidemia in Hawai'i. In: Stone C.P., C.W. Smith, and J.T. Tunison, eds. *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawaii, management and research*. University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu, HI. p. 241-253.
- Strong, D. L., Lawton, J.R. Southwood. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Cambridge, Harvard University Press.
- Yukawa, J. 2000. Synchronization of gallers with host plant phenology. *The Society of Population Ecology* 42:105-113.
- Weis. A., R. Walton, y C. L. Crego. 1988. Reactive plant tissue sites and the populations biology of gall makers. *Annual Review Entomology* 33:467-86.

Cuadro 1. Coeficientes de dispersión y prueba de  $X^2$  para las tres especies estudiadas.

Especie	Tipo de agalla	Total de					
		Promedio/hoja	hojas	cd	chi	gl	p
<i>Clidemia</i>		0.094	53	1.33	69.2	52	0.11
<i>Guatteria</i>		0.048	146	0.96	139	145	0.75
<i>Croton</i>	Tipo A	42.33	357	3856.51	1372915.9	356	<0.001
	Tipo B	0.51	357	2.64	941.28	356	<0.001
	Tipo C	0.48	357	3.53	1254	355	<0.001

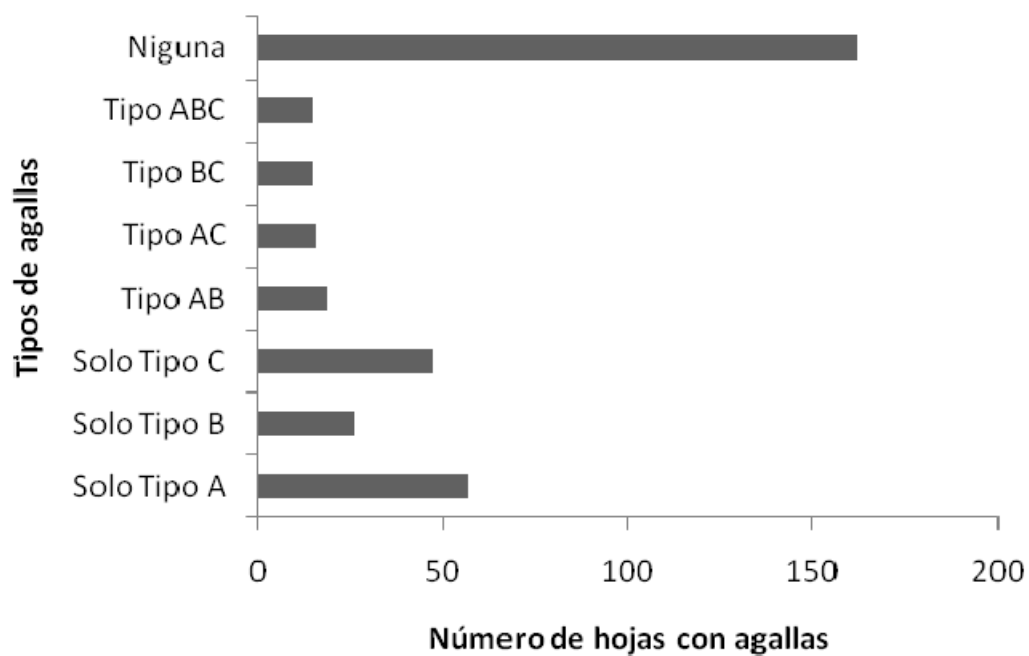


Fig 1. Distribución de los tipos de agallas encontrados en las hojas de *Croton* sp.

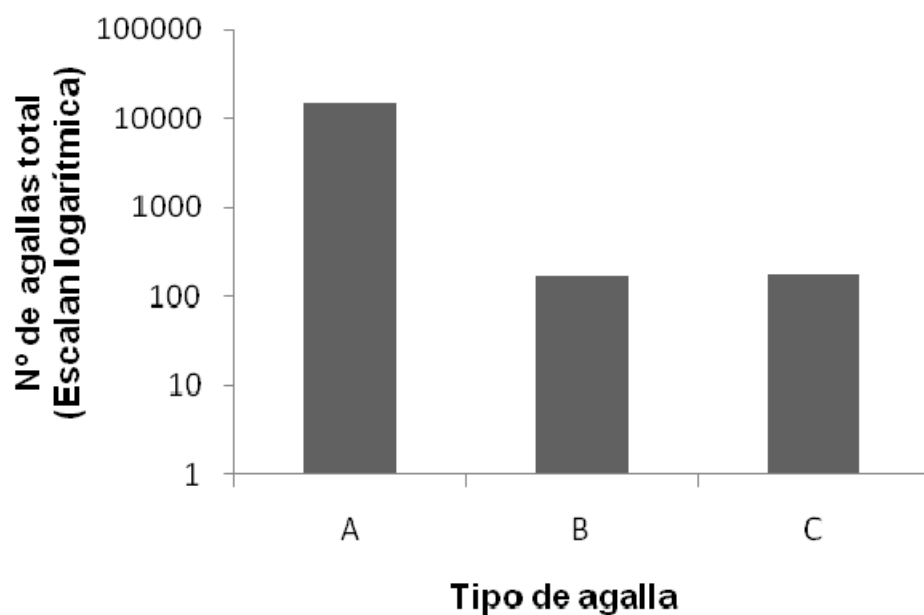


Fig 2. Abundancia total de agallas encontradas en las hojas *Croton* sp.

Cuadro 2. Análisis de independencia para los tipos de agallas presentes en las hojas de *Croton* sp.

Comparación	Chi	gl	p
AB	9.76816883	1	0.00177559*
AC	0.47774935	1	0.48944354
BC	8.69594121	1	0.00318919*

## Dinámica de forrajeo de Abejas y Avispas sociales en trampas de miel en el Refugio de Golfito

Yelma Pinto-Valerín

Coordinador: Jorge Lobo

Las abejas en su actividad de forrajeo muestran patrones de comportamiento que se adaptan a la explotación de un recurso efímero y espacialmente heterogéneo, como memoria, aprendizaje, territorialidad y reclutamiento. Se ha observado que las especies de abejas sociales tropicales difieren en su estrategia de reclutamiento a fuentes de alimento. En fuentes artificiales de alimento, se estudiaron las preferencias de color, la diversidad y abundancia de abejas y avispas sociales atraídas por la miel, la distribución de las especies a lo largo del transecto y la velocidad de reclutamiento a la fuente de alimento. Además se observaron interacciones agresivas intra e interespecíficas. Se observó que las abejas no presentaron ninguna preferencia por el color de la fuente de alimento. Los individuos de *T. corvina* presentaron una mayor tasa de reclutamiento dentro de las especies estudiadas, seguida por las abejas del género *Trigonisca*. Se pudo observar aprendizaje de la localización de la fuente de alimento en *T. fulviventris*, *T. silvestriana* y *Trigonisca*

**Palabras clave:** forrajeo, trampas de miel, interacciones sociales.

Las abejas son los polinizadores más importantes en una gran variedad de ecosistemas principalmente del neotrópico (Kuhn-Neto *et al* 2009; Rodríguez *et al* 2008). Se sabe que los insectos visitan las flores debido a un componente innato, sin embargo también hay un componente cognitivo, lo que hace que los polinizadores requieran el uso de información aprendida, como sería distinguir señales químicas, visuales y olfativas para localizar y explotar los recursos florales (Amaya, 2009).

Los grandes grupos sociales mantienen un fuerte control central de las funciones de la colmena, lo cual, les permite ser flexibles a los cambios ambientales (Biesmeijer y Slaa, 2004). Las abejas altamente sociables usan métodos sofisticados para explotar recursos como el polen, el néctar, el agua, la resina y los sitios para anidar (Nieh, 2004). Las abejas como *Apis mellifera* comunican la información de la fuente de alimento como distancia, posición y productividad por medio de una danza compleja, en cambio otras especies de Meloponini, se cree que solo indican la distancia y dirección del alimento (Aguilar, 2004). Muchas especies de abejas y avispas defienden sus fuentes de alimento de manera agresiva, lo cual es común en animales que su fuente principal de alimento es el néctar (Nagamitsu y Inoue, 1997). Los meliponidos también pueden producir pulsos de sonidos que pueden contener información de la distancia y la calidad de la fuente de alimento (Contrera y Nieh, 2007). Además de los sonidos también pueden dejar un rastro de hormonas en sustratos sólidos entre la fuente de alimento y el nido para ayudar a otros individuos a llegar a la fuente de alimento (Jarau *et al* 2006).

Para los insectos sociales intensas interacciones inter e intraespecíficas, favorecen estrategias para que el forrajeo se lleve a cabo en grupos, lo cual hace que sea más eficiente, y proporciona una mejor defensa del recurso (Lichtenberg *et al* 2010; Nieh *et al* 2005). Deben explotar varias fuentes de alimento, lo que les asegura cumplir con los altos requerimientos energéticos para el mantenimiento de la colonia (Boogert *et al* 2006). El olfato, las señales químicas y físicas juegan un papel importante en comunicar la ubicación de fuentes de alimento de alta calidad y para asegurarse quien esta recibiendo esa información (Hrncir *et al*, 2008).

El estudio del comportamiento de forrajeo de abejas en flores o en nidos presenta dificultades en bosques tropicales, por dificultades de observación obvias y por la dispersión de los recursos y de los nidos. La dispersión de miel en fuentes artificiales de alimento es una técnica que permite resolver parcialmente estas dificultades. En este proyecto, se utilizaron fuentes artificiales de alimento para estudiar las preferencias de color (rojo, azul, amarillo), la diversidad y abundancia de abejas y avispas sociales atraídas por la miel, así como la distribución de las especies a lo largo del transecto y la velocidad de reclutamiento a la fuente de alimento durante un periodo de tiempo definido.

El objetivo de la práctica es determinar si existe preferencia entre colores (rojo, azul y amarillo) de la fuente de miel. También se quiere determinar la diversidad y abundancia de abejas y avispas sociales atraídas por miel en un periodo de tiempo definido, así como la distribución de las especies a lo largo del transecto. Además se pretenden observar diversos comportamientos como el de reclutamiento, así como las interacciones intra e interespecíficas.

### **Materiales y Métodos**

Los muestreos de abejas se realizaron en el sector de La Gamba, Refugio Nacional de vida Silvestre de Golfito, durante dos días. El primer día se trazó un transecto de 42 puntos sobre la quebrada La Gamba, los cuales se encontraban separados 10 metros uno del otro. Los puntos fueron marcados con cinta topográfica para asegurar que fueran los mismos durante el segundo día. En cada uno de los 42 puntos se colgó un plato amarillo, que poseía un pedazo de tela amarillo encima sobre el cual se roció una mezcla de miel y agua. El primer día además de los platos amarillos también se colocaron cada tres puntos, platos rojos y azules, empezando en el punto 1; durante el segundo día sólo se colocaron platos amarillos. Los platos se colocaron en la misma área los dos días, pero no a la misma altura sobre el suelo.

Las observaciones se realizaron desde las nueve de la mañana hasta la una y media de la tarde, cada media hora se realizaba un conteo del número de individuos por especie o género (dependiendo de las posibilidades de identificación en el campo), y tres veces durante todo el periodo de observación, se roció el ambiente con miel para que el aroma se dispersara. El segundo día se realizaron dos observaciones más, una antes de la hora de inicio, o sea a las 8:30 am y otra al puro final de 1:30 a las 2: 00 pm.

Para determinar la preferencia de colores por individuo se compararon las frecuencias de abejas en cada color con una prueba  $\chi^2$  para las especies *Trigona fulviventris*, *Trigona silvestriana*, *Apis mellifera*, *Trigonisca* y *Plebeia*. No se realizó con las demás especies presentes en el día 1, debido a que su número de individuos era muy bajo. Para estas mismas especies pero substituyendo *A. mellifera* por *Trigona corvina* se graficó el número de individuos por hora que llegaban a cada plato, para ambos días, con el objetivo de observar el patrón de reclutamiento de cada especie.

Para ver si las especies presentaron aprendizaje de la ubicación de la fuente de alimento se observaron las abejas que llegaron a los platos a una hora previa a la hora que se comenzó el primer día y sin haber colocado la fuente de alimento.

Para el estudio de interacciones intra e interespecíficas, durante los conteos de abejas se anotó también el número de interacciones intra e interespecíficas por especie. En las interacciones se consideró como “desplazamiento” cuando algún individuo lograba que otro abandonara el plato con miel, fuera herido o muriera.

Para determinar si la distribución de las abejas por plato cambia durante el día, se confeccionó un gráfico de la cantidad de individuos por especie según el número de plato



en el que se encontraban para determinar si la distribución de las diferentes especies por el transecto fue o no constante.

## Resultados

Durante el período de muestreo se pudieron observar un total de 16 especies de abejas y avispas, las cuales llegaron a los comederos artificiales (Cuadro I). Para el análisis se seleccionaron las especies donde se obtuvieron más observaciones tanto en el número de individuos como en el número de platos visitados. Con este criterio las seleccionadas fueron *T. fulviventris*, *T. silvestriana*, *Trigonisca*, *A. mellifera*, *T. corvina* y *Plebeia*.

Ninguna de las especies o géneros presentó preferencia por un color específico. Los valores de las pruebas estadísticas para cada grupo fueron: *T. fulviventris* ( $\chi^2$ : 0.0569, gl: 2,  $P > 0.9719$ ), *T. silvestriana* ( $\chi^2$ : 0.3682, gl: 2,  $P > 0.8335$ ), *A. mellifera* ( $\chi^2$ : 0.6032, gl: 2,  $P > 0.7396$ ), *Trigonisca sp* ( $\chi^2$ : 1.134, gl: 2,  $P > 0.5672$ ) y *Plebeia* ( $\chi^2$ : 0.6861, gl: 2,  $P > 0.7096$ ) (Fig. 1).

La especie que obtuvo una menor tasa de reclutamiento fue *T. fulviventris* de la cual se observaron en el día 1 un máximo de 35 individuos y en el día 2, 32 individuos. De nueve a diez de la mañana se alcanzó un mayor número de individuos en el día 2, pero en el resto de periodos fue mayor la cantidad de individuos durante el día uno (Fig. 2). En esta especie se observó una localización muy rápida del recurso (90 minutos hasta el máximo de abejas), sin embargo ese número declinó paulatinamente a partir de la mitad de la mañana.

La otra especie que mostró un número máximo bajo de individuos fue *Plebeia* el cual en el día 1 llegó a 59 individuos en el último periodo de ese día. El número de individuos se fue incrementando poco a poco desde el primer periodo presentando a las doce medio día una disminución. En el día 2 hay un incremento en el número de individuos hasta llegar a las doce medio día, luego de eso la cantidad de individuos disminuye (Fig. 5).

*T. silvestriana* durante el primer día mostró un alto número máximo de abejas reclutadas, pero el incremento del número de abejas de esta especie fue lento a lo largo de la mañana. En el segundo día el tiempo de reclutamiento fue más rápido, (Fig. 3) e igualmente que en el primer día, la especie llegó a dominar una gran cantidad de fuentes de miel.

Las abejas del género *Trigonisca* presentaron un incremento lento del número de abejas durante el día, pero la velocidad de reclutamiento fue mayor en el segundo día. En ambos casos la cantidad de individuos aumenta conforme va pasando el tiempo hasta alcanzar el máximo de individuos durante el último periodo de observación (Fig. 4).

En el caso de *T. corvina* sólo estuvo presente en el segundo día, los individuos empezaron a llegar a las trampas de miel a partir de medio día donde fueron incrementando hasta un alto número hasta el fin del muestreo (Fig. 6). De todas las especies, fue la que mostró mayor incremento del número de abejas a partir del momento en que llegó el primer individuo.

Se pudieron observar diversos comportamientos que indican aprendizaje por parte de los individuos de las diferentes especies. En el caso de *T. fulviventris* durante el segundo día en el primer periodo antes de colocar la miel ya habían 13 individuos presentes esperando el alimento, lo que puede indicar que recuerdan el lugar donde se encuentra el alimento (Fig. 2). Las demás especies mostraron si no en todos los periodos en la mayoría una mayor cantidad de individuos durante el segundo día, lo cual podría

indicar que recuerdan el lugar donde se encontraba la fuente de alimento como es el caso de *Trigonisca* (Fig. 5), *T. silvestriana* (Fig. 4) y *T. fulviventris* (Fig. 2).

Algunas especies y géneros como *A. mellifera*, *Plebeia*, *Scauria* y *Tetragona* no presentaron interacciones intraespecíficas. La especie con mayor cantidad de interacciones de este tipo fue *Trigonisca* con un total de 17 y en tres ocasiones logró desplazar al otro individuo (Cuadro I). Las interacciones interespecíficas se dieron en un mayor número de especies y en la mayoría de los casos una de las dos especies era desplazada. La mayor cantidad de interacciones se dieron entre *T. silvestriana* y *Trigonisca* donde el resultado en todos los casos fue el desplazamiento de *Trigonisca*. Las avispas de la familia Vespidae, en todas sus interacciones, desplazaron individuos de otras especies.

Las figs. 7 y 8 muestran la distribución de abejas a lo largo del transecto durante el primer y segundo día. Los conteos de la figura son los promedios del número de abejas contadas en cada plato durante cada día de observaciones. Se comprueba que el patrón de distribución a lo largo del transecto de cada especie durante el segundo día es muy semejante al del primer día. En el caso de *T. corvina* esta se encuentra presente en los primeros transectos solamente y solo estuvo presente durante el segundo día.

## Discusión

La falta de preferencia de las abejas hacia algún color específico pudo haberse debido a la proximidad entre los platos del mismo color (fueron colocados muy próximos en el mismo punto), por lo que el olor a miel pudo haber orientado a las abejas a pesar de las diferencias que ellas tienen en la percepción del rojo, azul y amarillo. La capacidad de las abejas melipónidas de dejar señales químicas para indicar la fuente del alimento (Barth *et al*, 2008), pudo haber contribuido a orientarse sin importar el color.

Se pudo observar en todas las especies que el número de individuos aumentaba conforme avanzaba el día, y conforme iban aumentando el número de visitas de otros individuos. Según Barth *et al* (2008), esto se debe a que los individuos cuando visitan una fuente de alimento dejan una marca de carácter hormonal. La disminución en horas avanzadas de la mañana del número de individuos en las trampas de miel, observada en alguna especie pueden deberse a cambios climáticos que en algunas ocasiones afectan su comportamiento, como son la temperatura, humedad, el grado de insolación, presencia de viento etc. Sin embargo estas variables no se midieron por lo cual no podemos saber si los cambios en la abundancia entre los días como *T. silvestriana* (Fig. 3) o en un mismo día como en el caso de *T. fulviventris* (Fig.2) se deban a eso.

Se sabe que la velocidad de reclutamiento de *T. corvina* es relativamente alta en comparación con otras especies (Aguilar, 2004). Esta alta capacidad de reclutamiento explica porque fué la especie que mayor cantidad de individuos presentó en las trampas de miel. Aunque su actividad comienza a partir de medio día y no desde la mañana como en las demás especies, alcanzó los valores más altos de individuos por plato. También pudo haberse visto afectada por condiciones ambientales que en el presente estudio no se tomaron en cuenta. En la mayoría de los casos en el segundo día había mayor cantidad de individuos que en el primero, lo cual es posible a que las abejas tengan memoria acerca de donde se encuentran las fuentes de alimento y puedan volver a ellas directamente. Esto les podría ahorrar tiempo de forrajeo, volviéndose más eficiente y logrando reclutar mayor cantidad de individuos.

Se sabe muy poco de los comportamientos agresivos que presentan los melipónidos, de sus comportamientos individuales o grupales (Nieh *et al* 2005). Sin embargo la agresión se ha visto como una manera de competencia evitando que otros

individuos se acerquen al alimento (Lichtenberg y Imperatriz-Fonseca, 2010). Era más frecuente observar interacciones agresivas con individuos de la misma especie o de especies diferentes cuando había mayor cantidad de individuos en los platos, los platos con menor cantidad de individuos tenían muy pocas interacciones, o no las tenían del todo ya que hay menor competencia. Esas reacciones tan específicas dependen de los sistemas de comunicación y de reclutamiento, así como de la morfología y el comportamiento de los individuos (Nagamitsu y Inoue, 1997).

La distribución de las especies a lo largo del transecto va a depender fundamentalmente de la distancia que haya desde la fuente de alimento al nido y del rango de vuelo de las abejas alrededor del nido. La mayoría de las especies tienen una distancia máxima de la que se alejan del nido forrajeando por alimento (Kuhn-Neto et al, 2009). El transecto en el río no era en línea recta, y no eran tantos puntos, por lo que si había un nido cerca es probable que, para una especie de amplio forrajeo como lo puede ser *T. silvestriana* por el tamaño de sus obreras, todos los platos estuvieron dentro del rango de forrajeo de un nido (Fig.7). En otras especies como *T. fulviventris* no se observaron abejas en secciones del transecto durante los días de observaciones, lo que podría ser explicado por la presencia de abejas de más de un nido en el transecto, y los puntos sin visitas son áreas donde los puntos de forrajeo no se traslapan. También puede deberse a que esos platos tengan condiciones que no favorecen el forrajeo de esta especie particular.

## **Bibliografía**

- Aguilar, I. Communication and recruitment for the collection of food in stingless bees: a behavioral approach. Tropical Beekeeping: Research and Development for Pollination and Conservation conference 22-25 February 2004. San José, Costa Rica.
- Amaya, M. 2009. Memoria y Aprendizaje en las Escogencias Floral de las Abejas. Acta biológica Colombiana 14 (2): 125-136.
- Barth, F., Hincir, M. y S. Jarau. 2008. Signal and cues in the recruitment behavior of stingless bees (Meliponini). J. Comp. Physiol. A. 194: 313-327.
- Biesmejer, J. y E. Slaa. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. Apidologie 35: 143-157
- Boogert, N., Hofstede, F. y I. Aguilar. 2006. The use of food source scent marks by the stingless bee *Trigona corvina* (Hymenoptera: Apidae): the importance of the depositor's identity. Apidologie 37: 366-375.
- Contrera, F. y J. Nieh. 2007. Effect of forager-deposited odors on the intra-patch accuracy of recruitment of the stingless bees *Melipona panamica* and *Partamona peckolti* (Apidae, Meliponini). Apidologie 38: 584-594.
- Hincir, M., Schorkopf, D., Schmidt, V., Zucchi, R. y F. Barth. 2008. The sound field generated by tethered stingless bees (*Melipona Scutellaris*): inferences on its potential as a recruitment mechanism inside the hive. The journal of experimental biology 211: 686-698.
- Jarau, S., Shultz, C., Hincir, M., Francke, W., Zucchi, R., Barth, F. y M. Ayasse. 2006.

- Hexyl Deconate, the First Trail Pheromone Compound Identified in a Stingless Bee, *Trigona recursa*. *Journal of Chemical Ecology* 32: 1555-1564.
- Kuhn-Neto, B., Contrera, F., Castro, M. y J. Nieh. 2009. Long distance foraging and recruitment by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. *Apidologie* 40: 472-480.
- Lichtenbeg, E., Imperatriz-Fonseca, V. y J. Nieh. 2010. Behavioral suites mediate group-level foraging dynamics in communities of tropical stingless bees. *Insect. Soc.* 57: 105-113.
- Nagamitsu, T. y T. Inoue. 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. *Oecologia* 110: 432-439.
- Nieh, J. 2004. Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Apidologie* 35: 159-182.
- Nieh, J., Kruizinga, K., Barreto, L., Contrera, F. y V. Imperatriz-Fonseca. 2005. Effect of group size on the aggression strategy of an extirpating stingless bee, *Trigona spinipes*. *Insect. Soc.* 52: 1-8.
- Olferton, J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. *Bol. DS.E.A.* (26): 741-758.
- Rodríguez, S., Manrique, A. y M. Velásquez. 2008. Diversidad de la comunidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponina) en bosque seco tropical en Venezuela. *Zootecnia Tropical* 26 (4): 523-530.

Cuadro I. Especies de abejas y avispas observadas en el transecto de la Gamba durante los días del muestreo.

Presentes ambos días	Presentes solo en el segundo día
<i>Trigona silvestriana</i>	<i>Polistes sp.</i>
<i>Trigona fulviventris</i>	<i>Oxytrigona sp.</i>
<i>Tetragona sp</i>	<i>Partamona sp.</i>
<i>Trigonisca sp.</i>	<i>Scaura sp.</i>
<i>Plebeia sp.</i>	<i>Trigona corvina</i>
<i>Apis mellifera</i>	<i>Melipona sp.</i>
Vespidos	

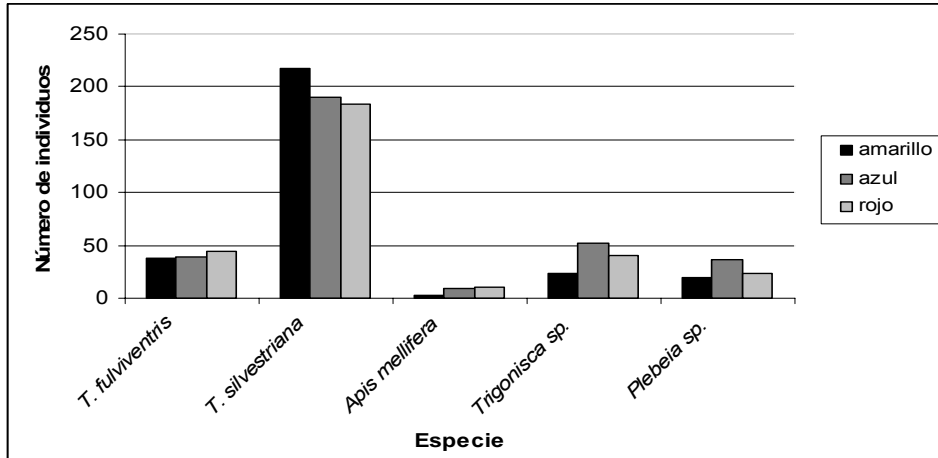


Fig. 1. Diferencia del número de individuos por especie según el color del plato con miel que escogieron para forrajear.

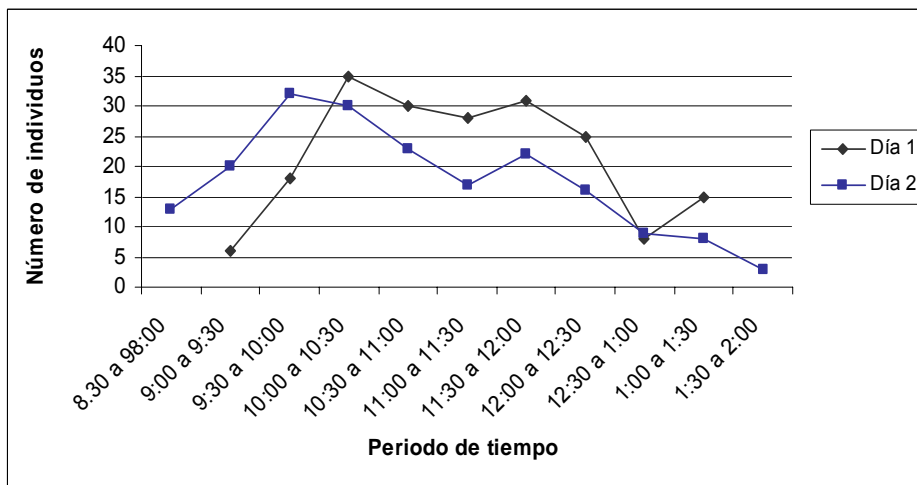


Fig. 2. Número total de individuos de *T. fulviventris* en los platos de miel contabilizados según el periodo de tiempo en ambos días de muestreo.

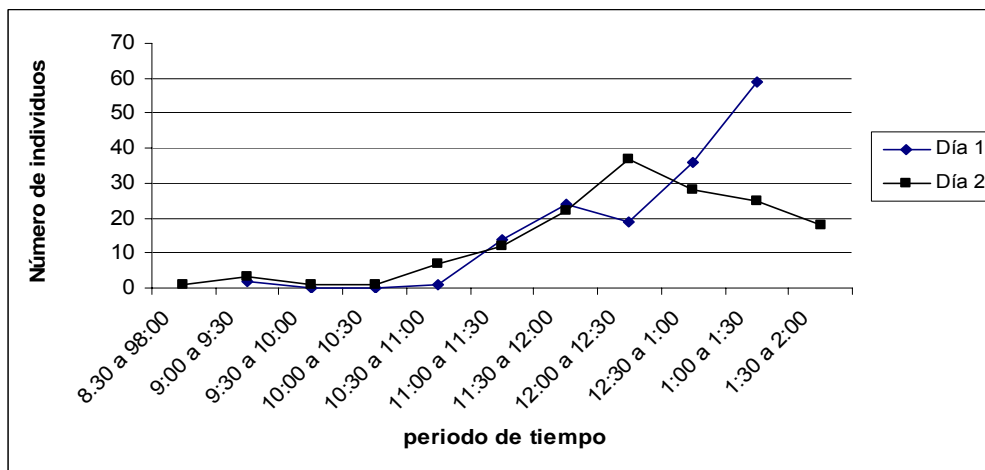


Fig. 3. Número total de individuos de *Plebeia* en los platos de miel contabilizados según el periodo de tiempo en ambos días de muestreo.

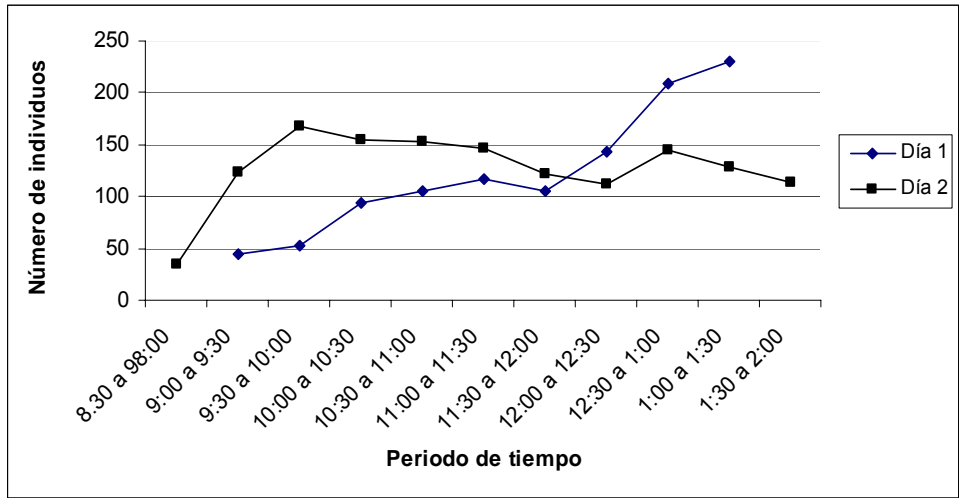


Fig. 4. Número total de individuos de *T. silvestriana* en los platos de miel contabilizados según el periodo de tiempo en ambos días de muestreo.

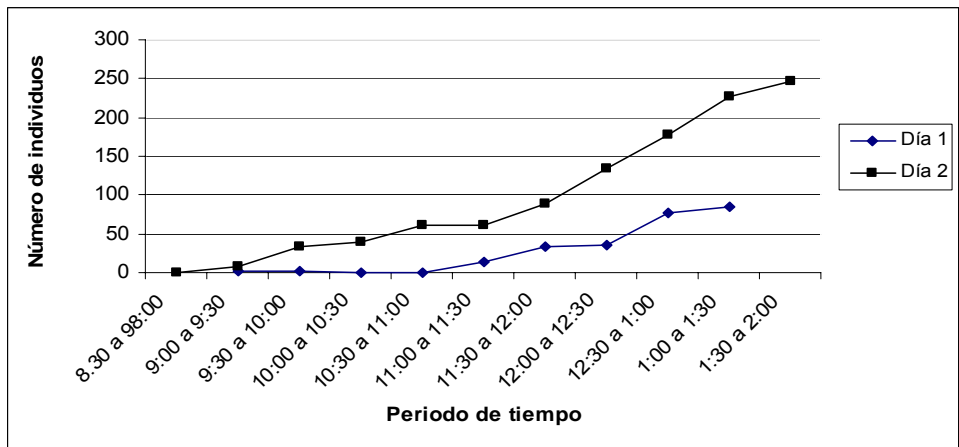


Fig. 5. Número total de individuos de *Trigonisca* en los platos de miel contabilizados según el periodo de tiempo en ambos días de muestreo.



Fig. 6. Número total de individuos de *T. corvina* en los platos de miel contabilizados según el periodo de tiempo en ambos días de muestreo.

Cuadro II. Cantidad de interacciones intraespecificas y desplazamientos por especie.

Especie	Total de interacciones	Desplazamiento
<i>T. silvestriana</i>	5	0
<i>T. fulviventris</i>	4	3
<i>Trigonisca sp</i>	17	3
Vespidae	2	2
<i>Partamona sp</i>	3	3

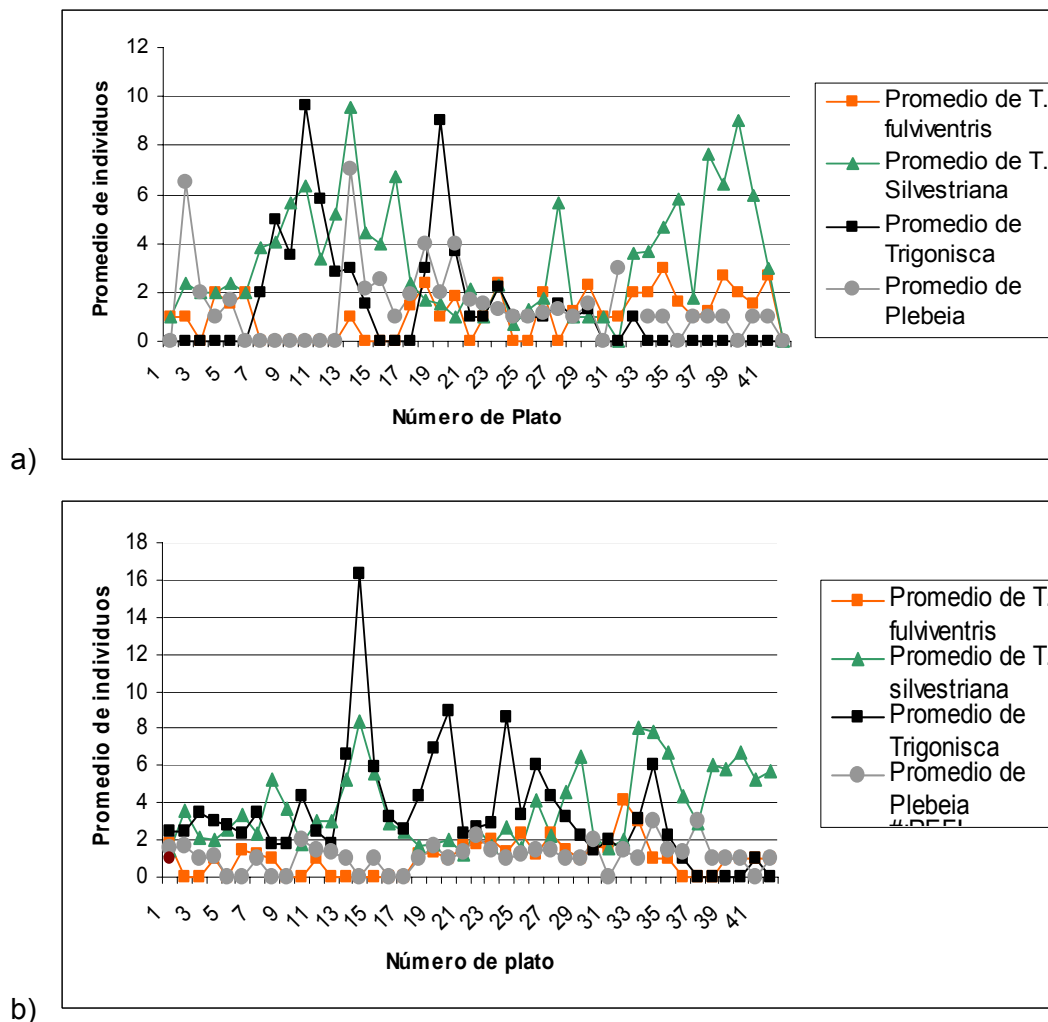


Fig. 7. Promedio de individuos según la especie por plato a través del transecto en a) día 1 y b) día 2.

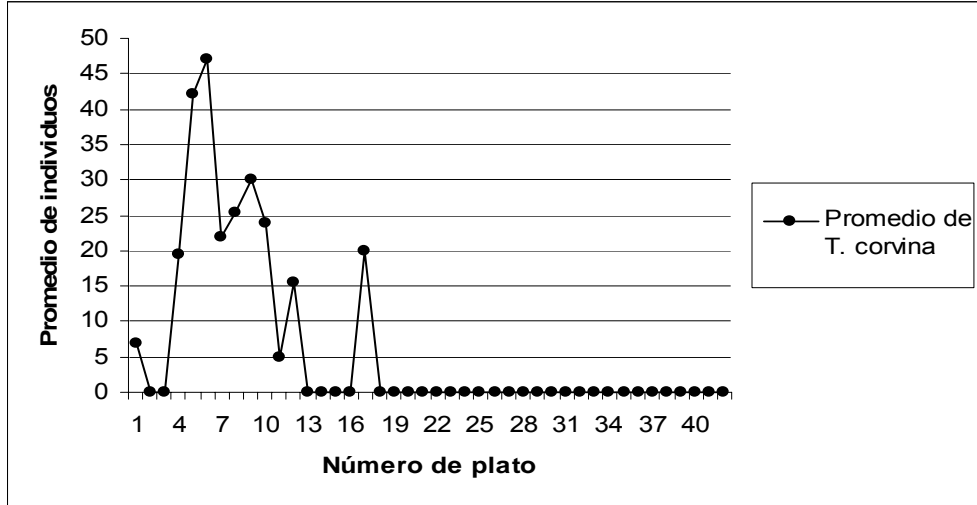


Fig. 8. Promedio de individuos de *T. corvina* por plato a través del transecto en segundo día.



## ¿Cómo está la Llama del Bosque “quemando” a las abejas en Gofito?

Carlos Garita Alvarado

Coordinador: Jorge Arturo Lobo Segura

Las plantas introducidas han sido reconocidas por presentar diversos efectos en las poblaciones silvestres de otros organismos. En *Spathodea campanulata*) se ha reconocido la presencia de compuestos tóxicos en las flores tanto para abejas, hormigas y dípteros; y es común encontrar gran cantidad de estos insectos muertos en estas flores. Se planteó la pregunta si las flores de *S. campanulata* funcionan como trampas al seguir atrayendo abejas que se ahogarían en el agua acumulada en las flores. Se estimó la abundancia de abejas en el Naranjal por medio de visitas a platos amarillos con miel. Esta se comparó con las frecuencias relativas de las abejas encontradas en flores caídas de *S. campanulata* y con las estimaciones de abundancia de la Gamba. Estas dos comparaciones de frecuencias fueron diferentes, sugiriendo que *Trigona corvina* es la especie más afectada. También se compararon entre los porcentajes de flores con abejas entre flores “nuevas” y “viejas” y las frecuencias relativas abundancia en las flores de cada especie. Los porcentajes de flores con abejas no fueron diferentes entre ambas edades de flores, pero , , presentando un patrón a través del tiempo para *T. corvina* que disminuyó su frecuencia de abundancia. En conclusión, *S. campanulata* presenta un efecto negativo para la población de abejas del Naranjal, en particular para algunas especies que son más atraídas a sus flores.

**Palabras claves** plantas introducidas, *Spathodea campanulata*, mortalidad de insectos

Las plantas introducidas han sido reconocidas por presentar diversos efectos en las poblaciones silvestres de otros organismos. Estos efectos van desde pérdida de diversidad y cambio en la composición de especies de otras plantas (Rodríguez 2001), alteración de las relaciones planta nativa-polinizador (Ghazou 2004), hasta extinción de especies de plantas nativas (Chacón y Saborio-R 2006).

*Spathodea campanulata* (conocida como “Llama del bosque”) es una especie originaria de África, naturalmente polinizada por aves y mamíferos (Trigo y Santos 2000), y que ha sido introducida con fines ornamentales en Costa Rica. Se ha reconocido la presencia de compuestos tóxicos en las flores de esta planta tanto para abejas, hormigas y dípteros (de Moraes-Alves *et al.* 2003, Cintra *et al.* 2005) y es común encontrar gran cantidad de estos insectos muertos en estas flores.

A pesar la importancia de la abejas y dípteros en general en la polinización de plantas en los trópicos (Lobo 2005), los estudios relacionados con *S. campanulata* y mortalidad de insectos en sus flores han sido pocos. Estos se han enfocado a la descripción de las especies muertas en las flores o en diferencias en mortalidad a través del tiempo luego de la anthesis de la flor, mientras está unida aún a la planta (Trigo y Santos 2000), y es poco lo que se sabe acerca del impacto verdadero de la mortalidad de las abejas.

Además, basados en observaciones en el campo se plantea la pregunta ¿estas flores, al estar en el suelo, funcionan como trampas al seguir atrayendo abejas que se ahogarían en el agua acumulada en las flores?.

Basado en todo lo anterior, los objetivos de este trabajo son : comparar la diversidad y abundancia de abejas encontradas muertas en flores de *S. campanulata* y las observadas en trampas de miel en Refugio de Vida Silvestre de Gofito. para determinar si alguna especie está siendo más perjudicada por mortalidad en flores de *Spathodea*. Además, determinar si la permanencia de flores en el suelo produce una mayor

mortalidad para ciertas especies de abejas a través del tiempo al continuar funcionando como como trampas después de caídas.

## Materiales y métodos

El estudio se realizó el 10 de enero en El Naranjal, Golfito; lugar anteriormente utilizado como una plantación de árboles frutales y que actualmente es un bosque en regeneración parte del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. Se colocaron 35 platos amarillos con miel en el sendero principal del Naranjal, separados por 10m y se observaron de 8am. a 1:00pm., cada 30 minutos. En cada observación se anotó el número de visitas por especie o género (dependiendo de la capacidad de identificación) y este número de visitas se utilizó como un estimador de la abundancia por especie en el Naranjal. Además se colectaron, bajo tres árboles, 133 flores de *S. campanulata* que tuvieran abejas, las cuales fueron identificadas posteriormente en el laboratorio. Se realizaron dos pruebas de Chi cuadrado: una Para para determinar si alguna especie de abeja está siendo más perjudicada por las flores se compararon las frecuencias relativas de abundancia de cada especie de abejas presente en las flores caídas con las frecuencias relativas de las visitas a los platos con miel por medio de una prueba  $X^2$ . ; Para determinar la heterogeneidad de la composición de abejas atraídas por la miel dentro del RVSG se compararon as frecuencias relativas de cada especie del Naranjal con las obtenidas en otro sitio dentro del RVSG (La Gamba), caracterizado por ser un área con mayor cobertura de bosque primario. Esta última comparación permitiría ampliar la diversidad del muestreo dentro del RVSG, equilibrando la intensidad de muestreo en flores y en trampas de miel, ya las abejas encontradas en las flores corresponden a varios días de captura.

Además, se colectaron 342 flores de *S. campanulata* bajo árboles en los alrededores del Depósito de Golfito y se clasificaron según dos categorías: “nuevas” (105 flores) y “viejas” (237 flores). Esta separación fue posible ya que al ser más viejas las flores tienden a ponerse de color café. Se determinó el porcentaje de flores con abejas y la abundancia relativa de cada especie para las flores “nuevas” y “viejas” que presentaron abejas. Se realizaron dos pruebas de Chi cuadrado para comparar entre flores nuevas y viejas: una para comparar la frecuencia relativa de flores que presentaron abejas; y otra para comparar la frecuencias relativas de abundancia de cada especie.

## Resultados

Se observaron 1199 abejas de seis especies que visitaron los platos con miel; la especie *Plebeia sp.* fue la que presentó mayor número de visitas (41%). En las flores caídas se encontraron 269 abejas de siete especies, siendo la especie *Trigona corvina* la más abundante (63%) (Fig. 1). Las frecuencias relativas de las especies de abejas observadas en los platos con miel y las encontradas en las flores fueron diferentes ( $\chi^2=436.64$ ,  $gl=6$ ,  $p<0.05$ ). Además, se encontraron diferencias en las frecuencias relativas de las visitas de abejas a los platos con miel en la Gamba y el Naranjal ( $\chi^2=1573.4$ ,  $gl=9$ ,  $p<0.001$ ). La especie más abundante en la Gamba (*T. silvestriana*) no se observó en el Naranjal y la especie *T. corvina*, que se encontró en mayor frecuencia en las flores caídas en el Naranjal, no se encontró en la Gamba (Fig. 2).

No se observó diferencias en las frecuencias relativas de flores que presentaron abejas entre flores “nuevas” y “viejas” ( $\chi^2=4.12$ ,  $gl=1$ ,  $p>0.05$ ) (Fig. 3). Se encontraron siete especies de abejas en estas flores y las frecuencias relativas de las especies de abejas encontradas en flores “nuevas” y “viejas” fueron diferentes ( $\chi^2=12.6$ ,  $gl=5$ ,  $p<0.05$ ) (Fig. 4). Además se observó que la especie *T. corvina* está presente en una proporción

más alta en flores nuevas que en flores viejas, indicando que la entrada de las otras especies se da posteriormente en mayor frecuencia.

## Discusión

La mayor cantidad de la especie *T. corvina* en las flores caídas que en los platos con miel sugiere que esta especie está siendo más atraída hacia las flores de *S. campanulata* y, por lo tanto, es la especie más perjudicada, ya que se presenta una mortalidad preferencial para esta especie. Sin embargo al comparar con la Gamba se observa que *T. corvina* no se encuentra en este otro sitio (sí se encuentra). Posiblemente esta especie sea más de sitios alterados, características no presentes en la Gamba. Además *T. silvestriana*, que no se encontró en el Naranjal, posiblemente sea una especie más de sitios poco alterados. Este patrón no concuerda con el hallado por Johnson y Hubbell (1974) que encontraron estas dos especies en un mismo sitio de muestreo en Turrialba, Costa Rica, sugiriendo que en Golfito se presenta un patrón diferente en estas especies.

No se puede ver claramente un efecto de las flores como trampas, , al no encontrarse diferencias en los porcentajes de flores con o sin abejas entre flores nuevas y viejas. Sin embargo aparece un patrón interesante al comparar los porcentajes de frecuencia de las diferentes especies, sugiriendo que *T. corvina* entra en alta frecuencia a las flores cuando estas recién caen. Luego se da la entrada de otras especies disminuyendo la frecuencia relativa de *T. corvina* en las flores viejas. Este cambio en las frecuencias de abundancia de abejas en flores “nuevas” y “viejas” presenta importancia si se quisiera dar un manejo a las flores caídas, ya que sería mejor aislar las flores caídas de las abejas cuando estas recién caen y la frecuencia de otras especies es menor. De esta forma se afectarían menos individuos de especies diferentes a *T. corvina*.

En conclusión, *S. campanulata* presenta un efecto negativo en la población de abejas del Naranjal, siendo la especie *T. corvina* la más afectada. Además el cambio en las frecuencias de abundancia de abejas en flores “nuevas” y “viejas” presenta importancia si se quisiera dar un manejo a las flores caídas.

## Bibliografía

- Chacón, E. y G. Saborio. 2006. Análisis taxonómico de las especies de plantas introducidas en Costa Rica. *Lankesteriana* 6(3): 139-147.
- Cintra, P., O. Malaspina y C. Bueno. 2005. Plantas tóxicas para abejas. *Arq. Inst. Biol.* 72(4): 547-551.
- de Moraes-Alves, M., V. Alves-Júnior, M. Fernandes y J. do Nascimento. 2003. Fitotoxicidade em *Apis mellifera* africanizada (Hym.:Apidae). I. Secção de botão floral e néctar de *Spathodea campanulata* Beauvois (Bignoniaceae). *Biotemas* 16(2): 89-103.
- Ghazou, J. 2004. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica* 36(2): 156-164.
- Johnson, L y S. Hubbell. 1974. Aggression and competition among stingless bees: field studies. *Ecology* 55(1): 120-127
- Lobo, J. 2005. Las abejas sin aguijón del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, p.159-167. En Lobo, J. y F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito, Costa Rica*. Heredia, Costa Rica.
- Pianaro, A., J. Pereira, D. Trevisan, N. Kazue y R. Braz-Filho. 2007. Iridoid glucoside and antifungal phenolic compounds from *Spathodea campanulata* roots. *Semina: Ciências Agrárias, Londrina* 28(2): 251-256.

Rodríguez, J. 2001. La amenaza de las especies exóticas para la conservación de la biodiversidad suramericana. *Interciencia* 26(10): 479-483.

Trigo, J. y W. Santos. 2000. Insect mortality in *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae) flowers. *Rev. Bras. Biol.* 60(3): 537-538.

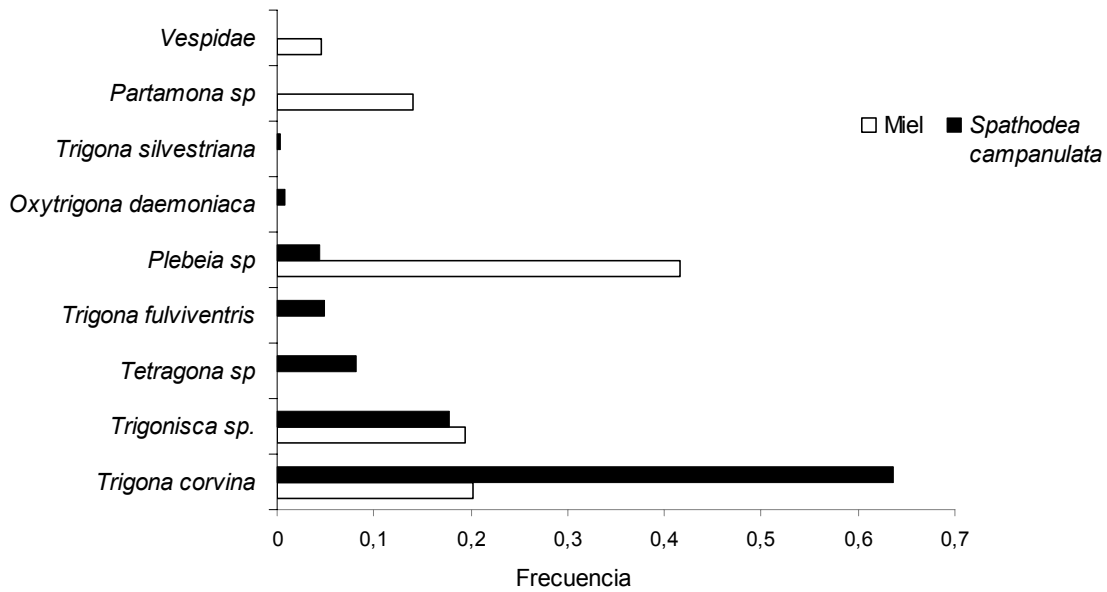


Fig. 1. Frecuencias relativas de las visitas de abejas a los platos con miel y frecuencias relativas de la abejas las encontradas en las flores de *Spathodea campanulata*, El Naranjal, Golfito 2010.

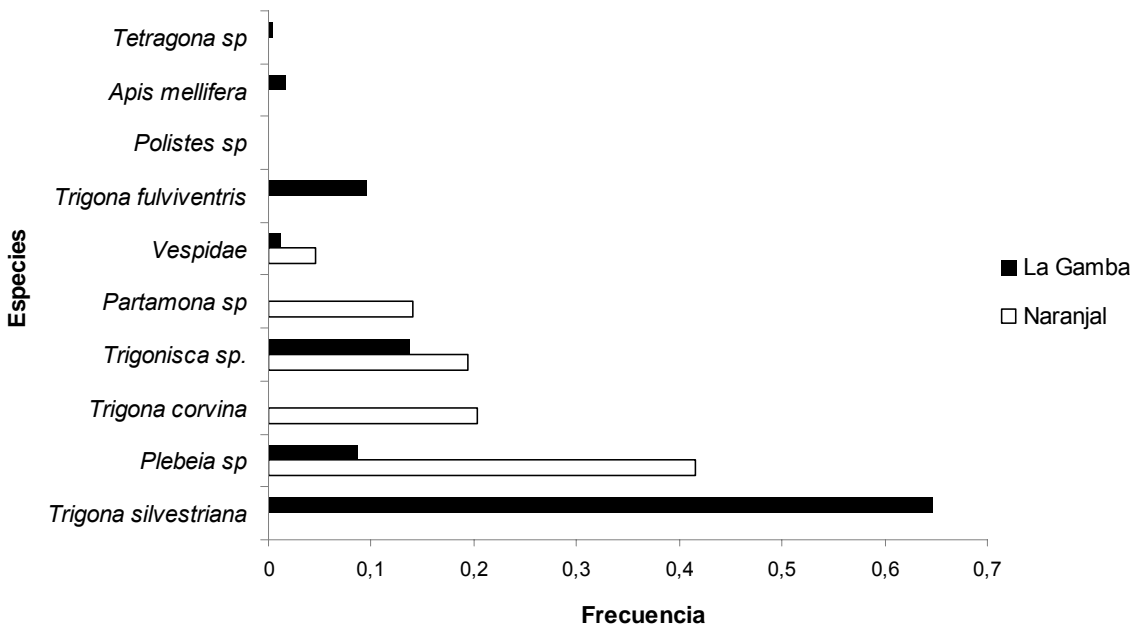


Fig. 2. Frecuencias relativas de visitas a platos con miel en la Gamba y El Naranjal, Golfito 2010.

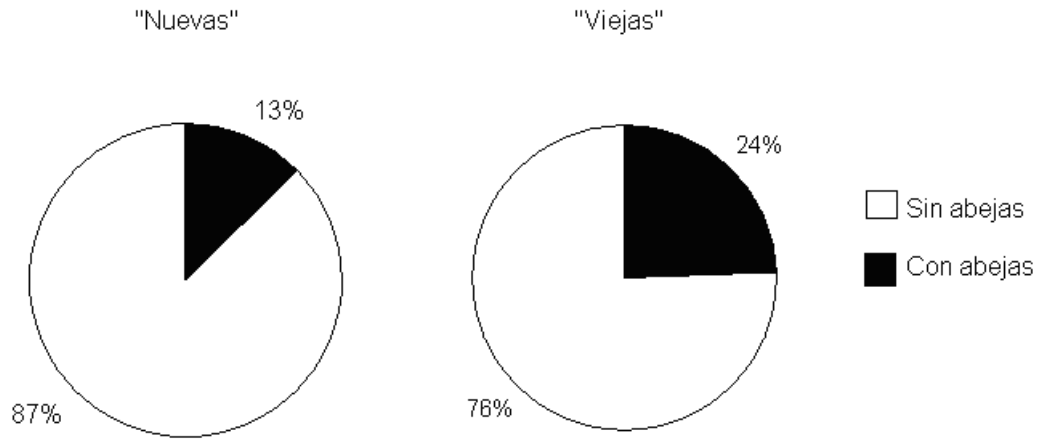


Fig. 3. Porcentajes de flores “viejas” y “nuevas” de *Spathodea campanulata* con y sin abejas, El Naranjal, Golfito 2010.

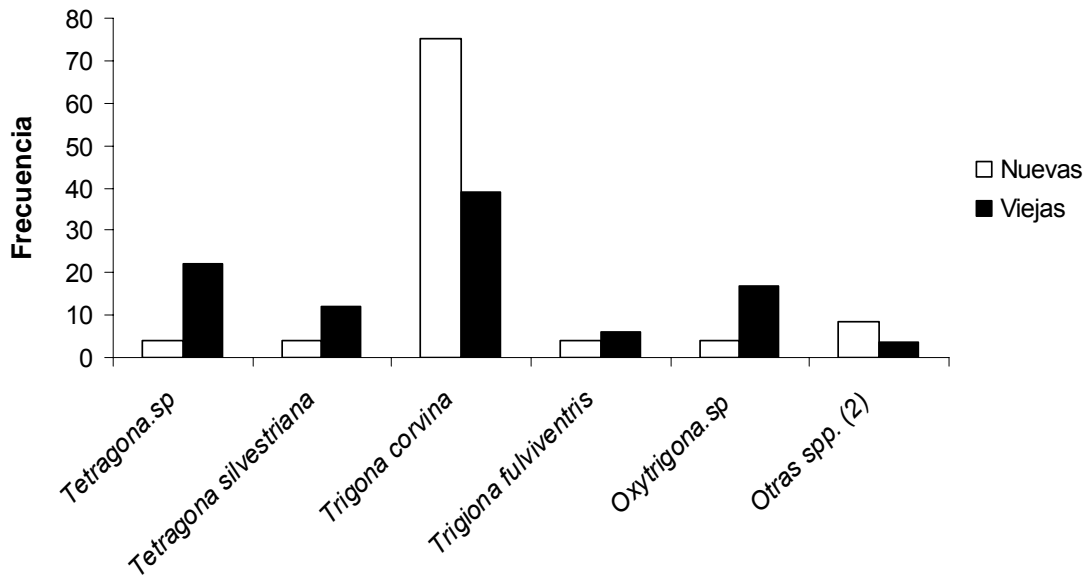


Fig. 4. Frecuencias relativas de especies de abejas presentes en flores “nuevas” y “viejas” de *Spathodea campanulata*, El Naranjal, Golfito 2010.

## Uso diferencial del bastón del emperador *Etilingera elatior* (Zingiberaceae) como recurso alimenticio para colibríes (Trochilidae)

Carla Trejos-Araya

Coordinador: Eduardo Chacón

El establecimiento en un sitio de una especie invasora, altera la estructura y estabilidad de las comunidades ecológicas allí presentes. El bastón del emperador (*Etilingera elatior*), es una planta introducida, que representa una nueva fuente potencial de alimento para la comunidad de colibríes en la zona. Se analizó durante 2 días, el uso que tienen los colibríes de esta planta y se relacionó con la abundancia de cada especie observada en el sitio. Para obtener la abundancia, fueron utilizadas redes de niebla y se contaron los colibríes sobrevolando el área de estudio. Además, se contabilizaron los individuos por especie que se alimentaban del bastón del emperador. La abundancia total de colibríes fue de 69 individuos de 10 especies diferentes. Se observaron 122 individuos de 7 especies de colibrí alimentándose de esta planta. No se encontró relación entre la abundancia relativa de cada especie y el uso que cada una de ellas hacía del bastón del emperador. El colibrí *Phaetornis strigularis* fue el que presentó mayor preferencia alimenticia por la planta que los otros colibríes, a pesar de que su abundancia relativa fue baja. Esto podría ser una evidencia preliminar, sobre la competencia entre plantas invasoras y nativas por atraer polinizadores.

**Palabras clave:** Especie invasora, *Etilingera elatior*, colibrí, polinización, Golfito.

Una de las interacciones planta-animal más estudiadas, ha sido la que se presenta entre las plantas y sus polinizadores (Fenster y Dudash 2001). Sin embargo, como señalan Rosero y Sazima (2004), pocos son los estudios que han abordado la interacción planta-colibrí al nivel de la comunidad en una escala espacial y temporal amplia. Estas asociaciones entre colibríes y las plantas polinizadas que polinizan, han demostrado ser de gran valor para el estudio de las interacciones ecológicas en la organización de una comunidad (Kodric-Brown *et al.* 1984).

Los colibríes son polinizadores importantes, sobre todo en las montañas tropicales en donde las bajas temperaturas limitan la actividad de insectos y murciélagos. Las flores polinizadas por colibríes son tubulares, tienen abundante néctar y generalmente presentan una tonalidad roja, rosada o anaranjada (Stiles y Skutch 2007). La relación básica entre los colibríes y las flores es mutualista. Las flores les proveen néctar y ellos durante el forrajeo dispersan el polen de la planta (Kodric-Brown *et al.* 1984).

El uso como recurso alimenticio de una planta por parte de un colibrí, se va a ver afectado por las características de la primera, entre ellas, la estructura floral que permita el acceso del colibrí al recurso y la calidad del néctar y el polén (Bartomeus *et al.* 2008). Además, la preferencia por una planta específica depende de la disponibilidad de otros recursos en los alrededores. En el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, fue introducida hace más de 60 años, como planta ornamental *Etilingera elatior*, conocida como el bastón del emperador, la cual se ha distribuido exitosamente en la zona y en la actualidad es considerada una especie invasora (E, Chacón com. pers.).

Esta planta representa un nuevo recurso alimenticio para las especies de colibríes residentes del lugar, la cual podría beneficiar en un futuro a las especies de colibríes que la utilicen como una fuente de alimento adicional, siendo mayor este beneficio si *E. elatior* expande más su distribución y abundancia. Por lo que los objetivos de este estudio, fueron determinar las especies de colibríes que utilizan las inflorescencias de *E. elatior* y comparar si la cantidad de individuos por especie que hacen uso de este recurso tiene relación con la abundancia observada para cada especie de colibrí.

## Materiales y Métodos

El estudio se realizó los días 8 y 9 de enero de 2010, en el sector del Naranjal del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito. Este sitio se caracteriza por poseer bosque tropical húmedo secundario (Hartshorne 1991) y una precipitación anual promedio de 4256 mm (Jiménez y Soto 1985). El trabajo de campo de cada día se dividió en dos períodos, el primero de 7:00 a 10:00 am y el segundo de 3:00 a 5:00 pm.

Para estimar la abundancia relativa de colibríes, se colocaron en total 3 redes de niebla de 12 m en 3 sitios diferentes, rodeando un parche de bosque secundario en donde *E. elatior* es abundante. Las redes fueron revisadas por 2 o 3 personas diferentes cada día. Cada red fue revisada a intervalos de 10 minutos. Los colibríes capturados, fueron identificados a especie, cuantificados, marcados y liberados posteriormente. Para marcar los colibríes se les cortó con unas tijeras la punta de una de las plumas de la cola. En el segundo día de observaciones, a estos datos se sumaron los colibríes observados sobrevolando el área de estudio.

El uso como recurso alimenticio de *E. elatior* por parte de colibríes, fue determinado realizando conteos directos durante 10 minutos y cada 10 m a lo largo de los borde de parches de *E. elatior* que colinda con la pista de aterrizaje de Golfito y el camino hacia la reserva, y dentro del parche. Estos conteos fueron realizados por un grupo de 4 personas diferentes cada día. En cada punto, se registró el número de visitas por inflorescencia. En este estudio, se consideró como visita efectiva cada ocasión en que el colibrí se alimentó de manera continua de la inflorescencia.

Se realizó un Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) empleando una tabla de contingencia con los valores para número total de individuos por especie en redes y sobrevolando el área de estudio, y alimentándose en flores. Esto con el fin de determinar si la abundancia relativa observada de cada especie de colibrí, influía en el número de individuos por especie que empleaban las inflorescencias del bastón del emperador como recurso alimenticio.

## Resultados

Se contabilizaron 69 individuos pertenecientes a 10 especies de colibríes (Cuadro 1), entre los que fueron atrapados en las redes y los que se observaron sobrevolando la zona de estudio, siendo las más abundante, *Amazilia tzacatl* y *A. decora* con 26 y 11 observaciones, respectivamente. Otras especies como *Phaetornis guy* e *Hylocharis eliciae*, solamente fueron vistas una vez.

En visitas efectivas a inflorescencias, se observaron 122 individuos de 7 especies de colibrí, de las cuáles la que tuvo mayor número de visitas fue *P. strigularis* con 62, pese a que fue una de las menos abundantes con tan sólo 4 individuos observados. Se encontró que la abundancia relativa de cada especie de colibrí no presenta relación con el número de colibríes de cada especie que hace uso de las inflorescencias de *E. elatior* ( $\chi^2=71.162$ ,  $gl=9$ ,  $p<0.001$ ) (Fig. 1).

## Discusión

Las especies de colibríes encontradas alimentándose o volando en el área de estudio, representan una variedad de hábitos que van desde territoriales, generalistas, residentes de áreas densas o despejadas, entre otras (Garrigues y Dean 2007; Stiles y Skutch 2007). Por lo que definir lo que influye su elección de recursos alimenticios, requiere tomar en consideración muchos factores, como las condiciones del sitio, la época de año y las características de la planta.

Para todas las especies de colibríes encontradas, la cantidad de individuos observados en inflorescencias de *E. elatior* fue baja. Esto puede deberse, a que generalmente, especies polinizadoras emplean varias especies de plantas para satisfacer sus requerimientos básicos de energía (Sakai *et al.* 1999). Por lo tanto, se debe considerar, que todos estos colibríes usan *Heliconia* (Zingiberaceae) como una de sus principales fuentes de alimentación (Stiles y Skutch 2007), que son relativamente abundantes en la zona y algunas se encontraban en floración durante el período de muestreo (E. Chacón com. pers).

Para *A. tzacatl*, los resultados coinciden con los datos conocidos para esta especie. Este colibrí es el más abundante y de distribución más amplia en Costa Rica y se alimenta de una gran variedad de flores (Stiles y Skutch 2007). Por lo que las probabilidades de observarlo forrajeando son mayores. En el caso de *A. decora*, esta es una especie que no es tan común y que prefiere en general alimentarse de epifitas y heliconias (Stiles y Skutch 2007), recursos que se encuentran disponibles en la zona, y por lo tanto, pueden prescindir de las flores de *E. elatior* como alimento.

Los colibríes *G. aeneus*, *T. ruckeri* y los *Phaetornis*, pertenecen al grupo de colibríes ermitaños, de la subfamilia Phaetorninae, la cual es conocida por su relación de polinización mutualista con las flores de *Heliconia* (Gill 1987). Esto podría explicar los pocos individuos o la ausencia de *G. aeneus* y *P. guy* en las inflorescencias de *E. elatior*. Para *P. strigularis*, los resultados observados no aplican para esta predicción, a pesar de que comparte muchos de sus hábitos con las especies anteriores, tales como: tener rutas de forrajeo, ser común y preferir el sotobosque y bordes de bosque (Garrigues y Dean 2007; Stiles y Skutch 2007).

Una posible explicación para los resultados observados para *P. strigularis*, podría ser que este colibrí esté mostrando una preferencia más marcada, que las otras especies de colibríes, sobre el bastón del emperador como recurso alimenticio. Esto podría ser una evidencia preliminar, sobre una de las áreas de competencia entre especies de plantas invasoras y nativas, como lo es la competencia por los servicios de polinizadores en un sitio determinado (Brown *et al.* 2002).

El establecimiento en un sitio de una especie invasora, altera la estructura y estabilidad de las comunidades ecológicas (Bartomeus *et al.* 2008). Por esto, es muy importante realizar estudios que permitan conocer el efecto de una determinada especie invasora sobre la comunidad vegetal y animal propia de la zona. En el caso de los colibríes, es fundamental llevar a cabo investigaciones que permitan conocer el impacto de un nuevo recurso alimenticio sobre su comunidad y la interacción entre especies. Además, de como esto puede afectar a las especies de plantas que dependen de ellos para su polinización.

### **Agradecimientos**

Agradezco a todos los compañeros del curso que trabajaron y recolectaron datos para el proyecto. Además a los profesores Gilbert Barrantes y Eduardo Chacón por su ayuda en la interpretación y análisis de los datos.

### **Bibliografía**

- Bartomeus I., M. Vilà y L. Santamaría. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia* 155:761–770.
- Brown B., R. Mitchell y S. Graham. 2002. Competition for pollination between an invasive species (*Purple Loosestrife*) and a native congener. *Ecology* 83: 2328–2336.



- Fenster C. y M. Dudash. 2001. Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene Virginica*. *Ecology* 82: 844–851.
- Garrigues R. y R. Dean. 2007. *The Birds of Costa Rica: a field guide*. Comstock Publishing Associates. Nueva York, Estados Unidos.
- Gill F. 1987. Ecological fitting: Use of floral nectar in *Heliconia stilesii* Daniels by three species of hermit hummingbirds. *The Condor* 89: 779–787.
- Hartshome, G. 1991. Plantas: Introducción. D.H. Janzen (ed). En: *Historia Natural de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- 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. *Revista Biología Tropical* 33: 25–37.
- Kodric-Brown A., J. Brown., G. Byers y D. Gori. 1984. Organization of a tropical island community of humminbirds and flowers. *Ecology* 65: 1358–1368.
- Rosero, L. y M, Sazima. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitológica Neotropical* 15: 183–190.
- Sakai S., M. Kato y T. Inoue. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean Gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany* 85: 646–658.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 2007. *Guía de Aves de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

Cuadro 1. Abundancia de cada especie de colibrí presente en el área de estudio o alimentándose de las inflorescencias de *Etilingera elatior*.

Especie	No. individuos en redes (abundancia)	No. de visitas a inflorescencias
<i>Amazilia decora</i>	11	1
<i>Amazilia tzacatl</i>	26	47
<i>Phaeocroa cuvierii</i>	3	1
<i>Glaucis aeneus</i>	5	0
<i>Phaetornis guy</i>	1	0
<i>Phaetornis longirostris</i>	7	2
<i>Phaetornis strigularis</i>	4	62
<i>Thalurania colombica</i>	5	8
<i>Threnetes ruckeri</i>	6	1
<i>Hylocharis eliciae</i>	1	0
Total	69	122

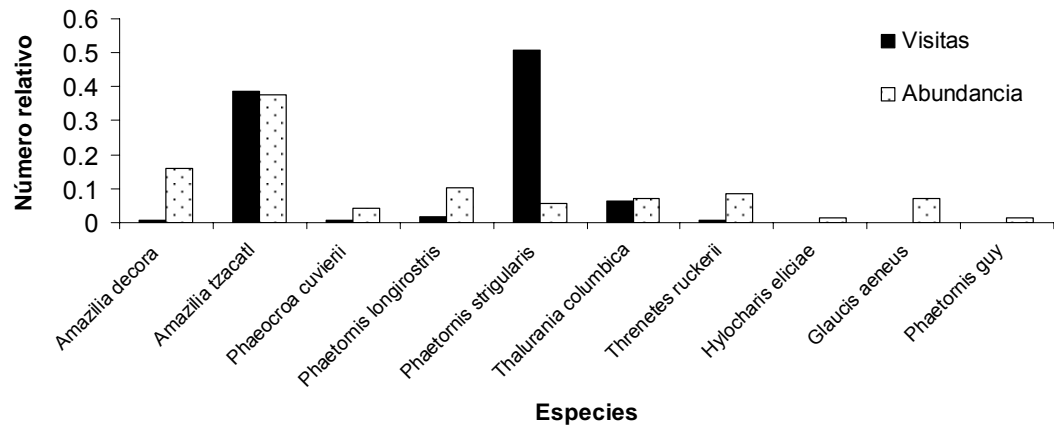


Fig. 1: Abundancia relativa de las especies de colibríes presentes en el área de estudio y del número de visitas de cada especie a las inflorescencias de *Etilingera elatior*.

## Distribución de renacuajos en tres quebradas de Golfito

Karina Montero

Coordinador: Federico Bolaños

Los renacuajos difieren en uso de microhábitat entre cuerpos de agua gracias a hábitos alimenticios y adaptaciones morfológicas de las especies, y a las características físicas del hábitat. La distribución de renacuajos en cuerpos de agua como ríos, depende inicialmente del sitio que eligen los padres para ovopositar, así como de factores físicos como disponibilidad de alimento, cobertura vegetal, y de factores bióticos como competencia y depredación. Se determinó que la profundidad, la presencia de hojarasca, y la velocidad de corriente afectan la distribución de los renacuajos en tres quebradas de Golfito. Además se observó que las especies de *Smilisca* y *Bufo* coexisten en dos de las quebradas estudiadas, probablemente éste comportamiento responden a dinámicas poblacionales como la regulación de los gradientes ambientales o promoción de alimentación y evitar depredación.

**Palabras clave:** larvas, Bufonidae, *Smilisca*, agregaciones, Golfito.

Los estados larvales de la mayoría de los anfibios se alimentan de algas, detritos u otros animales, dependiendo de la especie. Los renacuajos, muchos de los cuales son consumidores primarios, influyen la estructura y función de un ecosistema, alterando las comunidades de algas, patrones en producción primaria y la dinámica de la materia orgánica de sistemas de agua dulce (Whiles *et al.* 2006). La estructura de comunidades y la ocupación de hábitats se encuentran, en gran parte, determinadas por la adaptación de los individuos a distintos ambientes, lo cual se ve favorecido por la alta plasticidad de los anuros (Wells 2007).

La composición de las comunidades de anuros puede estar influenciada tanto por factores bióticos como gradientes físicos. A pesar de que los renacuajos tienen poco control sobre el tipo de hábitat donde se desarrollan, difieren en uso de microhábitat entre cuerpos de agua gracias a hábitos alimenticios y adaptaciones morfológicas de las especies, y a las características físicas del hábitat (Eterovick y Barata 2006).

En el Pacífico sur de Costa Rica, específicamente en la zona de Golfito es común encontrar agregaciones de renacuajos en los bordes de los ríos. Se ha reportado que *Smilisca sordida* y *Smilisca sila* son comunes en aguas lólicas y claras, formando masas de 20 a 50 huevos, con larvas bénticas asociadas al fondo de pequeñas pozas (Savage 2002). Los Bufonidos como *Chaunus marinus* (antes en el género *Bufo*, Savage y Bolaños 2009) e *Incilius aucoinae* (especie que reconocen O'Neill & Mendelson 2004 como otro representante de género *Bufo*; ver comentarios de la nueva signación genérica en Savage y Bolaños 2009) forman congregaciones sociales desde cien a miles de individuos, en aguas lénticas (Savage 2002; Segura-Solís y Bolaños 2009a y b).

La distribución de renacuajos en cuerpos de agua permanentes, como ríos, depende inicialmente del sitio que eligen los padres para ovopositar, así como de factores físicos como disponibilidad de alimento, cobertura vegetal, y de factores bióticos como competencia y depredación (Segura-Solís y Bolaños 2009a y b). En este estudio se pretende determinar cuáles son los factores físicos que afectan la distribución de renacuajos de *Bufo* spp. (*sensu lato*) y *Smilisca* spp. en tres quebradas de Golfito.

### Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo el 26, 27 y 28 del mes de enero del 2010. Se trabajó en tres quebradas La Gamba, La Cañaza y la Lechería, en Golfito Costa Rica. El primer día

se trabajó en la Cañaza, la cual es una quebrada alterada rodeada de bosque secundario, el segundo día se trabajó en la quebrada de la Lechería y el último en la Gamba, ambas quebradas se caracterizan por tener bosque primario.

Para el muestreo de renacuajos se hicieron cuadrículas de 50 x 50 cm, separadas 2 m entre sí a lo largo de cada quebrada, las cuales se ubicaron cerca de la orilla. Se contaron los renacuajos de *Bufo* spp. (*sensu lato* que incluye de seguro renacuajos de *C. marinus* e *I. aucoinae*, en adelante se denominará *Bufo*). y *Smilisca* spp. (que incluye a las especies *S. sordida* y *S. sila*, en adelante denominados como *Smilisca*) en cada cuadrícula según los morfos identificados en el campo. Para asegurar la identificación de los géneros en el campo, se colectaron individuos de cada morfo para ser identificados en el laboratorio. Las especies de *Smilisca* podían ser diferenciadas con el uso de un estereoscopio pero no en el campo, sin embargo los bufónidos no pudieron diferenciarse. Debido a la dificultad de una diferenciación a nivel de especies se trabajó a nivel de género. Se midió la profundidad en cada vértice de la cuadrícula, la cobertura boscosa, la velocidad de corriente (midiendo el tiempo recorrido por un trozo de naranja desde un extremo de la cuadrícula a otro), la presencia de hojarasca y el tipo de sustrato. El sustrato se clasificó según el tamaño de grano, en arcilla, arena, grava y guijarro.

Se hizo una regresión logística por pasos hacia adelante para analizar el efecto de las variables independientes (presencia de hojarasca, tipo de sustrato, velocidad de corriente, profundidad y cobertura boscosa) en la presencia y ausencia de cada género de renacuajo en las distintas quebradas. Para determinar si habían diferencias en la abundancia de renacuajos de *Bufo* y *Smilisca* entre los sitios se llevó a cabo un análisis de varianza multivariado (ANDEVAM).

Para probar si los géneros de renacuajos estudiados muestran alguna distribución se calculó el coeficiente de dispersión para cada quebrada y se probó con un  $\chi^2$ . Se hizo la prueba de phi de Kramer para probar si hay una interacción entre la presencia de *Smilisca* y la presencia de *Bufo* en las quebradas.

## Resultados

Se determinó que hubo un efecto de las variables en la presencia de renacuajos en las quebradas estudiadas (Cuadro 1). Para un total de 105 cuadrículas, se encontró que la presencia de hojarasca y la profundidad afectan significativamente la presencia de *Smilisca* en las quebradas muestreadas ( $R= 0.32$ ,  $t=1.69$ ,  $p<0.001$ ). Se observaron más renacuajos de *Smilisca* en sitios con menos hojarasca (Fig. 1) y menos profundos (Fig. 2). La presencia de *Bufo* se encuentra afectada por la corriente y la profundidad ( $R=0.35$ ,  $t=3.2$ ,  $p<0.001$ ), observándose más renacuajos en sitios con poca corriente (Fig. 3) y más profundos (Fig. 2).

La abundancia de renacuajos en las quebradas muestreadas fue distinta (Wilks lambda= 0.72,  $F=9.16$ , g.l.= 4, 202,  $p<0.001$ ). Se determinó que los renacuajos *Bufo* fueron más abundantes en la Lechería (Fig. 4) mientras que los renacuajos de *Smilisca* fueron más abundantes en la Gamba (Fig. 5).

La distribución, tanto de *Bufo*, como de *Smilisca*, fue agrupada en las quebradas muestreadas (Cuadro 2), siendo más agrupados los renacuajos de *Bufo* sp. Además se observó que los renacuajos de *Smilisca* y de *Bufo* se encuentran juntos en la Lechería ( $\rho=0.37$ ,  $\chi^2 =4.78$ , g.l.=1,  $p=0.028$ ), y en la Cañaza ( $\rho=0.53$ ,  $\chi^2 =10.08$ , g.l.=1,  $p=0.001$ ), sin embargo no se observó una interacción de éstos en la Gamba (Fig. 6).

## Discusión

Las diferencias observadas en los factores que determinan la distribución de los renacuajos estudiados, pueden reflejar las distintas adaptaciones que presentan a la variedad de microhábitats que ofrecen los ríos (Wells 2007). Los renacuajos estudiados son característicos de orillas de ríos, donde la hembra adulta deposita las masas de huevos. El estado larval de *Bufo* se alimenta en el fondo de sitios pocos profundos de ríos, mientras que *Smilisca* puede también estar en sitios lóticos y cerca del fondo (Savage 2002). La velocidad de corriente, por lo tanto posiblemente afecte negativamente la presencia de renacuajos de *Bufo*, como se observó en el campo, debido a que estos prefieren sitios más someros donde alimentarse, y por lo contrario las larvas de *Smilisca* no parecieron verse afectadas debido a su hábito a estar en sitios con más flujo de agua. Por otro lado, la mayor presencia de renacuajos de *Bufo* en sitios más profundos puede deberse a su mayor habilidad a permanecer en el fondo para alimentarse (Savage 2002)

El hecho que *Bufo* estuviera en sitios más profundos y *Smilisca* en menos profundos también puede deberse a un mecanismo que permita evitar competencia. Especies que coexisten, como en el caso de los renacuajos estudiados, pueden presentar algún traslape en el uso de microhábitats, por lo que al diferir en uso de recursos ubicándose en sitios de distinta profundidad, puede disminuir la competencia, lo cual es posible en sitios de reproducción no efímeros como las quebradas estudiadas (Eterovick y Barata 2006).

Las diferencias en abundancia de *Smilisca* y *Bufo* podrían estar relacionadas con las adaptaciones de cada género, mencionadas anteriormente. *Smilisca* fue más abundante en la Lechería, el cual es la quebrada con más sitios con más flujo de agua, mientras que *Bufo* fue más abundante en la Gamba donde se muestreó en los bordes del cauce, el cual presentaba sitios más someros.

La presencia de renacuajos de *Smilisca* en sitios con poca hojarasca quizás esté relacionado con la presencia de otros organismos que podrían representar una mayor depredación. Debido a que la caída de vegetación del dosel representa un importante aporte energético a los sistemas desarrollados en ríos (Rubbo y Kiesecker 2004), muchos organismos como hongos y macroinvertebrados se encuentran asociados al proceso de degradación de la hojarasca acumulada en las quebradas y en consecuencia favorece la presencia de depredadores de renacuajos como insectos acuáticos o peces pequeños (Mathuriau y Chauvet 2002; Flecker y Taylor 2004).

En las quebradas estudiadas se observó que los renacuajos se encontraban agrupados, lo cual es común especialmente en sitios poco profundos (Stebbins y Cohen 1995). Estas agrupaciones, usualmente compuestas de individuos de la misma especie, puede tener un número de beneficios. Pueden ayudar a mezclar la comida, formar huecos para almacenar agua y puede principalmente ser útil para evitar depredadores, ya que pueden detectar y evitarlos más eficientemente (Stebbins y Cohen 1995; Watt *et al.* 1997). Además, las agregaciones en las partes no profundas son aparentemente el resultado de individuos de renacuajos que responden a gradientes de temperatura en el agua. Se ha demostrado que las agregaciones elevan la temperatura del agua (Duellman y Trueb 1994). También estas agrupaciones pueden ser un comportamiento social, o escuelas de renacuajos, que promueve la alimentación de las larvas y al mismo tiempo evitar depredadores (Duellman y Trueb 1994; Wells 2007).

La interacción entre *Smilisca* y *Bufo* en dos de las quebradas probablemente se deba a que los recursos disponibles en éstas son suficientes para permitir su coexistencia, por lo cual no exhiben algún comportamiento de competencia (Eterovick y

Barata 2006). En la Gamba, probablemente no se observó la interacción de los renacuajos probablemente a que el cauce del río es más amplio que las otras quebradas estudiadas, permitiendo una mayor distribución de los individuos de cada género y por lo tanto mayor repartición de recursos.

En general, se pudo observar que la distribución de los renacuajos estudiados se vio afectada por distintos factores físicos, como la profundidad, la velocidad de corriente y la presencia de hojarasca. Se logró determinar que *Smilisca* y *Bufo* coexisten en dos de las quebradas estudiadas, y que las agrupaciones observadas responden a dinámicas poblacionales como la regulación de los gradientes ambientales o promoción de alimentación y evitar depredación.

## **Bibliografía**

- Duellman, W. E. y L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 669 pp.
- Eterovick, P.C. y I.M Barata. 2006. Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica* 62: 365-377.
- Flecker, A.S. y B.W. Taylor. 2004. Tropical fishes as biological bulldozers: density effects on resource heterogeneity and species diversity. *Ecology* 85: 2267-2278.
- Mathuriau, C. y E. Chauvet. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 21:384-396.
- O'Neill, E.M. y J. R Mendelson. 2004. The taxonomy of Costa Rican toads referred to *Bufo melanochlorus* Cope, with the description of a new species. *Journal of Herpetology* 38: 487-494.
- Rubbo, M. J. y J. M. Kiesecker. 2004. Leaf litter composition and community structure: translating regional species changes into local dynamics. *Ecology* 85: 2519-2525.
- Stebbins, R. C. y N.W. Cohen. 1995. *A Natural History of Amphibians*. Princeton University Press. New Jersey. 316pp.
- Savage, J.M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas*. University of Chicago, Chicago, EEUU.
- Savage, J.M y F. Bolaños. 2009. A checklist of the Amphibians and Reptiles of Costa Rica: Additions and nomenclatural revisions. *Zootaxa* 2005: 1-23.
- Segura-Solís, S. y F. Bolaños. 2009a. Desarrollo embrionario y larva del sapo *Incilius aucoinae* (Bufonidae) en Golfito, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 57:291-299.
- Segura-Solís, S. y F. Bolaños. 2009b. Época reproductiva y distribución geográfica del sapo *Incilius aucoinae* (Bufonidae) en Golfito, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 57:301-311.
- Watt, P.J., S. F. Nottinham y S. Young. 1997. Toad tadpole aggregation behaviour: evidence for a predator avoidance function. *Animal Behavior* 54 (4) 865-872 pp.
- Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behaviour of Amphibians*. Chicago University Press. Londres, 1400 pp.
- Whiles, M.R, K.R Lips, , C.M Pringle, S.S Kilham, R.J. Bixby, R. Brenes, S. Connelly, J.C. Colon-Gaud, M. Hunte-Brown y A. D. Huryn. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 27-34.

Cuadro 1. Efecto de la corriente, el tipo de sustrato, la presencia de hojarasca, la cobertura boscosa, de la profundidad y del sitio de estudio en la distribución de renacuajos en tres quebradas de Golfito, Costa Rica.

Parámetro	<i>Smilisca</i> spp.			<i>Bufo</i> spp.		
	Coefficiente	t	p	Coefficiente	t	p
Sitio	1.48	1.69	0.09	-0.29	-0.22	0.75
Corriente	-0.03	-1.11	0.27	-0.11	-2.89	0.004
Sustrato	-1.035	-1.18	0.24	-0.78	-0.87	0.34
Hojarasca	1.14	2.01	0.04	0.44	0.7	0.48
Cobertura	-0.01	-1.13	0.26	-0.01	-0.53	0.59
Profundidad	-0.21	-2.65	0.01	-0.2	-3.2	0.001

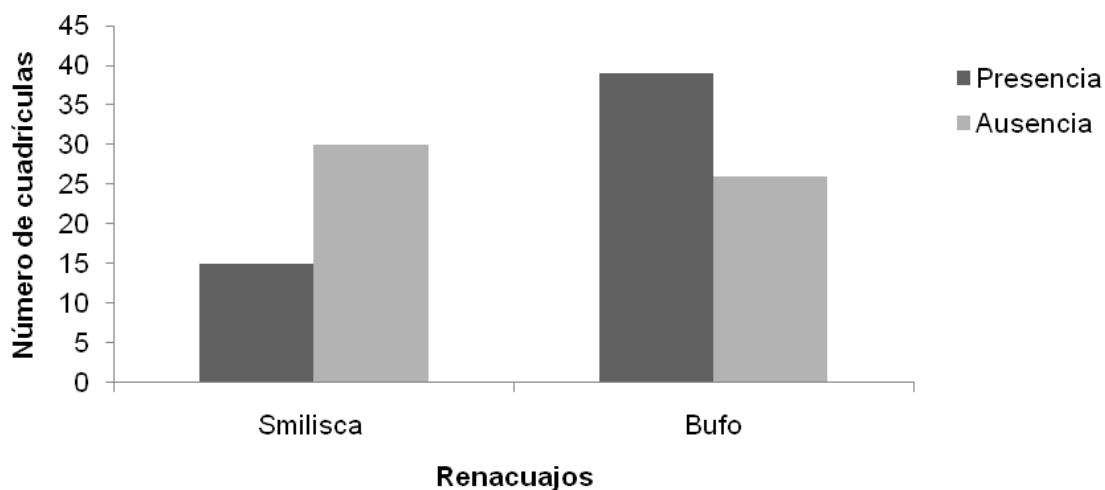


Fig. 1. Número de cuadrículas con presencia de renacuajos de *Smilisca* sp. y *Bufo* sp. según la presencia y ausencia de hojarasca en tres quebradas de Golfito, Costa Rica.

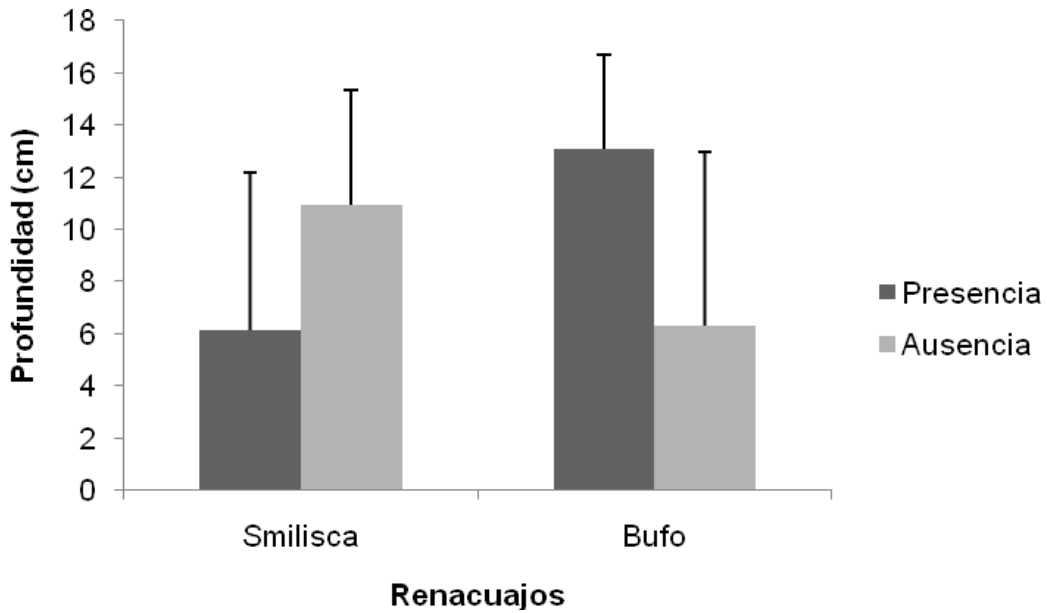


Fig. 2. Promedio ( $\pm$  desviación estándar) del efecto de la profundidad en la presencia y ausencia de renacuajos de *Smilisca* sp. y *Bufo* sp. en tres quebradas de Golfito, Costa Rica.

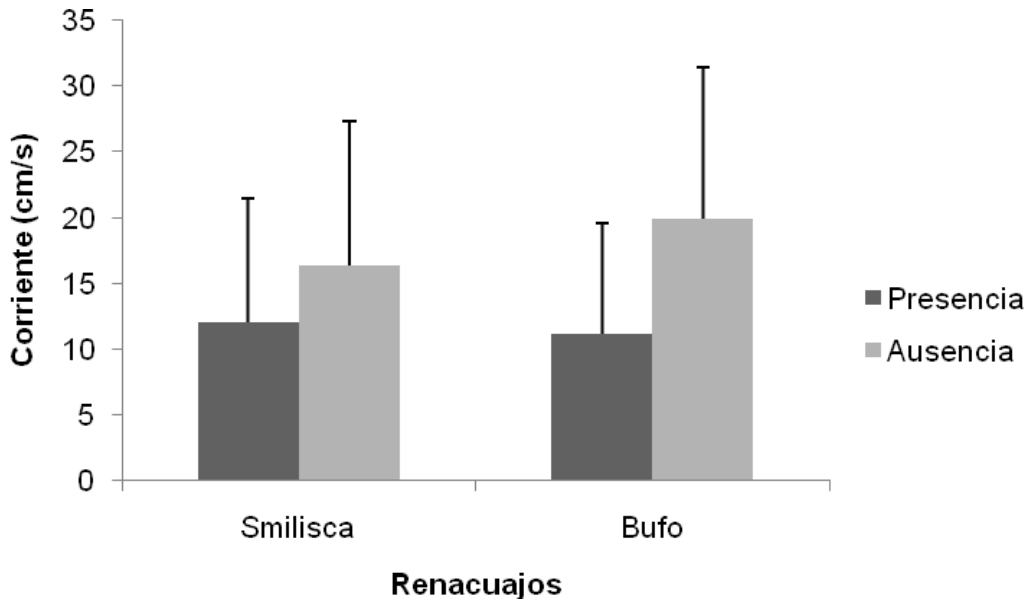


Fig. 3. Promedio ( $\pm$  desviación estándar) del efecto de la corriente en la presencia y ausencia de renacuajos de *Smilisca* sp. y *Bufo* sp. en tres quebradas de Golfito, Costa Rica.



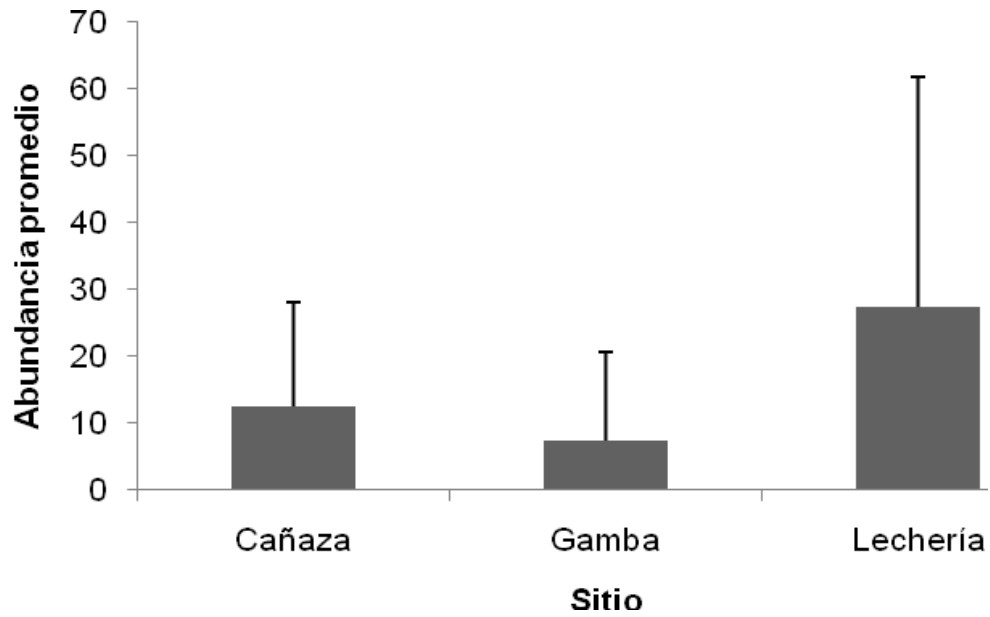


Fig. 4. Abundancia promedio ( $\pm$  desviación estándar) de renacuajos de *Bufo* sp. en las tres quebradas muestreadas en Golfito, Costa Rica.

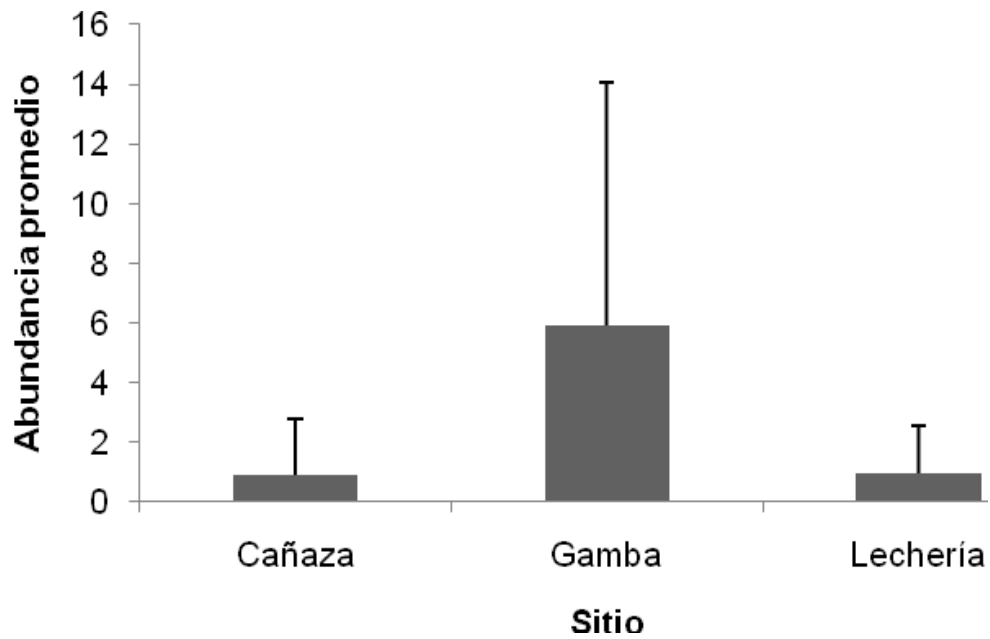


Fig. 5. Abundancia promedio ( $\pm$  desviación estándar) de renacuajos de *Smilisca* sp. en las tres quebradas muestreadas en Golfito, Costa Rica.

Cuadro 2. Promedio ( $\pm$  desviación estándar), grado de agrupación de *Smilisca* sp. y *Bufo* sp. (CD = Coeficiente de dispersión) en tres quebradas en Golfito, Costa Rica.

Sitio	Bufo				Smilisca			
	CD	X <sup>2</sup>	p	CD	X <sup>2</sup>	p		
Cañaza	12.59 (241.04)	19.15	631.88	<0.001	0.91 (3.54)	3.88	128.03	<0.001
Gamba	7.46 (174.20)	23.36	794.23	<0.001	5.91 (66.49)	11.24	382.25	<0.001
Lechería	27.50 (1182.03)	42.98	1504.40	<0.001	0.94 (2.51)	2.66	93.06	<0.001

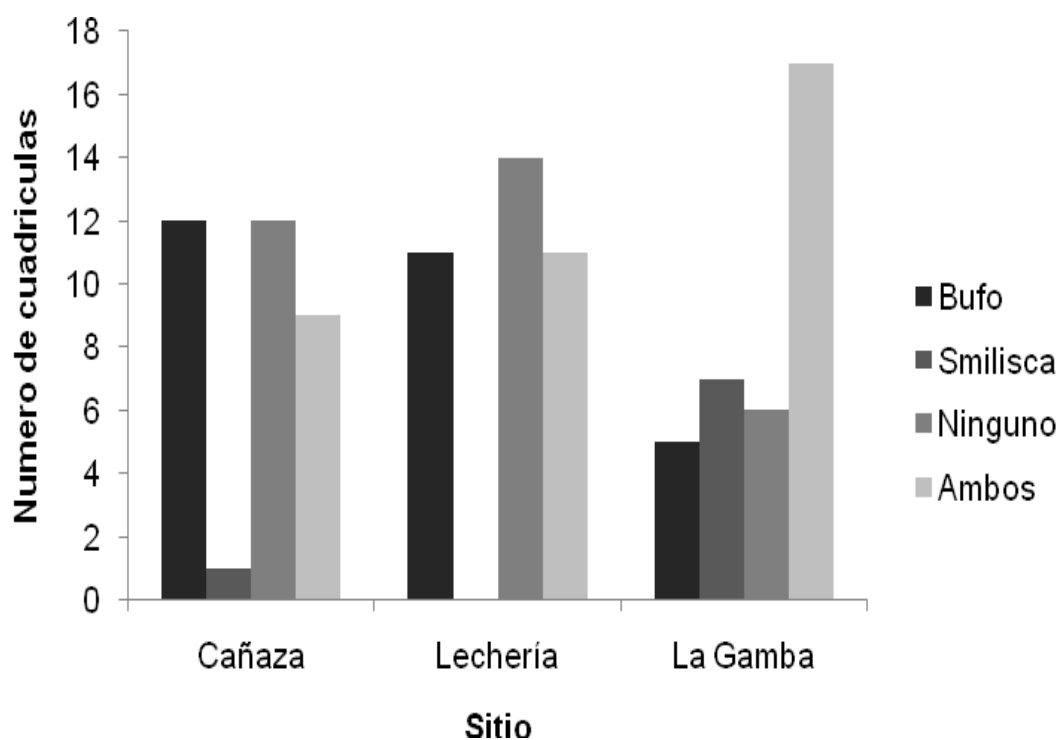


Fig. 6. Número de cuadrículas con presencia de *Smilisca* sp., *Bufo* sp., con ambos o con ningún renacuajo en tres quebradas de Golfito, Costa Rica. Se observó una interacción entre los renacuajos en la Cañaza y en la Lechería ( $p < 0.05$ ).

## Efecto de los murciélagos en la dispersión de semillas grandes en el bosque La Gamba, Golfito-Costa Rica

María Fernanda Obando- Quesada

Coordinador: Bernal Rodríguez-Herrera

Las aves y los murciélagos son los frugívoros con mayor capacidad de cubrir grandes distancias por unidad de tiempo, ventaja que las plantas han aprovechando optando por modificar características morfológicas para favorecer la ornitocoria y quiroptecoria. Para estudiar la dispersión de frutos por murciélagos en el Refugio de Vida Silvestre en Golfito, se recolectaron semillas bajo tiendas bífidas elaboradas por *Dermanura watsoni* (Phyllostomidae) en las hojas de la planta *Asterogyne martiana* (Asteraceae). Para comprobar su dispersión por murciélagos se establecieron parcelas control cerca de las tiendas. Se muestrearon en total 64 tiendas bífidas con sus respectivos controles. La semilla más abundante en las tiendas fue *Spondias mombin*, el número de semillas y morfotipos encontrados por tienda fue significativamente diferente al encontrado por, sin embargo la curva de acumulación muestra que aún no se alcanza la totalidad de las especies de semillas posibles de encontrar. La semilla de *Spondias mombin* mide aproximadamente 5cm, lo que contradice la correlación del tamaño corporal con el tamaño de fruto a consumir. Los datos muestran el importante el aporte de los murciélagos en el flujo génico de las especies, la contribución al establecimiento de plántulas, la regeneración y el mantenimiento de la diversidad vegetal de los bosques tropicales, tema que aún queda por investigar más afondo.

Palabras claves: dispersión, tiendas, murciélagos, regeneración, sucesión.

Los murciélagos es uno de los grupos más diversos en los bosques neotropicales, reconocidos por su alta capacidad de vuelo, elevada comunicación y por poseer distintos hábitos alimenticios (Bernad y Fenton 2002). En los bosques tropicales no es la excepción, además de encontrar gran variedad de animales capaces de contribuir a la regeneración de los bosques y mantenimiento de la diversidad de plantas del lugar, como los frugívoros (Loayza y Larrea 2006), entre los más importantes encontramos a los murciélagos y las aves los cuales en conjunto llevan el rol más relevante en dispersión dentro de los bordes y bosques con estadios sucesionales (Villegas y Stevenson 2007).

Tanto las aves como los murciélagos son capaces de cubrir grandes distancias por unidad de tiempo como ningún otro frugívoro, ventaja que las plantas han aprovechando optando por modificar características morfológicas para favorecer la ornitocoria y quiroptecoria en la propagación de sus frutos y semillas. Entre las capacidades de los murciélagos frugívoros se puede mencionar la capacidad de vuelo, el consumo de plantas de distintos hábitos como bejucos, palmas, árboles etc, como también el aprovechamiento de especies pioneras, además de la posibilidad de defecar durante el vuelo (Bizerril y Raw 1998; Villegas *et al.* 2007), lo que contribuye a gran escala a la regeneración de terrenos aislados, potreros, bosques sucesionales y el mantenimiento de la diversidad de vegetativa.

El traslado de las diferentes especies de plantas depende la fenología y disponibilidad del recurso, Artega y Moya (2006), encontró diferencia de dispersión entre las diferentes especies de murciélagos y la distancia de las zonas abiertas y el bosque, contribuyendo dinámica de dispersión de semillas hacia los parches de bosque remanente.

Existe poca información sobre la contribución de los murciélagos en el favorecimiento de la dispersión de semillas de gran tamaño principalmente por parte de los murciélagos constructores de tiendas, por lo tanto el objetivo del estudio es determinar

la presencia de semillas mayores a un centímetro, comparar la riqueza y composición de especies de semillas y abundancia de plántulas debajo de las tiendas de la especie *Dermanura watsoni*.

### **Materiales y Métodos**

El estudio se llevo a cabo del 12 al 14 de enero en el bosque La Gamba, Refugio de Vida Silvestre Golfito. Se realizó un recorrido en el bosque en búsqueda de tiendas bífidas elaboradas por murciélago *Dermanura watsoni* (Phyllostomidae) en las hojas de la planta *Asterogyne martiana* (Asteraceae), en el lugar solamente se muestrearon las plantas con presencia de tiendas bífidas en sus hojas.

Debajo de cada tienda se colocó una cuadrícula de 1,5 x 1,5m con el fin de delimitar el área de búsqueda de semillas traídas por los murciélagos de tamaños mayores a 1cm. Las semillas de 1cm como mínimo son de fácil detección y de difícil traslado por lo tanto se consideran semillas grandes tomando en cuenta el tamaño del murciélago en estudio.

Para la búsqueda, conteo y recolección de las semillas se removió la hojarasca con cuidado para evitar el descarte accidental de las mismas, posteriormente se contabilizaron las plántulas con tamaños entre los 2-10cm, exceptuando las plántulas propias de *Asterogyne martiana*.

A aproximadamente 5m en diagonal a la cuadrícula de la tienda se estableció el control, con el fin de realizar el mismo procedimiento de conteo, recolecta, búsqueda de semillas y conteo de plántulas propias de la lluvia natural de semillas del bosque.

Para la identificación de las semillas recolectadas a nivel de morfoespecie y hasta especie en algunos casos, se utilizó la información recopilada en Lobova et al.(2009) y la lista de especies de árboles marcados en la parcela de la Gamba. Se anotó el número de tiendas ocupadas por murciélagos, el número de semillas y plántulas debajo de las tiendas y de los controles.

Se aplicó una prueba de t-student pareada para determinar si hay diferencias en el número de semillas, el número de morfos y el número de plántulas por tienda y control, también se realizó una prueba de chi-cuadrado ( $X^2$ ) para encontrar si hay diferencia significativa en el número total de morfos encontrados en tiendas y controles.

### **Resultados**

Se muestrearon en total 64 tiendas bífidas con sus respectivos controles, 3 de las 64 tiendas se encontraban ocupadas por murciélagos de la especie *Dermanura watsoni*. El número total de semillas en las tiendas y controles fue de 754 y 108 respectivamente. Entre las semillas, la más abundante fue *Spondias mombin* con 473 (63%) en total, presente en la mayoría de las tiendas muestreadas, seguida de los morfotipos sp 14 y sp 26 (Anexo 1), el resto de los morfotipos esta presente en una proporción similar.

El número de semillas por cuadrícula mostrada en tienda y control es en promedio de 11,8 + 22,4 y 1,7 + 5,8 respectivamente (Fig.1); el número de semillas encontradas por tienda es significativamente diferente al encontrado por control ( $t=3.9$ ;  $p=0.001$ ), siendo mayor el número de semillas por tienda.

Se encontró un total de 38 morfos de semillas de los cuales 24 eran únicos de las tiendas. En los controles se encontró un total de 31 morfos y 17 morfotipos únicos. Se obtuvo un total 14 morfotipos compartidos entre los controles y tiendas.

El número de morfotipos por cuadrícula mostrada en tienda y control es en promedio de 1,4 + 1,2 y 0,6 + 0,9 respectivamente (Fig 2), el número de morfotipos encontrados por tienda es significativamente diferente al encontrado por control ( $t=4.7$ ;  $p = 0.001$ ), siendo mayor en las tiendas. Los morfotipos encontrados representan especies aún no identificadas, la curva de acumulación muestra que no se alcanza la totalidad de las especies de semillas posibles de encontrar tanto en los controles y las tiendas puesto que no se obtiene la asíntota (Fig 3).

Se encontró un total de 861 plántulas, en las tiendas fue de 462 (54%) y en los controles de 399 (46%). El número de plántulas por cuadrícula mostrada en tienda y control es de 7,2 + 5,9 y 6,2 + 5,4 respectivamente, tanto en las tiendas como en los controles el número de plántulas por cuadrícula de muestreo fue similar, sin diferencia significativa ( $t= 1.0$   $p=0.30$ ). (Fig 4.)

## Discusión

Ambos grupos aves y murciélagos traslapan en la explotación de algunos recursos aunque las tendencias en los movimientos y hábitats de forrajeo son distintos, atribuyéndole a los murciélagos gran parte de la dispersión de semillas dentro de áreas perturbadas y sucesión temprana, además del traslado de las semillas a lo largo de diferentes gradientes de perturbación (Whittaker y Jones 1994).

La contribución de los murciélagos frugívoros neotropicales en las áreas de sucesión se ha enfocado solamente en el hábito alimenticio correlacionado con el tamaño corporal de individuo, en donde especies pequeñas explotan preferiblemente plantas de semillas pequeñas (López y Vaughan 2004), con producción continua, entre ellas las especies pioneras (Galindo y Sosa 2000, Arteaga y Moya 2006), se señala que la morfología y ecología de los murciélagos neotropicales los restringen en la explotación de recursos de mayor tamaño (Muscarella y Fleming 2007, Melo *et al.* 2009).

En relación a lo anterior los resultados obtenidos muestran que a pesar de que *Dermanura watsoni* es uno de los murciélagos frugívoros más pequeños, con un peso alrededor de los 12g (Rodríguez *et al.* 2007), la mayoría de sus tiendas son usadas como refugios – comederos, en donde se encontró gran cantidad de semillas de distintos morfotipos mayores a un centímetro, principalmente *Spondias mombin* cuya semilla mide aproximadamente 5cm, tamaño considerable para ser trasladado por un mamífero tan pequeño, no concordando con las limitaciones morfológicas que se les atribuyen a los murciélagos neotropicales. Con respecto a la semilla al observar alrededor del área de estudio no se encontró ningún árbol de *Spondias mombin*, probablemente el árbol frutal se encuentre dentro de la ruta de forrajeo de la especie.

En relación al éxito de germinación de las semillas depositadas debajo de las tiendas puede variar dependiendo de la durabilidad de la semilla en germinar, el tiempo de depositación y la densidad. El cúmulo de semillas pueden ser aprovechadas por segundos dispersores como Tapir, monos y roedores (Arteaga y Moya 2006, Melo *et al.* 2009, Hodgkison *et al.* 2003) favoreciendo la dispersión de las semillas, reduciendo la competencia por acumulación excesiva de distintas especies de plantas, con diferentes formas de vida y trasladándolas aun más lejos de la planta madre aumentando las posibilidades de colonización.

El número de plántulas en las tiendas y controles fue similar, (Fig.4), por lo que puede que el establecimiento de las plántulas sea similar al del bosque y posiblemente la presión por depredación directa de las plántulas no sea una limitante como en el caso de las semillas.

Sin embargo, la semilla de *Spondias mombin*, representó la mayor parte de las semillas encontradas bajo las tiendas, a pesar de no ser una especie común en el área de estudio, la germinación tardía de la semilla y la depredación denso-dependiente son posibles factores que pueden explicar la cantidad semejante entre controles y tiendas en el número de plántulas encontradas de esta especie.

En conclusión es posible que la dispersión de semillas mayores de un centímetro por parte de los murciélagos es una contribución al establecimiento de plántulas de diversas especies o el beneficio de una planta en particular (Henry y Jouard 2007), sin embargo aún queda muchas especies (de semillas) por encontrar debajo de las tiendas y los controles (Fig. 3).

Por tanto es importante, un estudio más afondo sobre la tasa de depositación y depredación para generar conclusiones más concretas sobre la contribución de los murciélagos a la regeneración y mantenimiento de la diversidad de la flora en los bosques tropicales.

### **Bibliografía**

- Arteaga, L., L. F. Aguirre y M. I. Moya. 2006. Seed rain produced by bats and birds in forest islands in a neotropical savanna. *Biotropica*. 38(6): 718–724
- Bernard, E. y B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests, and savannas in central Amazonia, Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 80 (6): 1124-1140.
- Bizerril, M. y A. Raw. 1998. Feeding behavior of bats and the dispersal of *Piper arboreum* seeds in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14:109-114.
- Galindo, J., S. Guevara. y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at Isolated trees in pastures in a Tropical Rainforest. *Conservation Biology* .14( 6): 1693–1703
- Henry, M. y S. Jouard. 2007. Effect of Bat Exclusion on Patterns of Seed Rain in Tropical Rain Forest in French Guiana. *Biotropica*. 39(4): 510–518
- Hodgkinson, R., S.T. Balding., A. Zubaid. y T.H. Kunz. 2003. Fruit Bats (Chiroptera: Pteropodidae) as Seed Dispersers and Pollinators in a Lowland Malaysian Rain Forest. *Biotropica*. 35(4): 491-502
- Loayza, A., R. Rios. y D. Larrea. 2006. Resource availability and diet of frugivorous bats at Tunquini Biological Station, Bolivia. *Ecología Boliviana*. 41(1): 7-23
- Lobova, T.A., K.G. Cullen. y A.M. Scott. 2009. Seed dispersal by bats in the Neotropics, Ed. New York Botanical Garden. New York; 471 pp
- Lopez, J. E. y C. Vaughan. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica*, 6(1): 111–119
- Melo, F., B. Rodríguez., R. Chazdon. y R. Medellín. 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in Neotropical Forest. *Biotropica*. 41(6): 737-743
- Muscarella, R., y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in Tropical Forest succession. *Biol. Rev.* 82: 573–590.
- Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín. y R. M. Timm. 2007. Neotropical tent-roosting bats. *INBio*, San José, Costa Rica
- Villegas, S., J. Perez. y P. Stevenson. 2007. Seed dispersal by bats in a mountain forest edge. *Ecotropicos*. 20(1): 1-14
- Whittaker, R. y S. H. Jones. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *J. Biogeogr.* 21 : 245-258.

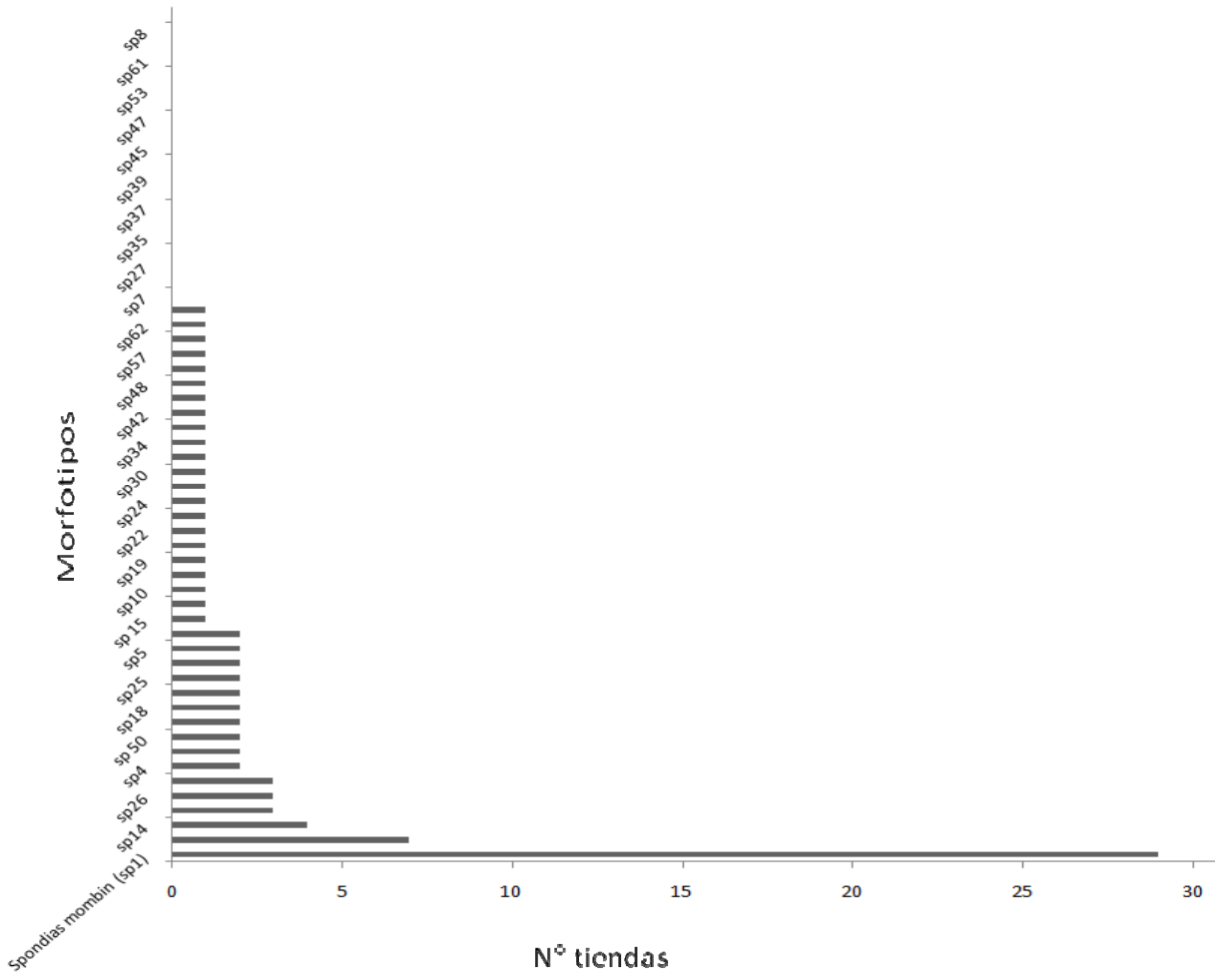


Fig 1. Número de semillas por cuadrícula muestreada en tienda bífida y control. n=64.

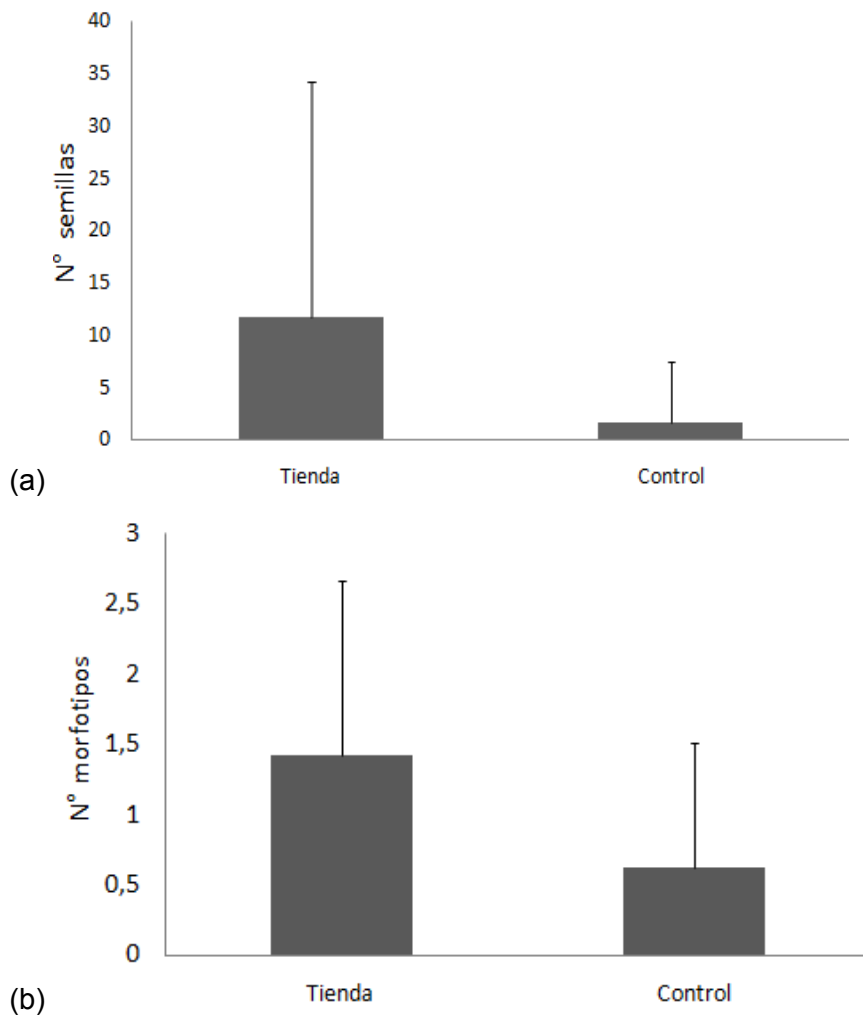


Fig 2. Número de semillas (a) y morfotipos (b) por cuadrícula muestreada en tienda bífida y control. n=64

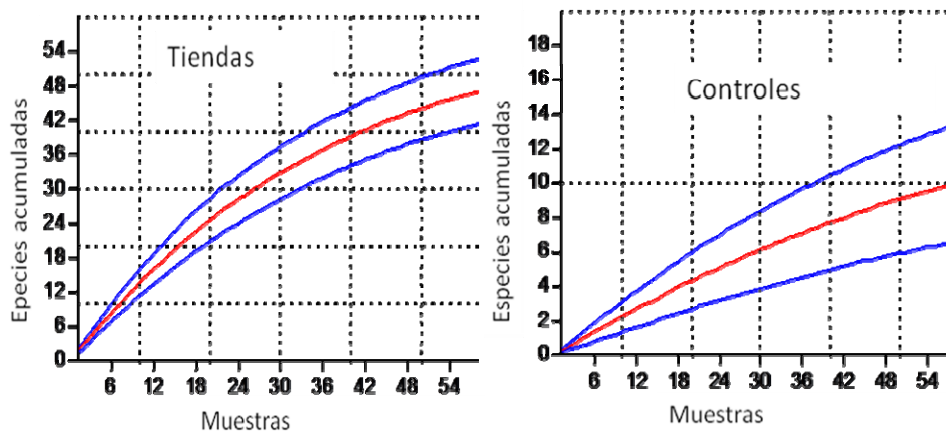


Fig 3. Curva de acumulación de especies por cuadrículas de muestreo en controles y tiendas



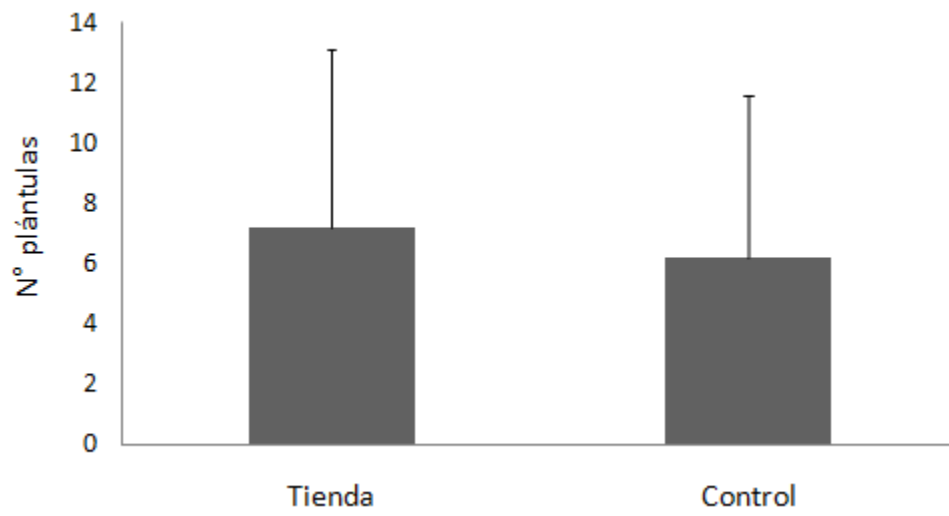


Fig 4. Número de plántulas por cuadrícula muestreada en tienda bífida y control. n=64

## **Metabolismo específico en animales ectotermos: Validación de una técnica de respirometría en el campo**

Arturo Angulo-Sibaja

Coordinadora: Adarly Romero-Vásquez

Se determinó la tasa metabólica específica (TME) de 20 individuos, en 9 grupos taxonómicos, mediante respirometría, implementando un sistema cerrado. La TME fue evaluada en función del peso del organismo, considerando los distintos grupos animales, obteniendo un patrón de aumento en su valor, al disminuir la masa corporal. Los resultados obtenidos, concuerdan con los valores esperados, reportados en la literatura. La técnica empleada, arrojó resultados satisfactorios, lo cual valida su uso como metodología aplicable en el campo.

**Palabras Clave:** Alometría, CO<sub>2</sub>, Peso, Respiración, Sistema cerrado, Tasa metabólica específica.

El metabolismo energético se define a partir del balance global de las transformaciones metabólicas que ocurren en todos y cada uno de los tejidos animales (Hill *et al.* 2006). Se puede estimar de forma directa, a partir del calor desprendido por el animal (Calorimetría), dado que cualquier proceso metabólico realizado conduce a la disipación de energía en forma de calor; a partir de la diferencia entre el contenido energético de los alimentos que ingiere y de todo lo que excreta o pierde; o a partir de la cantidad de oxígeno que consume y/o el dióxido de carbono que libera al ambiente (Respirometría) (Randall *et al.* 1998). Tales mediciones, permiten realizar una valoración de la energía requerida por el organismo para mantener todos sus procesos vitales.

El metabolismo energético varía en función de la actividad comportamental del organismo, de la temperatura ambiental y del tamaño y/o peso del mismo (Kleiber 1972; Gutiérrez-Yurrita *et al.* 1994). Diversos estudios han tratado de cuantificar el efecto que un cambio o alteración en tales condiciones puede provocar sobre el metabolismo energético en distintos grupos animales (Davison 1955), inclusive entre individuos de una misma especie (Gutiérrez-Yurrita *et al.* 1994).

La Tasa Metabólica Basal (TMB), definida a su vez, como la cantidad mínima de energía requerida por el animal para mantenerse vivo en condiciones normales de reposo y bienestar se toma como punto de referencia sobre el cual se añaden los requerimientos energéticos para mantener otras situaciones y actividades. En distintos grupos animales, se ha encontrado que la TMB aumenta con el peso corporal de manera no lineal, sino alométrica (Hill *et al.* 2006).

El objetivo del presente estudio consiste en validar un método de medición, en campo, para determinar tasas respiratorias, como estimador directo de la tasa metabólica, y en función del peso, como tasa metabólica específica (TME), en distintos grupos animales, comparando los resultados obtenidos, con los datos citados en la literatura.

### **Materiales y métodos**

El estudio se desarrolló en las instalaciones de la Universidad de Costa Rica, recinto Golfito, los días 26, 27 y 28 de enero de 2010. Se trabajó con un total de 20 organismos de diferentes grupos taxonómicos, según su disponibilidad en el campo, facilidad de captura y tamaño.

Ante la dificultad de estimar el metabolismo basal, se registró el metabolismo aerobio estándar (Peters 1983). A cada individuo se le midió, por tanto, la tasa promedio de producción de CO<sub>2</sub>, a partir de la cantidad de CO<sub>2</sub> liberada en función de la

concentración inicial, como estimador directo de TMB. Se utilizó un sensor de CO<sub>2</sub>, marca Vernier LabPro, detectando concentraciones de 0-10000 ppm de CO<sub>2</sub>, conectado a una cámara cerrada de volumen 318.1 ml, en la cual fue colocado el ejemplar, objeto de medición. Los datos, transferidos al computador por medio de un interfaz Vernier LabPro, fueron analizados utilizando el programa LoggerPro.

Previa medición, los individuos fueron aclimatados, en la cámara, por un periodo de 10 min, tiempo en el cual se determinó además la concentración ambiental de CO<sub>2</sub> (Control). Tras el periodo de aclimatación, se determinó la tasa respiratoria, en reposo; conectando el sensor a la cámara, recreando además un sistema de no interacción con el ambiente (cerrado) en cuanto a intercambio gaseoso; lo anterior, por un periodo de 60 min. Durante este tiempo (70 min en total) se realizaron mediciones continuas (7 por min) de la concentración de CO<sub>2</sub> en la cámara; tales mediciones fueron graficadas en función del tiempo para determinar la razón de cambio, o tasa metabólica. El peso de cada ejemplar fue determinado utilizando una balanza granataria marca Ohaus de precisión 0.01 g. La tasa metabólica específica como volumen de CO<sub>2</sub> producido por unidad de tiempo y peso (ml CO<sub>2</sub>/s x g) fue graficada en función del peso de cada organismo, esto para determinar la existencia de un patrón definido y corroborar los datos obtenidos con el patrón descrito, en términos generales, para distintos grupos animales. Se trató de mantener una temperatura ambiente constante, así como un flujo constante de CO<sub>2</sub>.

## Resultados

Los individuos analizados corresponden a 9 grupos taxonómicos, tratados a nivel de familia, los cuales incluyen abejas (Fam. Apidae), Cucarachas (Fam. Blattidae), Chicharras (Fam. Cicadidae), Hormigas (Fam. Formicidae), Saltamontes (Fam. Tettigoniidae), Arañas (Fam. Trechaleidae), Milpiés (Fam. Polydesmidae), Ranas (Fam. Craugastoridae) y Salamandras (Fam. Plethodontidae). En términos generales y como puede ser apreciado en la Fig. 1, el valor de TME es mayor en aquellos organismos de menor masa corporal. La ecuación de la recta  $\text{LogTME} = (-0.76 \times \text{LogPeso}) + 4.43$  ( $R^2=0.66$ ;  $gl=19$ ;  $p<0.0001$ ) indica una disminución en la cantidad de CO<sub>2</sub> liberado, proporcional al peso, producto del metabolismo y en función del peso, la cual sigue una distribución logarítmica. Las abejas (Fam. Apidae) muestran un elevado metabolismo específico, a pesar de su bajo peso, mientras grupos como Arañas (Fam. Trechaleidae), Salamandras (Fam. Plethodontidae) y Milpiés (Fam. Polydesmidae), con una mayor masa corporal, muestran bajas tasas metabólicas, en función del mismo.

El valor de TME cambia a razón de  $\frac{3}{4}$  (0.76), aproximadamente, dado el valor de masa corporal. Los datos obtenidos, concuerdan con los valores observados en la literatura, el patrón se mantiene entre grupos taxonómicos. La técnica empleada arrojó resultados satisfactorios, acordes con los valores esperados según la literatura.

## Discusión

En los mamíferos en conjunto la TMB aumenta con el peso corporal de manera no lineal, sino alométrica, de forma que lo hace proporcionalmente a  $\frac{3}{4}$  del peso corporal (Hill *et al.* 2006). Gutiérrez-Yurrita *et al.* (1994) encontraron que, en cangrejos del género *Procambarus*, el consumo de oxígeno por unidad de peso es inversamente proporcional al peso del organismo, por lo que hace a los individuos de tallas menores explotar más intensamente los recursos de su entorno, respecto a los de mayor talla. El patrón descrito, tanto en vertebrados como invertebrados, concuerda con los resultados obtenidos en el presente estudio; el valor de la pendiente, obtenido en la recta, no difiere de lo expuesto en mamíferos y generalizado para otros grupos.

La existencia de una relación inversa entre la tasa de consumo de  $O_2$ /g de masa corporal (TME) y la masa del animal ha sido demostrada en numerosos estudios (Davison 1955; Withers 1992; Hill *et al.* 2006). Esta relación es paralela a relaciones similares entre otras variables fisiológicas y el peso. Por ejemplo, mamíferos de pequeño tamaño tienen frecuencias respiratorias y cardíacas mayores para mantener más alta la relación entre el consumo de  $O_2$  y la masa corporal (Withers 1992; Hill *et al.* 2006).

Esta relación, fue inicialmente explicada por la ley de la superficie. Los mamíferos y las aves tienden a perder calor al ambiente de manera más o menos constante porque mantienen temperaturas que suelen estar por encima de la temperatura ambiental. Dado que, la pérdida de calor es proporcional al área de superficie corporal, animales de tamaño corporal menor, los cuales tienen mayor relación superficie/volumen, mantienen tasas metabólicas específicas más altas, para mantener cierta temperatura basal. Esta relación, no obstante, no es aplicable a organismos ectodermos, pese a que la relación peso/tasa metabólica es universal (Lavigne 1982; Withers 1992).

Los endodermos, al igual que los ectodermos, tratan de mantener una temperatura corporal constante; mientras los segundos dependen de fuentes exógenas, los primeros tienen su fuente de calor en las reacciones metabólicas, presentando elevadas tasas respiratorias. La endotermia solo es posible a partir de cierto tamaño, ya que la relación superficie/volumen es muy grande en los organismos pequeños y por tanto, la excesiva pérdida de calor corporal no puede ser compensada por el producido por el metabolismo. La temperatura del medio, asimismo, constituye un aspecto fundamental dentro de la fisiología de los organismos ectotérmicos. El incremento de la misma aumenta el metabolismo y en consecuencia los requerimientos energéticos del animal (Hill *et al.* 2006).

En conclusión, animales pequeños presentan elevadas tasas metabólicas, y por ende un elevado consumo de oxígeno, esto, con la finalidad de mantener una temperatura corporal estable y mínima que permita su adecuado funcionamiento. La tasa respiratoria, en función de la tasa metabólica, aumenta a razón de  $\frac{3}{4}$  la masa corporal, esto por unidad de masa. La relación se mantiene incluso entre organismos endo y ectotérmicos. Este incremento alométrico en la tasa metabólica se da en función de la relación superficie/volumen que rige el flujo térmico cuerpo-ambiente. La técnica empleada, arrojó resultados satisfactorios, lo cual valida su uso como metodología aplicable en el campo.

### **Agradecimientos**

A Beatriz, Carolina, Allan y David, quienes colaboraron en la colecta y análisis de los datos, así como en la presentación de los resultados. A la profesora Adarly por su paciencia y guía. Y a todos aquellos, quienes de una u otra forma colaboraron en la consecución de este proyecto.

### **Bibliografía**

- Davison, J. 1955. Body weight, cell surface, and metabolic rate in Anuran Amphibia. *Biological Bulletin*, Vol. 109 (3): 407-419.
- Gutiérrez-Yurrita, P. J. M. A. Bravo-Utrera, J. R. Jordá, A. Baltanás y C. Montes. 1994. Análisis preliminar de la tasa metabólica estándar en el cangrejo rojo, *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae), en el bajo Guadalquivir (S. España). *Limnética*, 10 (1): 123-128.
- Hill, R. W., G. A. Wyse y M. Anderson. 2006. *Fisiología animal*. 3ª ed. Editorial Médica Panamericana, Madrid.
- Kleiber, M. 1972. *Bioenergética animal*. El fuego de la vida. Acribia, Zaragoza.

- Lavigne, D. M. 1982. Similarity in energy budgets of animal populations. *Animal Ecology* 51: 195-206.
- Peters, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press. U.K.
- Randall, D. J., W. W. Burggren, K. French y R. Fernald. 1998. *Fisiología Animal. Mecanismos y adaptaciones*. 4ª ed. McGraw-Hill Interamericana de España S.A.U., Madrid.
- Withers, P. C. 1992. *Comparative animal physiology*. Internacional edition. Saunders. 599-600.

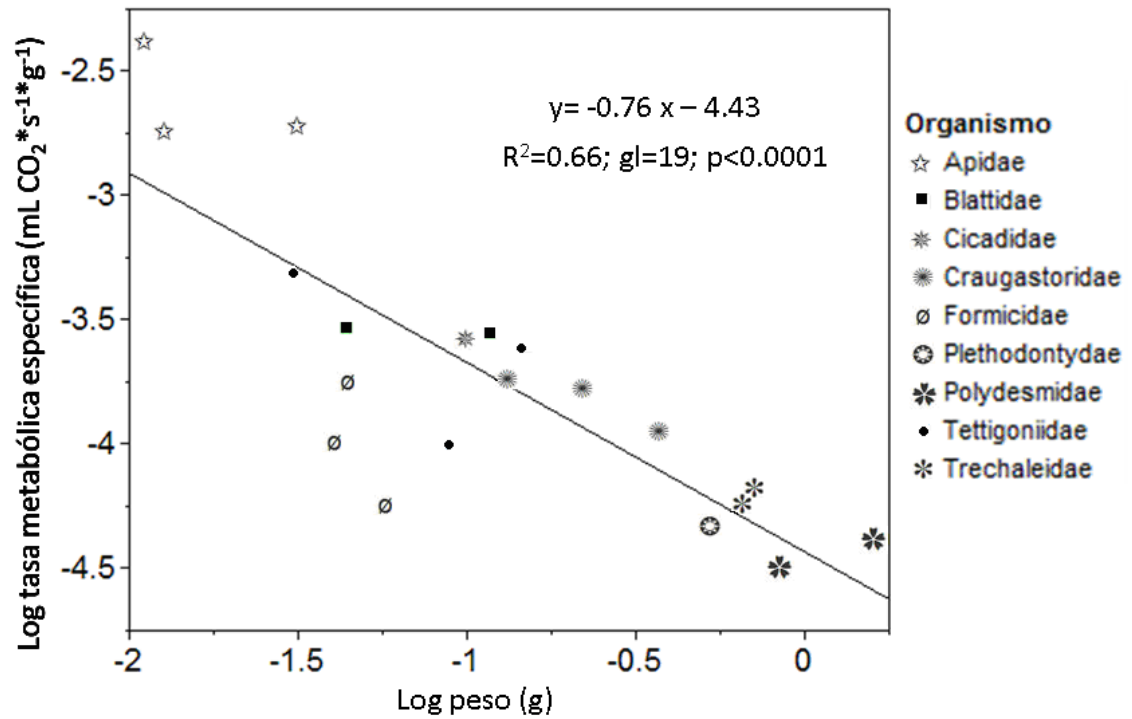


Fig. 1. Tasa metabólica específica, en función de la masa corporal, para 20 individuos en 9 familias.



**Trabajos individuales**

## Éxito reproductivo y género funcional en una población de *Psychotria solitudinum* (Rubiaceae)

Marvin Argueta-García

La distílica es un polimorfismo que se caracteriza por la presencia de dos morfos florales, así la mitad de las plantas de una población tienen estilos largos y estambres cortos (Pin) mientras que las restantes tienen estilos cortos y estambres largos (Thrum), además este dimorfismo está comúnmente acompañado por diferencias en la longitud de la corola, largo de los filamentos, tamaño del polen y de las papilas estigmáticas. Se ha observado que los morfos de muchas especies distílicas tienden a hacer un esfuerzo reproductivo orientado a la transmisión de sus genes a través del polen ("masculinidad") o a través de los óvulos ("femenidad"), incluso algunas especies exhiben una especialización de género extrema llegando a ser funcionalmente dioicas. Al estudiar la biología reproductiva de *Psychotria solitudinum*, se encontró que hay diferencias significativas entre los morfos florales a nivel de longitud de los estilos y los estambres, ancho de la corola, el tamaño de las anteras, el tamaño y la cantidad de granos de polen producidos por flor. Otro aspecto interesante es que la longitud de los estambres Pin y la longitud del estilo Thrum resultaron muy similares. Por el contrario, los estambres del morfo Thrum tiene una mayor longitud que el estilo Pin por tanto no son recíprocos. Además, se encontró una mayor carga de polen en los estigmas y un mayor establecimiento de frutos en el morfo Thrum y un mayor número de granos de polen producidos por flor en el morfo Pin. De esta manera se concluye que los morfos florales de *P. solitudinum* presentan una especialización de género donde Pin adquiere la función "masculina" y Thrum la "femenina".

**Palabras clave:** Distílica, biología reproductiva, Rubiaceae, morfología floral.

La heterostílica es un polimorfismo genético que se caracteriza por la presencia de varios morfos florales que presentan posicionamiento recíproco de los estigmas y anteras. De esta manera se ha identificado dos clases de heterostílica, las cuales están asociadas a la cantidad de morfos florales que puede tener una especie de planta en particular: distílica y la tristílica, con dos y tres morfos respectivamente (Barret 1992). En las especies distílicas cerca de la mitad de las plantas de una población tienen estilos largos y estambres cortos (Pin) mientras que las restantes tienen estilos cortos y estambres largos (Thrum) (Barret 1992). Adicional a estas diferencias en morfología floral, las especies heterostílicas típicamente presentan sistemas de incompatibilidad que previenen tanto la fertilización por autopolinización como por polinización entre individuos del mismo morfo floral (Faivre & McDade 2001, Ganders 1979).

La heterostílica ha sido documentada en más de 28 familias de angiospermas (Barrett 1992) y análisis filogenéticos indican que ha evolucionado de manera independiente en al menos 23 de estas familias (Lloyd & Webb 1992). De este modo es en la familia Rubiaceae donde se encuentran la mayor cantidad de especies distílicas, alrededor de 416 especies en 91 géneros. La heterostílica en Rubiaceae consiste básicamente en un balance entre plantas con flores Pin y plantas con flores Thrum. Este dimorfismo está comúnmente acompañado por diferencias en la longitud de la corola, largo de los filamentos, tamaño del polen y de las papilas estigmáticas (Anderson 1973).

En muchos trabajos en plantas distílicas se ha estudiado el alcance que tiene el posicionamiento recíproco de las partes reproductivas para aumentar la llegada de polen de otras plantas del morfo opuesto y, por tanto, aumentar el exo-cruzamiento (Nicholls 1985). Se ha observado que los morfos florales de muchas especies distílicas tienden a hacer un esfuerzo reproductivo orientado a la transmisión de sus

genes a través del polen (“masculinidad”) o a través de los óvulos (“feminidad”) (Lloyd 1979), incluso algunas especies exhiben una especialización de género extrema llegando a ser funcionalmente dioicas (Muenchow & Grebus 1989), de esta manera se ha considerado la hipótesis de que la heterostilia podría ser un paso intermedio hacia la evolución de sexos separados, *i.e.* dioicismo en plantas.

Estas diferencias reproductivas entre morfos han sido reportadas en estudios de especies distílicas. Por ejemplo, en cinco rubiáceas, *Palicourea lasiorrachis* (Feinsinger & Busby 1987), *P. fendleri* (Lau & Bosque 2003), *P. padifolia* (Ornelas *et al.* 2004), *Psychotria suerrensis* (Stone 1996) y *Mitchella repens* (Hicks *et al.* 1985). En estas especies el polen que sale de flores con estilo largo es más eficiente en alcanzar los estigmas cortos, mientras que las flores del morfo con estilo corto son más exitosas en la recepción de polen.

El objetivo general de este trabajo es determinar el género funcional de *P. solitudinum* en una población de la fila La Gamba, Golfito, Costa Rica; basado en la deposición de polen total, el número total de granos de polen producidos por flor y el set de frutos. Adicionalmente se determinaron aspectos de morfología floral asociados a cada morfo, tal como el ancho y la longitud de la corola, la longitud de los estilos, los filamentos de los estambres y las anteras. Si existe un género funcional en alguno de los morfos, se espera que el morfo “femenino” presente una mayor deposición de polen en el estigma, y un mayor establecimiento de frutos, mientras que el “masculino” tendería a producir una mayor cantidad de granos de polen por flor y es posible que haya una mayor reciprocidad entre la longitud del filamento y la longitud del estilo del morfo “femenino” que si hacemos la comparación inversa, “femenino”-“masculino”.

## **Materiales y métodos**

El estudio se llevó a cabo en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, en la parcela forestal de la fila La Gamba y zonas aledañas (N 08° 40' 1"; W 83° 12' 14"), durante los meses de enero y febrero del 2010. Esta zona presenta un bosque siempre verde de tipo tropical muy húmedo según la clasificación de zonas de vida de Holdridge, y se encuentra entre los 5 – 190msnm con una precipitación anual entre 3000 – 5000mm (Maldonado 2005).

*Psychotria solitudinum* es un arbusto del sotobosque de 2m a 6m de altura, se distribuye desde Costa Rica hasta el norte de Colombia, presenta floración y fructificación durante todo el año, sus inflorescencias son terminales dicásicas o racemosas, con flores tubulares pequeñas y distílicas de color amarillo (Fig. 1.)

Se colectaron en alcohol (70%v/v) 90 flores de cada morfo floral (3 flores por planta, para un total de 30 plantas por morfo). Utilizando un vernier digital ( $\pm 0.005\text{mm}$ ), a cada flor se le midió (a) la longitud y (b) el ancho de la corola, (c) la longitud del estilo, (d) la longitud de un estambre y (e) la longitud de su correspondiente antera (fig. 2). Para la observación y medición del polen, se tomó una flor de cada una de las 60 plantas, se le extrajo todos los granos de polen de las anteras y se midió el diámetro de 6 granos de polen por flor con un microscopio de luz (aumento 400X) utilizando un micrómetro ( $\pm 0.01\mu\text{m}$ ). Para comparar las características florales anteriores entre morfos se utilizó un ANDEVA anidado, con plantas anidadas dentro de morfo, para así extraer la variancia intrínseca entre plantas dentro de cada morfo.

Se utilizó las mismas 90 flores de cada morfo (3 flores por planta, para un total de 30 plantas por morfo), usadas para determinar la morfología floral, solo que en este caso a cada una se le extrajo el estigma, el cual no necesitó ningún tipo de preparación especial, simplemente fueron colocados sobre un porta objetos con una gota de agua,



y posteriormente se analizaron usando un microscopio de luz (aumento 100X). En cada estigma se contó el número total de granos de polen (carga total de polen). Se comparó la carga total de polen entre morfos utilizando un ANDEVA de una vía, en donde morfo fue considerado como el factor y la carga total de polen como la variable respuesta (se transformó con la función  $x' = \log(x)$  para lograr normalidad).

Adicionalmente, a cada flor se le extrajo las anteras, estas fueron colocadas en un portaobjetos con una gota de agua y luego se rompieron con una aguja de disección para que liberaran todo el polen que contenían, posteriormente se contó todos los granos de polen que habían en el portaobjetos, para esto se hizo un barrido por toda la lámina de vidrio utilizando un microscopio de luz (aumento 100X). Se comparó el número total de granos de polen por flor entre morfos utilizó un ANDEVA anidado, con plantas anidadas dentro de morfo, para así extraer la variancia intrínseca entre plantas dentro de cada morfo. La variable respuesta “número total de granos de polen” se transformó con la función  $x' = \log(x)$  para lograr normalidad.

Para analizar el establecimiento de frutos se estudiaron 60 infrutescencias de cada morfo (2 infrutescencias por planta, para un total de 30 plantas por morfo). En cada infrutescencia se contó el número de frutos desarrollados, así como el número de remanentes de flores (pedicelos y cicatrices) que no desarrollaron frutos. Se calculó el número de frutos potenciales como la suma de frutos desarrollados y el número de remanentes de flores. Se estimó el establecimiento de frutos (set de frutos) como la razón del número de frutos desarrollados dividido entre el número de frutos potenciales. Se comparó el establecimiento de frutos entre morfos florales un ANDEVA anidado, con plantas anidadas dentro de morfo, la variable respuesta “establecimiento de frutos” se transformó con la función  $x' = (\arcseno \sqrt{x})$  para lograr normalidad.

## Resultados

Las flores de *P. solitudinum* presentan diferencias morfológicas significativas entre los morfos, de hecho todas las diferencias entre los morfos fueron significantes al nivel de  $P < 0.05$  (Cuadro 1). Es interesante notar que no solo existen las diferencias típicas de las flores distílicas, longitud de los estilos y los estambres, entre los morfos florales; también el ancho de la corola, el tamaño de las anteras y el tamaño de los granos de polen presentan diferencias significativas. Otro aspecto interesante es que la longitud de los estambres Pin ( $2.70 \pm 0.54$  mm) y la longitud del estilo Thrum ( $2.59 \pm 0.35$  mm) son muy similares ( $F=0.84$ ; g.l.= 1, 58;  $P=0.43$ ), o sea, hay correspondencia entre ellos. Por el contrario, se encontró que los estambres del morfo Thrum tienen una longitud menor ( $3.99 \pm 0.37$  mm) y por tanto quedan abajo al compararlas con la longitud del estilo Pin ( $7.31 \pm 0.35$  mm), o sea, sus longitudes no corresponden ( $F= 889.40$ ; g.l.= 1, 58;  $P=0.01$ )

En las comparaciones entre los morfos florales, se encontró diferencias en todas las variables estudiadas en el análisis del género funcional; de esta manera se encontró una mayor carga total de polen en el morfo Thrum ( $F= 49.58$ ; g.l.= 1, 58;  $P=0.009$ ) (Fig.2), un mayor número de granos de polen producidos por flor en el morfo Pin ( $F= 1985.23$ ; g.l.= 1, 58;  $P=0.008$ ) (Fig.3), y un mayor establecimiento de frutos en el morfo Thrum ( $F= 118.54$ ; g.l.= 1, 58;  $P=0.02$ ) (Fig.4).

## Discusión

Debido a que se analizó una especie distílica era de esperar que se presentaran diferencias significativas en los rasgos morfológicos de sus flores (Cuadro 1). Hernández & Ornelas (2003) estudiaron las diferencias morfológicas entre morfos de *Palicourea padifolia*, encontraron diferencias significativas entre los rasgos que determinan cada morfo tal como la longitud del estilo y las anteras, el ancho y la longitud de la corola, la

longitud de la antera y los lóbulos del estigma. Así mismo *Palicourea lasiorrachis* y *Cephaelis elata* (Contreras & Ornelas, 1999), *Palicourea fendleri* y *Palicourea petiolaris* (Sobrevilla *et al.* 1983) presentan estas mismas diferencias entre los rasgos florales.

La presencia de un estilo que sobresale a las anteras en las flores Pin de *P. solitudinum* podría reducir la probabilidad de que el estigma reciba polen propio, y por ende, incrementar la probabilidad de recibir polen no-propio. Se encontró que la altura a la que se encontraban las anteras del morfo Thrum no correspondían con la longitud del estilo de las flores Pin, lo cual podría sugerir que el flujo de polen de Thrum a Pin no es tan efectivo, pues mientras se hacía el trabajo de campo se observó que estas flores eran visitadas, en general, por animales de piezas bucales largas tal como el colibrí *Amazilia tzacatl* (datos no se muestran), de esta manera se podría pensar que mientras los animales forrajeaban, los granos de polen del morfo Thrum se adhieren a las piezas bucales a una altura que no es recíproca con los estigmas Pin.

Por otra parte, el hecho de que los estambres sobresalen a los estigmas en las plantas del morfo Thrum podría aumentar la posibilidad de que las flores reciban polen propio, sin embargo, las anteras de Pin son recíprocas con los estigmas de Thrum, lo cual podría aumentar también la probabilidad de recibir polen no-propio, y así aumentar la carga total de polen en los estigmas, lo cual podría estar asociado con una mayor producción de frutos en el morfo Thrum.

Es posible que estos rasgos florales estén favoreciendo el flujo de polen de Pin a Thrum, lo cual concuerda con la hipótesis de que existe una tendencia hacia la especialización de género por parte de los morfos florales de *P. solitudinum*. De hecho, se considera que una donación de polen asimétrica es algo común en las especies heterostílicas (Barrett & Glover 1985). En una investigación con *Psychotria suerrensii*, Stone (1995) encontró que el polen producido en las anteras Pin es transferido de manera más eficiente a los estigmas Thrum que viceversa; algo similar se encontró en otras especies de Rubiaceas tal como en *Palicourea padifolia* (Ornelas *et al.* 2004) y *Palicourea lasiorrachis* (Feinsinger & Busby, 1987).

También se encontró variación entre los morfos en cuanto al tamaño de las anteras y los granos de polen, es difícil determinar el significado de esta variación, sin embargo se podría especular que estas diferencias morfológicas están asociadas con el fácil acceso y remoción de los granos de polen por parte de los polinizadores, de hecho, se esperaría que el morfo “masculino” tenga las anteras más accesibles y los granos de polen más fáciles de remover de estas.

La medida más determinante para establecer género funcional “femenino” es el establecimiento de frutos, que está asociado también a la carga total de polen (Stone 1995). En este estudio se encontró que las plantas del morfo Thrum tienen una mayor eficiencia en atrapar polen que las plantas Pin; así mismo, se encontró que las plantas Thrum tienden a producir más frutos (razón frutos/flores) que las plantas Pin, de esta manera se concluye que el morfo Thrum podría estar desempeñando la función femenina dentro de esta población particular de *P. solitudinum*.

La función femenina es relativamente fácil de medir, y ha sido el enfoque de muchos trabajos donde se evalúa el éxito reproductivo; sin embargo la función masculina es indudablemente importante, pero es muy difícil medirla. Algunos autores han sugerido que una disminución en la razón frutos/flores se podría deber a que la planta produce un exceso de flores para aumentar la función masculina (Willson 1979, Bawa & Webb 1984, Sutherland 1986), en otras palabras, la habilidad de producir y donar una mayor cantidad de granos de polen son importantes componentes en el

éxito de la función masculina, lo cual concuerda con las plantas del morfo Pin, el cual podría estar adoptando la función “masculina” en este caso particular.

Se concluye que *P. solitudinum* puede ser un ejemplo más de la evolución del dioicismo a partir de distílica, tal y como ha sido reportado. Este evento no es poco común y ya ha sido reportado para varios géneros tanto dentro de la familia Rubiaceae como en otras familias (Bawa 1980, Lloyd 1978), de hecho se han reportado al menos seis géneros donde se encuentran especies dioicas o distílicas, y se ha determinado que la condición distílica es el rasgo ancestral dentro de los géneros. Dichos géneros son: *Mussaenda*, Rubiaceae (Baker 1958); *Coussarea*, Rubiaceae (Beach & Bawa 1980); *Cordia*, Boraginaceae (Opler *et al.* 1975); *Psychotria*, Rubiaceae (Vuilleumier 1967); *Nymphoides*, Menyanthaceae (Ornduff 1966); y *Erythroxyllum*, Erythroxyllum (Gander 1979).

Se podría especular que si la población de *P. solitudinum* se sometiera a un cambio en la estructura de sus polinizadores, o cualquier evento que cambie las presiones selectivas que se ejercen sobre los morfos florales, con el paso tiempo, sería posible una completa disociación de los géneros y las separación en dos morfotipos florales claros: macho y hembra, así, habría ocurrido una transición de la distílica al dioicismo.

### **Agradecimientos**

Quisiera agradecer a mis compañeros de “bache” por la buena vibra y el apoyo espiritual a lo largo del mes de trabajo de campo. De la misma manera estoy en deuda con el azar por permitirme trabajar en la recóndita soledad de La Gamba con Juan Ma Ley, Priscilla, Karina y Junior, unas palabras antes de iniciar el trabajo eran reconfortantes. Así mismo agradezco al profesor E. J. Fuchs por la ayuda con R, la estadística nunca ha sido fácil; también a los profesores J. Lobo, F. Bolaños y E. Chacón por la buena organización del curso, pero en especial a J. Lobo por las correcciones y sugerencias valiosísimas al trabajo escrito. Y finalmente a todas las personas que tuvieron algo que ver con el curso y que ayudaron a que todo saliera bien.

### **Bibliografía**

- Anderson, W. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon* 22(5/6): 537-542.
- Baker, H. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. *Journal of the West African Science Association*. 4:9-24.
- Barrett, S. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. *In* S. C. H. Barrett [ed.], *Evolution and function of heterostyly*, 1–29. Springer Verlag, New York, New York, USA.
- Barrett, S. 1990. The evolution and adaptative significance of heterostyly. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 144-148.
- Beach, J. & K. Bawa. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138-1142.
- Contreras, P & J. Ornelas. 1999. Reproductive conflicts of *Palicuorea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in México. *Plant Systematic and Evolution*. 219:225-241.
- Faivre, A. & L. McDade. 2001. Population level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany* 88(5): 841-853.

- Feinsinger, P., & W. Busby. 1987. Pollen carry over: experimental comparisons between morphs of *Palicourea lasiorrhachis* (Rubiaceae), a distylous, bird-pollinated, tropical treelet. *Oecologia* 73: 231–235.
- Ganders, F. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607- 635.
- Hicks, D., T. Wyatt & T. Meagher. 1985. Reproductive biology of distylous Partridgeberry *Mitchellia repens*. *American Journal of Botany* 72: 1503–1514.
- Lau, P., & C. Bosque. 2003. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis. *Oecologia* 135: 593–600.
- Lloyd D. 1979. Evolution toward dioecy in heterostylous populations. *Plant Systematics and Evolution* 131: 71–80.
- Lloyd, D & C. Webb. 1992. The selection of heterostyly. In S. C. Barred (Ed.). *Monographs in theoretical and applied genetics* 15: Evolution and function of heterostyly, Ch 7. Springer-Verlag, New York.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. En Lobo J. y F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. Editorial Inbio, Heredia. 19- 23pp.
- Muenchow, G. & M. Grebus. 1989. The evolution of dioecy from distyly: reevaluation of the hypothesis of the loss of long-tongued pollinators. *American Naturalist* 133: 149–156.
- Nicholls, M. 1985. Population composition, gender specialization, and the adaptive significance of distyly in *Linum perenne* (Linaceae). *New Phytologist*. 102:209-217.
- Opler, P., H. Baker, & G. Frankie. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7: 234-247.
- Ornduff, R. 1966. The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution* 20: 309-314.
- Ornelas, J., L. Jiménez, C. González, & A. Hernández. 2004. Reproductive ecology of distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane forest. I. Hummingbirds' effectiveness as pollen vectors. *American Journal of Botany* 91: 1052–1060.
- Sobrevilla, C., N. Ramírez, & N. De Enrech. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15: 161– 169.
- Stone J. 1996. Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensii*, a tropical distylous shrub. *Oecologia* 107: 504–512.
- Stone. J. 1995. Pollen Donation Patterns in a Tropical Distylous Shrub (*Psychotria suerrensii*; Rubiaceae) *American Journal of Botany*. 82 (11): 1390-1398.
- Vuilleumier, B. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in angiosperms. *Evolution* 21: 210-226



Fig. 1. Inflorescencia de *Psychotria solitudinum*.

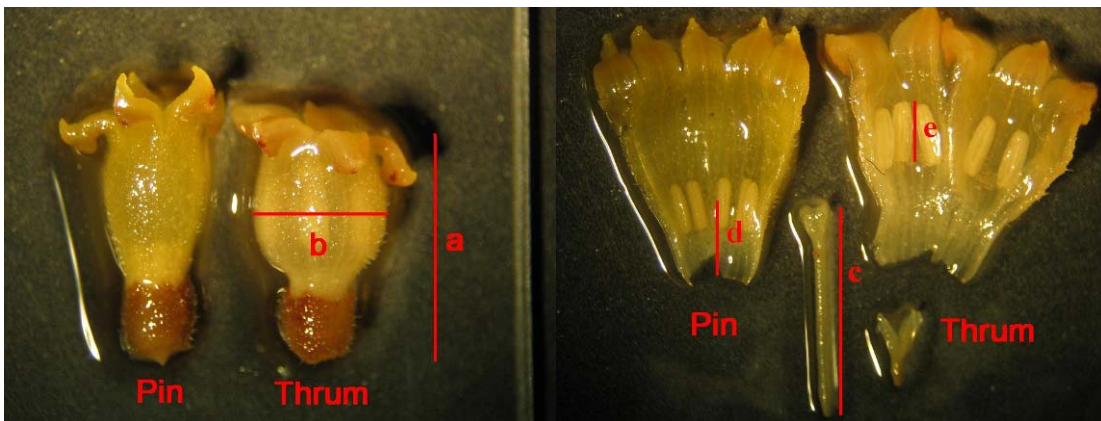


Fig. 2. Fotografías de los morfos florales de *P. solitudinum*. Las letras indican las variables morfológicas medidas en este estudio (ver materiales y métodos para más detalles).

Cuadro 1. Promedio ( $\pm$ desv. estándar) de 6 rasgos florales de *P. solitudinum* en la fila La Gamba, Golfito, 2010. Todas las diferencias entre los morfos fueron significantes al nivel de  $P < 0.05$ .

Rasgo Floral	Pin	Thrum
Longitud corola*	7.49 (0.40)	6.66 (0.35)
Ancho corola*	2.98 (0.20)	3.35 (0.27)
Longitud estilo*	7.31 (0.41)	2.59 (0.35)
Longitud estambre*	2.70 (0.54)	3.99 (0.36)
Longitud antera*	2.12 (0.05)	1.61 (0.02)
Diámetro polen**	41.19 (0.82)	63.46 (1.11)

\* = unidad mm

\*\* = unidad  $\mu$ m

Cuadro 2. Reciprocidad entre morfos utilizando el promedio ( $\pm$ desv. estándar) de la longitud de los estambres y la longitud de los estilos de *P. solitudinum* en la fila La Gamba, Golfito, 2010.

Reciprocidad	Estambre	Estilo
Pin-Thrum	2.70 (0.54)*	2.59 (0.35)*
Thrum-Pin	3.99 (0.36)**	7.31 (0.41)**

\* = (F=0.84; g.l= 1, 58; P=0.43),

\*\* = (F= 889.40; g.l= 1, 58; P=0.01)

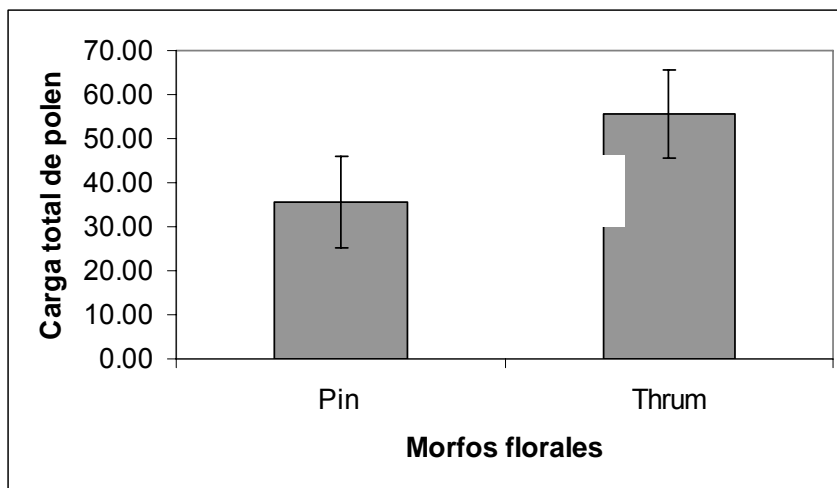


Fig. 3. Promedio ( $\pm$  error estándar) de la carga total de polen (#total de granos de polen en estigma) en *P. solitudinum* en la fila La Gamba, Golfito, 2010. Diferencias entre morfos significativas al nivel de P=0.009.

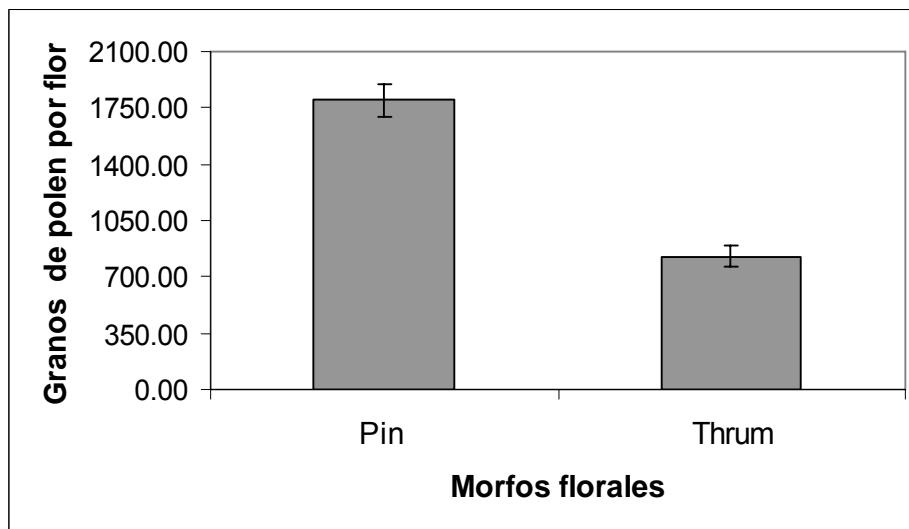


Fig. 4. Promedio ( $\pm$  error estándar) de los granos de polen producidos por flor en *P. solitudinum* en la fila La Gamba, Golfito, 2010. Diferencias entre morfos significativas al nivel de  $P=0.008$ .

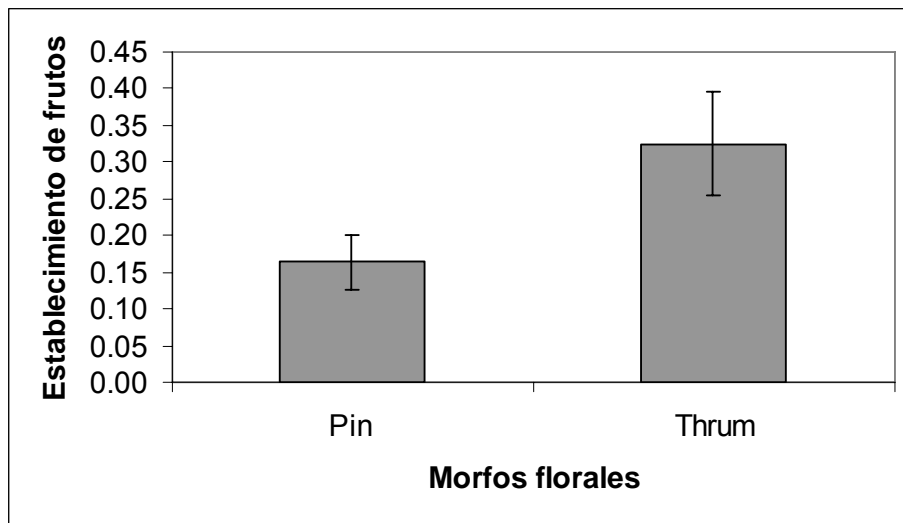


Fig. 5. Promedio ( $\pm$  error estándar) del establecimiento de frutos en *P. solitudinum* en la fila

## Distribución de estadios de tres especies de árboles en el Manglar de Llano Bonito, Golfito.

Margarita Loría-Naranjo.

Los manglares son ecosistemas que logran adaptarse a ambientes hostiles y cambiantes, esto complica el estudio y comprensión de la composición estructural del bosque de manglar. Se pretende realizar un estudio de la composición estructural del bosque de manglar de Llano Bonito, de Golfito, en Puntarenas. Se midieron los Diámetros a la Altura del Pecho (DAP) de los principales árboles encontrados en el manglar, también se hizo un análisis de la distribución de plántulas menores a 20 cm y de las plántulas mayores a 20 cm con respecto a los bordes del bosque, y por último se relacionó la densidad de plántulas en cada parcela estudiada con la salinidad y la cobertura boscosa. Por lo general, los DAP mayores se encontraron en las parcelas internas que no estaban asociadas al borde del canal, donde se espera encontrar el bosque más consolidado. El establecimiento de plántulas para cada ubicación en el bosque varía según la especie, sin embargo, si se aprecia una mortalidad de los estadios mas pequeños en las parcelas mas expuestas . No fue posible establecer una relación directa entre la salinidad y la cobertura boscosa con el número de plántulas encontradas en cada parcela, esto al parecer por no ser los únicos factores determinantes en su establecimiento y por no actuar independientemente.

**Palabras clave:** manglar, DAP, plántulas, composición estructural del manglar, *Pelliciera*, *Rhizophora*, *Avicennia*, *Laguncularia*, gradiente de inundación, cercanía al canal.

A pesar de su relativa baja biodiversidad, las plantas en los bosques de manglar tienen amplios rangos estructurales y atributos funcionales que promueven su supervivencia y propagación en las condiciones cambiantes de la zona intermareal. En este sentido, la diversidad de los árboles de manglar no se mide en término de número de especies, sino más bien en términos de su habilidad para lidiar con un amplio rango de condiciones ambientales (Duke *et al.* 1998).

Para analizar el efecto del clima sobre la estructura y función de estos bosques, se deben distinguir dos zonas diferentes en un área de manglar: una zona externa, donde el elemento principal en el balance hídrico del sitio es el agua generada por un proceso de mezcla entre las mareas y un caudal de los ríos asociados al estuario; y una zona interna dominada por procesos de escorrentía superficial, infiltración de aguas, lluvia y evapotranspiración para lograr un balance hídrico, ya que las mareas inundan estacionalmente la zona (Jiménez 1999).

Varias investigaciones coinciden en que un aumento del número de plántulas indica que la germinación y el enraizamiento de las mismas puede llegar a ser, en algunas especies de mangle, rápido y exitoso principalmente en condiciones ecológicas normales. Por ejemplo, el mayor número de plantas establecidas se ha observado en épocas de mayor precipitación pero con vientos débiles y poca luminosidad (Castaing y Granados 1990). También otros autores establecieron una relación entre salinidad y luminosidad como factores que afectan el crecimiento, indicando que con una baja salinidad y una alta luminosidad no se despliega la yema foliar terminal pero esto sí ocurre a baja salinidad y baja luminosidad (Graham 1977). Hay quienes argumentan que los claros son un mecanismo importante para la regeneración del bosque y que las épocas secas reducen el crecimiento y aumentan la mortalidad, especialmente en los estadios más pequeños (Jiménez 1988).

El estudio de los patrones estructurales del componente boscoso de manglar se complica al considerar la amplia tolerancia a diferentes condiciones ambientales que



presenta cada especie y que se traduce en una vasta variedad de respuestas funcionales y estructurales en los manglares (Jiménez 1994).

Con el presente trabajo se pretende encontrar algún patrón de crecimiento o colonización en el bosque de manglar de Llano Bonito hacia los bordes, ya que, en caso de estar creciendo se esperaría que los árboles mayores se encuentren en parcelas más internas mientras los árboles más jóvenes en parcelas exteriores. Además la investigación busca definir si la ubicación en el bosque de manglar influye en el potencial de establecerse de las diferentes especies y su mortalidad. El análisis se basó en la clasificación de parcelas según su gradiente de inundación en combinación a su ubicación con respecto a un canal. Finalmente se espera relacionar la capacidad de establecimiento de las especies de manglar con la cobertura boscosa y la salinidad.

### **Materiales y métodos**

El muestreo se realizó los días 18, 22, 23, 24, 25, 29,30, 31 de enero y 1 y 2 de febrero del 2010. Los datos se tomaron en el manglar de Llano Bonito, durante la marea baja, coordenadas N 08.64117, W 0.8317622 (Fig. 1).

Se hicieron 12 parcelas de 20 x 20 m y se clasificaron según su posición en el bosque de manglar en dos categorías: 1 Borde: interna o externa con respecto al borde mareal según el gradiente de inundación, y 2 Canal: si se encontraba cerca o lejos del borde del canal que forma el río La Cañaza. Se trabajó con las especies de mangle *Pelliciera* sp., *Rhizophora* sp., *Avicennia* sp. y *Laguncularia* sp.

Con una cinta métrica se midió la circunferencia a la altura del pecho, para calcular el diámetro a la altura del pecho (DAP), de todos los árboles adultos de las especies de manglar que se encontraban dentro de las parcelas. Así mismo, dentro de cada parcela se hizo una estimación del número de plántulas menores a 20 cm. Esta estimación se llevó a cabo dividiendo la parcela en cuatro partes y realizando 1 cuadrícula de 50 x 50 cm en cada parte de la parcela, en estas cuadrículas se contaba el número de plántulas menores a 20 cm sin clasificarlas por especie. También se registró el número total de plántulas o plantas jóvenes de 20 cm a 1m que había en cada parcela y en esta ocasión sí se identificó la especie.

En cada parcela se tomaron tres medidas de salinidad con un refractómetro para ser promediadas. También se hicieron medidas de cobertura utilizando un densiómetro, dividiendo la parcela en 4 partes iguales, en cada parte se tomó 1 punto y se hicieron cuatro conteos con el densiómetro, donde cada conteo estaba asociado a un punto cardinal. Finalmente con un GPS se tomó el punto de cada parcela para poder ser ubicada dentro de la zona de estudio.

Se realizaron análisis descriptivos con histogramas para observar donde ocurren las diferencias en los DAP según la especie. De este modo se espera poder estimar en que ubicación dentro del bosque de manglar se encuentran los árboles más jóvenes (pequeños) y los más viejos (grandes). Con pruebas de ANDEVA factorial se evaluó la contribución relativa de los factores ubicación (externa o interna) y canal (cerca o lejos) a la variación del tamaño de los DAP para cada especie.

Una segunda parte analiza la razón plántula/árbol y la razón plántulas menores a 20 cm/plántulas mayores a 20 cm totales en cada tipo de parcela para poder estimar la ubicación en la que las plántulas tienden a establecerse más, proporcionalmente a los árboles adultos y entre otros estadios para poder evaluar mortalidad . Además, se realizaron pruebas de chi cuadrado para analizar las diferencias en el número de plántulas menores a 20 cm según la condición de las parcelas en la que se ubican; y chi

cuadrado para las plántulas mayores a 20 cm de *Laguncularia*, *Avicennia* y *Rhizophora* según la el tipo de parcela. También se hizo otro tipo de chi cuadrado que pretende ver si existe diferencias significativas en el número de plántulas encontradas según cada factor que caracteriza una parcela y así evaluar si existe interacción entre ambos factores. Todas las pruebas de chi cuadrado se estandarizaron según el esfuerzo de muestreo, ya que no se tenía la misma cantidad de parcelas para cada condición (externa o interna y cerca o lejos). De las 12 parcelas muestreadas, 4 son internas y cercanas al canal, 2 son internas y lejanas del canal, 4 son externas lejos del canal y 2 son externas cerca del canal.

Finalmente, para evaluar la relación entre el número de plántulas con factores como salinidad y cobertura boscosa, se llevaron a cabo regresiones lineales. Se elaboraron regresiones lineales para cada especie de plántulas mayores a 20 cm y también con las plántulas menores a 20 cm.

## Resultados

*Laguncularia* sp fue la única especie que logró encontrarse en todos los tipos de parcela. En todos los análisis se excluyó *Pelliciera* dado a que solo se tuvieron cinco datos para esta especie.

La ANDEVA para *Avicennia* sp no encontró un efecto significativo por parte de la ubicación del borde mareal ( $F=0.1528$ , g.l.=1,  $p>0.05$ ) y el canal ( $F=3.1963$ , g.l.=1,  $p>0.05$ ); en el histograma de la Fig. 2 se aprecia que los DAP mayores se ubican en las parcelas internas que están lejos del canal y los DAP menores en las parcelas externas que estaban cerca del canal, además en las parcelas externas que no estaban al borde del canal no se encontró ningún individuo de esta especie. Para *Rhizophora*, la ANDEVA mostró un efecto significativo en la variación de sus DAP por parte del canal ( $F=7.8672$ , g.l.=1,  $p<0.05$ ) y la ubicación ( $F=7.6522$ , g.l.=1,  $p<0.05$ ) por separado, los DAP mayores se encontraron en las parcelas interiores lejanas al canal (Fig. 3). En *Laguncularia* sp hubo variación debido a el factor canal ( $F=8.3223$ , g.l.=1,  $p<0.05$ ) y a la interacción ubicación: canal ( $F=8.4303$ , g.l.=1,  $p<0.05$ ); se obtuvieron los DAP mayores en parcelas internas que están lejanas al canal y los DAP menores en las parcelas internas que están cerca del canal (Fig. 4).

No se encontró ninguna plántula menor a 20 cm en las parcelas internas lejanas al canal, y en las parcelas externas lejanas y cercanas al canal se encontraron muchas menos de la que se esperaba; mientras que en las parcelas internas cercanas al canal, el número de plántulas menores a 20 cm fue muchísimo mayor (292) que el que se esperaba (115) para este tipo de parcela ( $X^2=441.54$ ; g.l.=3,  $p<0.001$ ). En las parcelas internas que estaban cerca al canal se encontraron más plántulas que las esperadas para *Laguncularia* sp. ( $X^2=77.24$ ;  $p<0.001$ ; g.l.=3) y *Avicennia* sp. ( $X^2=140.15$ ;  $p<0.001$ ; g.l.=3), sin embargo donde se hallaron más plántulas de *Rhizophora* sp ( $X^2=58.3$ ;  $p<0.001$ ; g.l.=3) que las esperadas fue en las parcelas externas alejadas del canal.

En el segundo tipo de chi cuadrado se encontraron diferencias en el número de plántulas por efecto del borde externo ( $X^2=9.67$ ,  $p<0.001$ ; g.l.=1) como del interno ( $X^2=23.74$ ;  $p<0.001$ ; g.l.=1); pero también estas diferencias pueden atribuirse a un efecto en el canal para las parcelas que se encontraban cerca ( $X^2=38.05$ ,  $p<0.001$ ; g.l.=1) y las que se encontraban lejos ( $X^2=1.67$ ,  $p<0.001$ ; g.l.=1). Al haber un efecto por parte de cada factor por separado en la cantidad de plántulas encontradas por tipo de parcela, es posible afirmar que existe una interacción entre el borde mareal y del canal que provoca la distribución de las plántulas alrededor del bosque de manglar.

Para las parcelas internas cercanas al canal se encontraban aproximadamente 1.5 plántulas menores a 20 cm por cada árbol; en las parcelas externas que estaban junto al canal habían alrededor de 1.6 plántulas por cada árbol; en las parcelas tanto internas como externas que no se encontraban junto al canal la razón plántulas/árboles fue casi nula o cero en relación a la cantidad de árboles que se encontraban en esos sitios (Fig. 5). Hay 7.9 plántulas de *Laguncularia* por cada árbol en las parcelas internas junto al canal y 5 plántulas por cada 100 árboles en las parcelas externas junto al canal (Fig. 6); pero en *Rhizophora* hay 1.29 plántulas por cada árbol en las parcelas externas lejanas del canal y ni una sola plántula de esta especie en parcelas externas cercanas al canal (Fig. 7), plántulas mayores a 20 cm de *Avicennia* no se encontraron en las parcelas exteriores pero habían 1.53 plántulas por cada árbol de *Avicennia* en las parcelas internas cerca al canal (Fig. 8). Se sondeó una alta mortalidad en las parcelas externas cercanas al canal, ya que existían aproximadamente 50 plántulas menores por cada plántula grande encontrada en ese tipo de parcela (Fig. 9), en las parcelas internas cercanas al canal habían 1.76 plántulas menores por cada plántula grande y en las parcelas externas e internas alejadas del canal no habían ni siquiera 1 sola plántula menor por cada 10 plántulas mayores, lo que da una idea del establecimiento de las plántulas menores en relación con las mayores a 20 cm por tipo de parcela

En general, se encuentra que que una mayor salinidad está asociada a encontrar una menor cantidad de plántulas menores a 20 cm (Fig. 10), que se puede asociar al promedio de la salinidad según la condición de la parcela (cuadro 1), donde la menor salinidad se haya en las parcelas internas cercanas al canal, que es justo donde se espera que los regimenes de agua dulce provenientes del canal contribuyan al éxito de establecimiento de las plántulas, al menos de las plántulas de *Avicennia sp.*. Sin embargo, para el caso de *Rhizophora*, se espera que a mayor salinidad hayan más plántulas de la especie (Fig. 11). A la vez,

Para la cobertura boscosa, ninguno de los modelos de regresión lineal realizados lograron explicar que la cobertura boscosa contribuye de manera importante a la variación en el número de plántulas.

## Discusión

Los individuos más grandes de *Avicennia* fueron encontrados en parcelas internas que estaban alejadas del canal, donde el bosque que contenía a esta especie estaba más consolidado y con un suelo más firme. Se ha registrado que esta especie soporta bastante bien las condiciones secas y la alta salinidad (Jiménez y Sauter 1991); existen más plántulas por árbol en las parcelas internas cercanas al canal, donde la salinidad no es muy alta comparada con las parcelas alejadas del canal; sin embargo en las parcelas internas alejadas del canal, donde la salinidad aumenta considerablemente, también es posible observar plántulas de esta especie. Los resultados de este estudio pueden sustentar la hipótesis de que los árboles están creciendo hacia los bordes, porque además Jiménez (1999) ha caracterizado a *Avicennia* como una especie núcleo en los ecosistemas de manglar.

*Rhizophora* es reconocida como una especie pionera y colonizadora en estudios sobre regeneración (Castaing y Granados 1990). En su tesis, Aguilar (1990) afirma que la distancia del canal principal no influye en la regeneración natural de *Rhizophora*; pero de acuerdo a los datos que registré, los DAP de esta especie son generalmente mayores en las parcelas internas que en las externas siempre y cuando permanezcan alejadas del canal; esto puede deberse a la zonación que existe en este bosque consolidado. Se sabe, que, cuando *Rhizophora* se encuentra sobre sedimentos poco consolidados presenta un crecimiento conocido como ñangal o casilar donde es difícil separar el tronco de las

múltiples y grandes raíces aéreas (Jiménez 1994) y esto representa una adaptación vital para poder colonizar este tipo de sedimentos donde además existen vigorosos movimientos de agua; condiciones especialmente características de las parcelas externas y alejadas de canal de este estudio, por lo que se justifica la dominancia de esta especie en las mismas, y por consiguiente la relación proporcional directa que existe entre el grado de salinidad y la cantidad de plántulas de esta especie.

Cuando *Rhizophora* coloniza las regiones más bajas y expuestas del manglar, *Laguncularia* suele encontrarse en los estratos más internos del bosque muchas veces formando parches mixtos con *Avicennia* u otras especies (Delgado *et al.* 2001). En las parcelas externas cerca del canal no se registró ningún individuo de *Rhizophora*; y en este tipo de parcelas, junto con las parcelas internas que no estaban al borde del canal, *Laguncularia* presentó DAP especialmente altos. Esta especie forma pequeños rodales sobre sedimentos recién consolidados, en la parte convexa de los meandros de la zona externa del manglar, y el aporte de escorrentía contribuye al desarrollo estructural del bosque (Jiménez, 1994). Stowe (1995) toma en cuenta un factor para el género *Laguncularia* que no fue tomado en cuenta en este estudio: la herbivoría, y que parece muchas veces influenciar en el hecho de que existan muchas plántulas de *Laguncularia* al borde de los canales, ya que él demostró que el follaje sumergido se ve menos afectado ante la herbivoría que el follaje expuesto.

En general, una baja salinidad favorece una tasa de crecimiento mayor (Hogarth 2007). Sin embargo, no resulta válido considerar a la salinidad como una factor independiente para el éxito de establecimiento de plántulas, ya que, anteriormente se han hecho experimentos, donde la predicción era que si la salinidad era el único factor que determinaba esto, las plántulas crecerían adecuadamente bajo las mismas salinidad donde crecen sus padres, y en todos los casos dichas plántulas crecieron mejor a salinidades más bajas (Hogarth 2007).

Un problema importante con estas ideas, que implican la secuencia de estadios sucesionales hacia el mar o los bordes del canal, es que la zonación del manglar varía enormemente de lugar a lugar y además puede mostrar inconsistencias en la distribución de una misma especie; pero por supuesto esto no quiere decir que los manglares no muestran patrones de sucesión, simplemente que la sucesión no debe basarse en las teorías de zonación del manglar (Hogarth 2007). Dichas inconsistencias se presentan en este estudio, donde no es posible establecer un patrón o una dirección de crecimiento o colonización del manglar en general, sino que varía en cada especie, según los requerimientos ecológicos de cada una. Además, es importante hacer notar que esta investigación estudia los individuos a nivel de género, lo que puede estar contribuyendo a la variabilidad de los datos obtenidos para los diferentes factores, al poderse tratar de varias especies clasificadas dentro de un mismo género.

Es claro que la frecuencia en la que se encuentran las plántulas es diferente según la condición de la parcela en la que se encuentren. Castaing y Granados (1990) demostraron un efecto negativo de la exposición abierta a la acción de las mareas sobre las plántulas. El número de plántulas menores a 20 cm observadas en las parcelas exteriores, donde la condición de inundación es muy frecuente y constante, es muy bajo. El efecto de la distancia al canal parece ser importante para la presencia de plántulas en las parcelas.

A pesar de que este estudio no fue llevado a cabo en la escala temporal necesaria para evaluar mortalidad y una real sucesión del bosque; es importante tomar en cuenta que en las parcelas externas y cercanas al canal hay casi 50 veces más plántulas menores en comparación con plántulas mayores a 20 cm, sin embargo, contrario a estos

resultados, hay estudios que afirman que la mortalidad difiere entre la zona externa y la interna del bosque, ya que la disponibilidad de agua mareal en la parte externa del bosque hace que éste muestre una menor mortalidad en todas las clases de tamaño, al comparársele con las altas tasas de mortalidad encontradas en las partes internas del bosque (Jiménez 1990). Y a pesar de que muchas plántulas logren plantarse en parcelas con estas condiciones, muchos factores y la interacción entre ellos se consideran importantes para un establecimiento verdaderamente exitoso, entre estos factores están la calidad del agua, la condición del sustrato, la resistencia y tolerancia a depredadores y a regímenes de mareas y la tolerancia a la luz o a la sombra (Duke *et al.* 1998).

Existen especies, como las del género *Rhizophora*, que no son tolerantes a la sombra excesiva (Jiménez 1994) y por tanto es de esperarse que sus plántulas tengan mayor éxito a los bordes del bosque dónde puedan tener un mayor acceso a la luz para crecer. La tolerancia a la luz por parte de las plántulas difiere entre especies (Duke *et al.* 1998) es por esto que en este estudio se consideró la cobertura boscosa como un factor que podría alterar el establecimiento de las plántulas, esperando encontrar diferentes respuestas para cada especie, sin embargo las relaciones obtenidas fueron pobres, ya que por ejemplo, factores como el balance hídrico, la escorrentía y el drenaje del bosque juegan un papel trascendental en el desarrollo del bosque de manglar (Jiménez, 1988) .

Zamora-Trejos y Cortés (2009) señalan varios campos en el estudio de manglares que han sido inexplorados o que necesitan ser analizados de una manera más profunda, entre éstos se encuentra el estudio de la cobertura y el desarrollo estructural del bosque de manglar. Sin duda queda mucho por aprender de un sistema tan complejo como son los manglares y sus interacción con múltiples factores.

### **Agradecimientos**

Al recinto de Golfito y a la Universidad de Costa Rica por brindar las instalaciones y los recursos necesarios para llevar a cabo este estudio en el curso de Biología de Campo. A los profesores coordinadores del curso: Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Jorge Lobo. Al CIMAR del cual adquirí fuentes bibliográficas. Y a los amigos Jeffrey Sibaja y Elena Vázquez por su importante ayuda.

### **Bibliografía**

- Aguilar, E. 1990. Regeneración del manglar en áreas intervenidas, en la Reserva Forestal de Terraba-Sierpe, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Castaing, R.A. y J. Granados. 1990. Regeneración natural en una zona deforestada del manglar de Mata Limón, Puntarenas, Costa Rica. *Tecnología en Marcha*10(3):3-10.
- Delgado P., P. Hensel, J. Jiménez y J. Day. 2001. The importance of propagule establishment and physical factors in mangrove distributional patterns in a Costa Rican estuary. *Aquatic Botany* 71: 157-178
- Duke, N., C. Ball y J. Ellison. 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:27-47.
- Graham, A. 1977. New records of *Pelliciera* (Theaceae/Pelliceraceae) in the Tertiary of the Caribbean. *Biotropica* 9:48-52.
- Hogarth, P. 2007. *The biology of Mangroves and Seagrasses*. Segunda Edición. Oxford University Press. Universidad de York. Nueva York, Estados Unidos. 273 pp.
- Jiménez, J. 1988. Dynamics and dispersion patterns of two mangrove populations on the Pacific coast of Costa Rica. Tesis Ph.D. Universidad de Miami. Coral Glabes, Florida.

- Jiménez, J. 1990. The structure and function of dry weather mangroves on the Pacific coast of Central America, with emphasis on *Avicennia bicolor* forests. *Estuaries* 13 (2): 182-192.
- Jiménez, J. 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. EUNA. Heredia, Costa Rica. 335 pp.
- Jiménez, J. 1999. Ambiente, distribución y características estructurales de los manglares del Pacífico de Centroamérica: contrastes climáticos, p 51-70. *In*: A. Yáñez-Arancibia y A-L-Lara-Domínguez (eds.) *Ecosistemas de Manglar en América Tropical*. Instituto de Ecología, A.C. México. UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. 380 p.
- Jiménez, J.A. y K. Sauter, 1991. Structure and dynamics of mangrove forests along a flooding gradient. *Estuaries* 14(1): 49-56
- Stowe, K. 1995. Intracrown distribution of herbivore damage on *Laguncularia racemosa* in a tidally influenced riparian habitat. *Biotropica*. 27(4): 509-512.
- Zamora-Trejos, P. y J. Cortés. 2009. Los manglares de Costa Rica: el Pacífico Norte. *Revista Biología Tropical* 57(3):473-488.

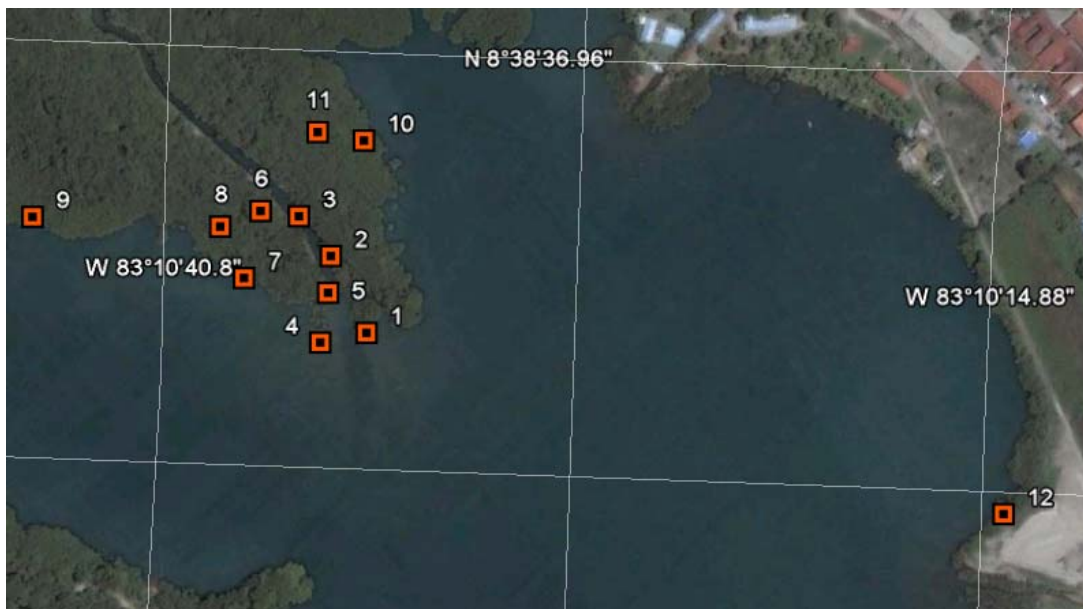


Fig. 1. Ubicación de la zona de estudio en el manglar de Llano Bonito.

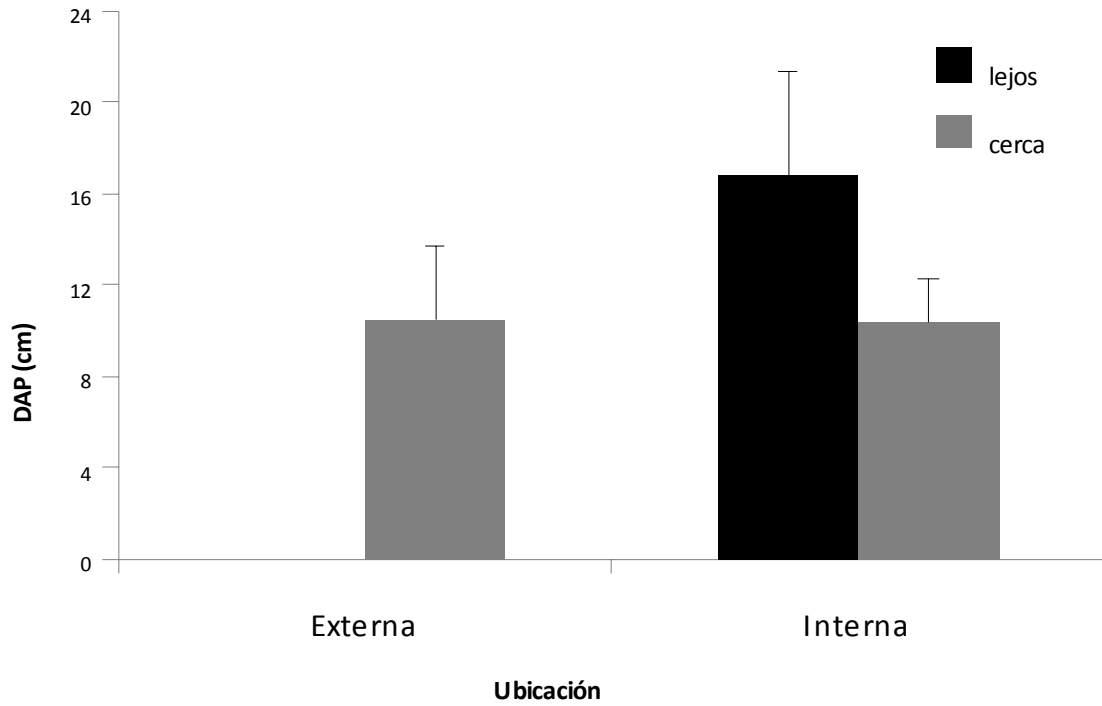


Fig. 2. Promedio del DAP de *Avicennia* sp y su desviación estándar según la condición de la parcela por ubicación con respecto al borde mareal y al borde del canal.

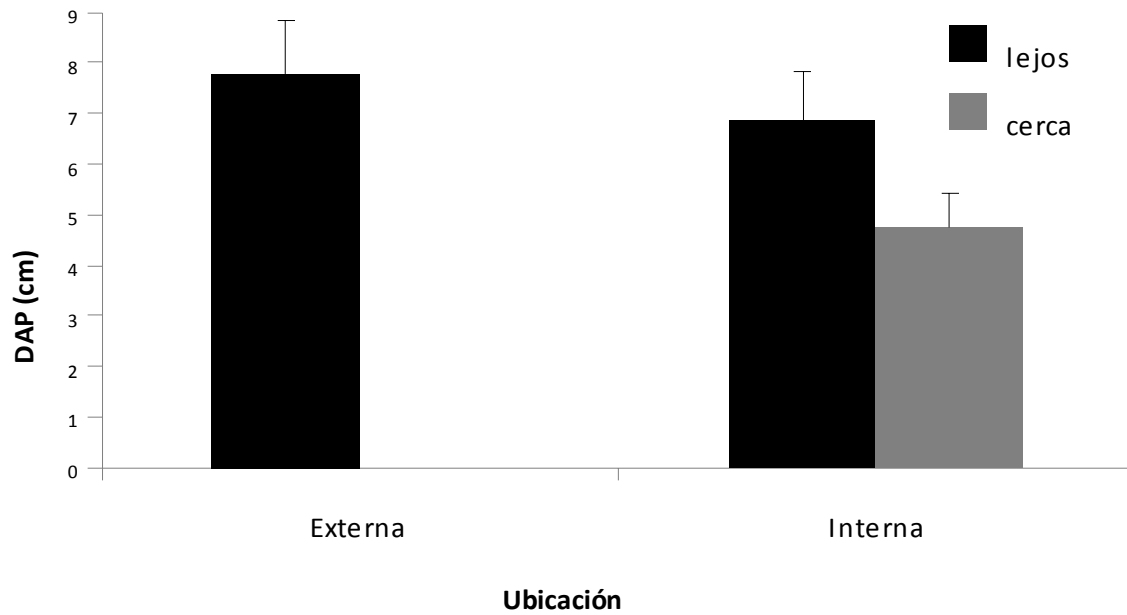


Fig. 3. Promedio del DAP de *Rhizophora* sp y su desviación estándar según la condición de la parcela por ubicación con respecto al borde mareal y al borde del canal.

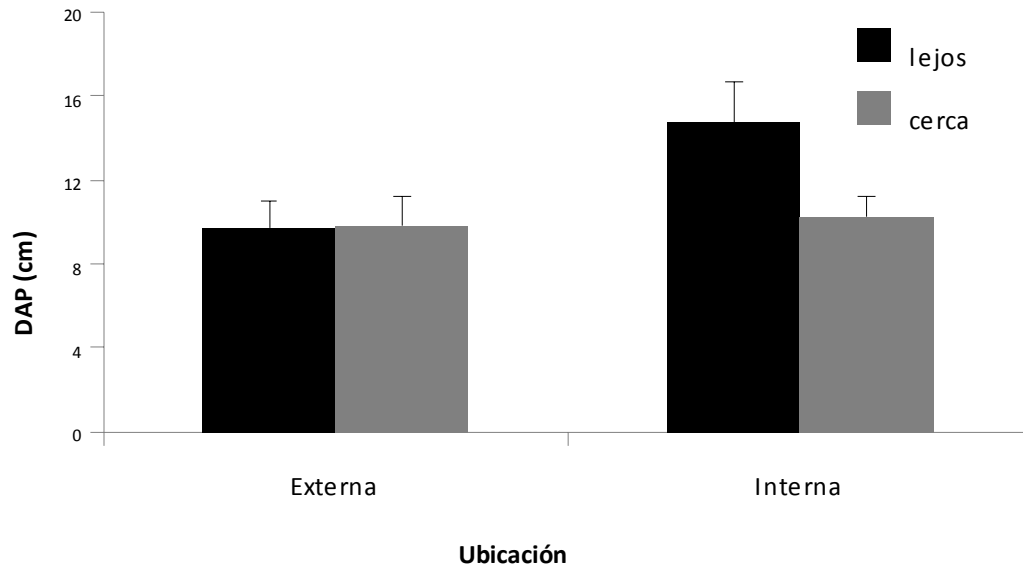


Fig. 4. Promedio del DAP de *Laguncularia* sp y su desviación estándar según la condición de la parcela por ubicación con respecto al borde mareal y al borde del canal

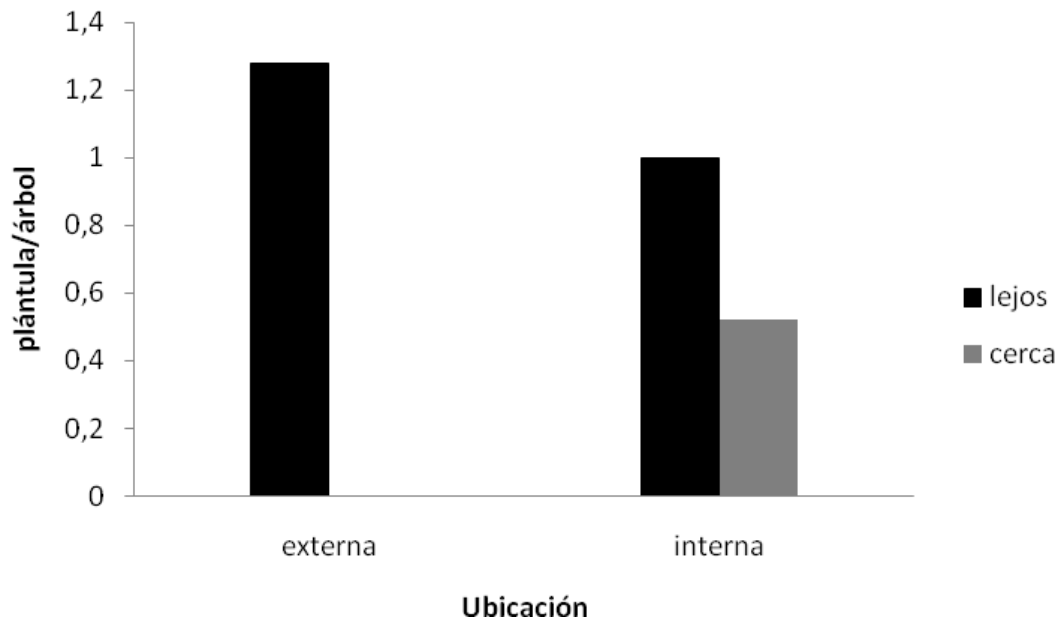


Fig. 5. Razón de plántulas menores a 20 cm en relación a la cantidad de árboles según la condición de la parcela en la que se encontraban.



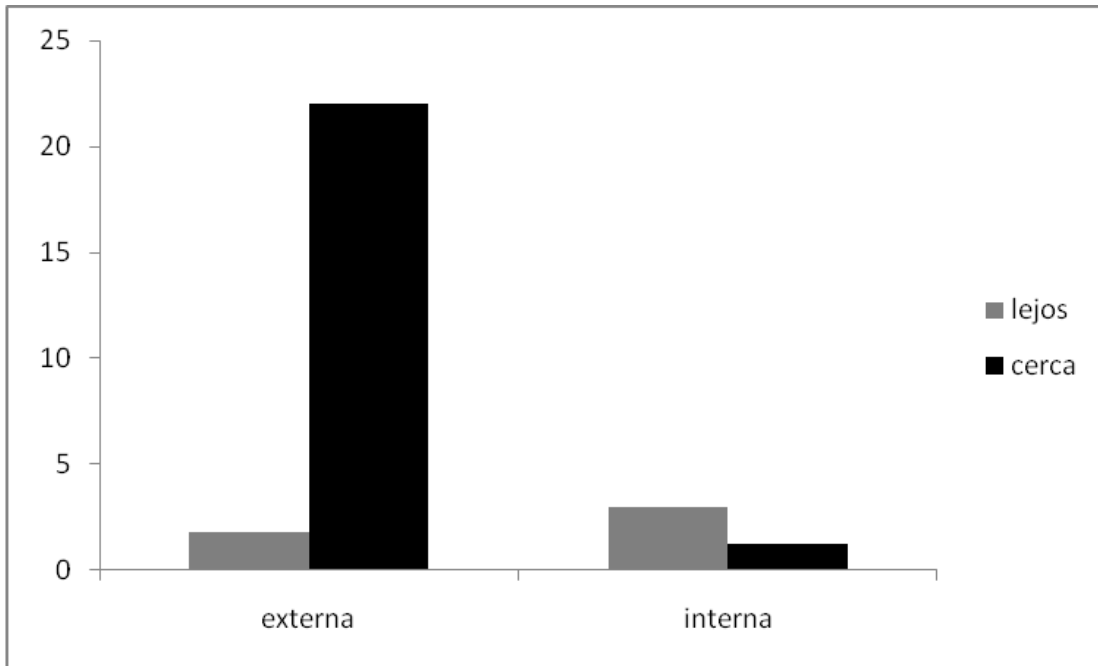


Fig. 6. Razón de plántulas de *Laguncularia* en relación a la cantidad de árboles según la condición de la parcela en la que se encontraban.

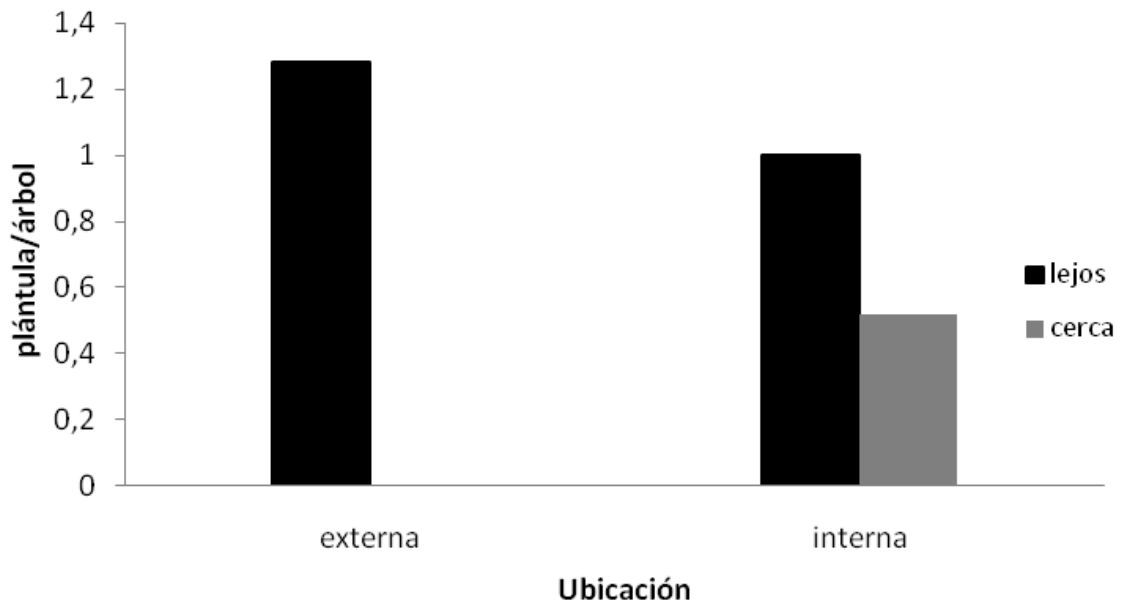


Fig. 7. Razón de plántulas de *Rhizophora* en relación a la cantidad de árboles según la condición de la parcela en la que se encontraban.

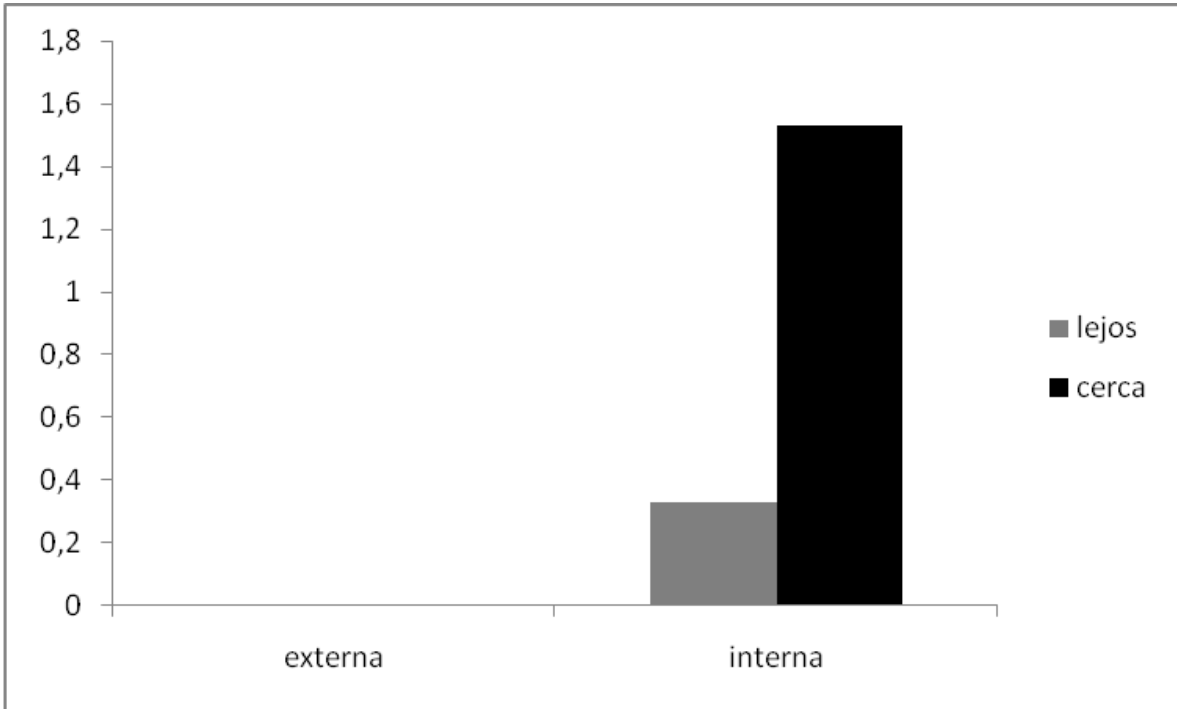


Fig. 8. Razón de plántulas de *Avicennia* en relación a la cantidad de árboles según la condición de la parcela en la que se encontraban.

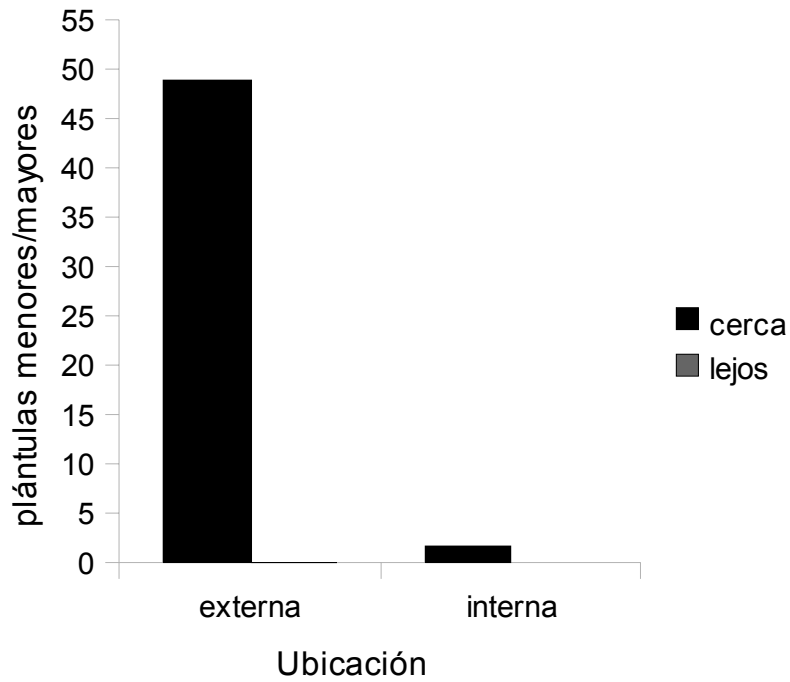


Fig. 9. Razón de plántulas menores a 20 cm en relación a la cantidad de plántulas mayores a 20 cm totales según la condición de la parcela.

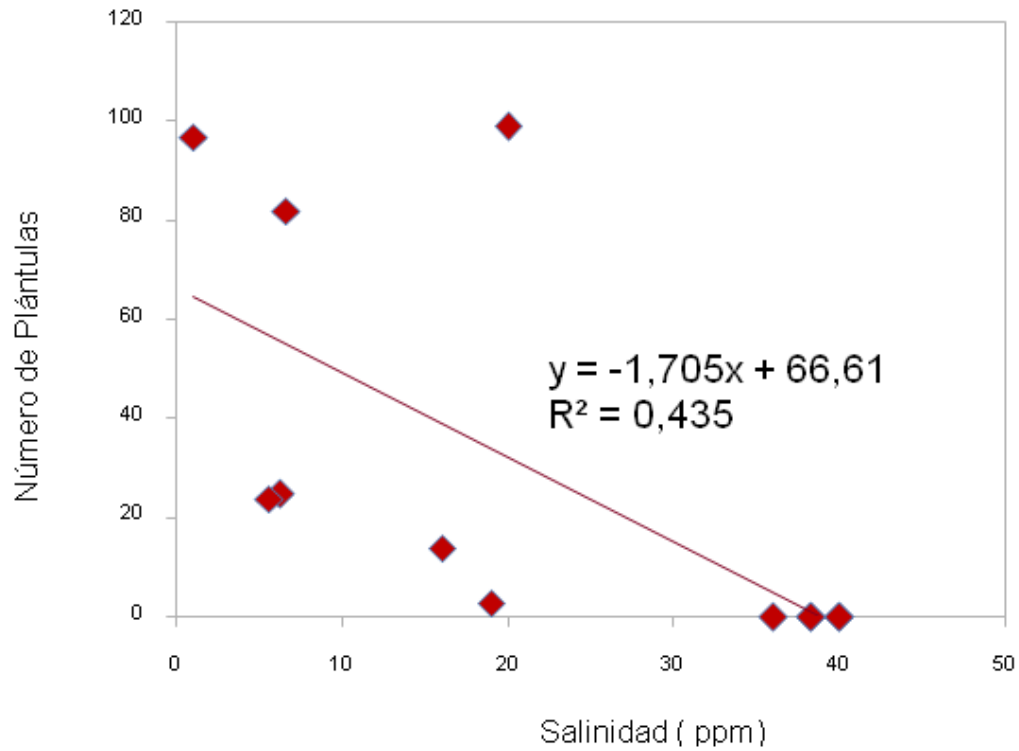


Fig. 10. Número de plántulas menores a 20 cm según el grado de salinidad en partes por mil.

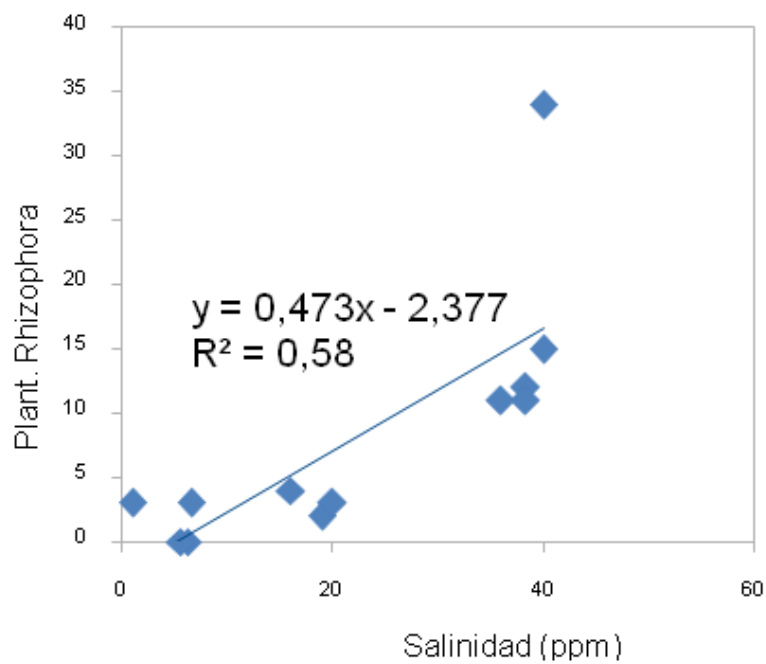


Fig. 11. Número de plántulas de *Rhizophora* mayores a 20 cm según el grado de salinidad en partes por mil ( $r^2=0,58$ )

Cuadro 1. Promedio de los valores de salinidad(ppm) según la condición de la parcela.

Ubicación	canal	Salinidad (ppm)
externa	cerca	3,405
	lejos	3,4325
interna	cerca	1,315
	lejos	3,72

## Efecto del gradiente lumínico en la distribución, reclutamiento y distribución de biomasa en tres especies arbóreas tropicales

Juan Manuel Ley-López

La luz es uno de los factores principales que determinan la sobrevivencia de plántulas. En este estudio se investiga el efecto del gradiente de luz natural en un bosque primario, en los patrones de distribución y reclutamiento de *Peltogyne purpurea* y dos especies del género *Vochysia*, todas abundantes en el sitio de estudio. Para ello se analizaron la distribución de plántulas en distintas categorías de tamaño y diferentes condiciones de cobertura del dosel. Las especies de *Vochysia* muestran diferencias en las estrategias de regeneración y preferencia de ambientes, se sugiere una compartimentación de nicho que puede explicar, en parte, la coexistencia de estas especies. Para *P. purpurea* solo se encuentran individuos en una categoría por lo que se realiza cosecha de plántulas para ver si existen diferencias en la distribución de biomasa en los extremos del ambiente lumínico *P. purpurea* muestra diferencias en la distribución de biomasa para hojas, tallo y raíz debido a qué, entre que condiciones. la frase sigue suelta, yo se lo había dicho.

**Palabras clave:** *Vochysia*, *Peltogyne purpurea*, plántulas, crecimiento, compartimentación de nicho

El éxito del establecimiento de plántulas en bosques tropicales esta determinado por una amplia variedad de factores, entre ellos bióticos como herbivoría (Vasconcelos & Cherrett 1997; Hulme, 1996), patógenos (Augspurger, 1984), densidad de individuos (Janzen 1970, Connell 1971) u hojarasca (Molofsky & Augspurger, 1992) y abióticos como disponibilidad de agua (Marod *et al.* 2002) o pendiente (Enoki & Abe, 2004). Sin embargo la luz al presentar cambios constantes a través del sotobosque por la dinámica de claros (Yamamoto, 2000), e influenciar otros factores como humedad o temperatura (Denslow, 1980), es uno de los mayores componentes que determinan la distribución y desempeño de las plantas, limitando su crecimiento, establecimiento y sobrevivencia (Denslow 1987; Norden *et al.* 2007).

Tradicionalmente se ha dividido a las especies de plantas según sus requerimientos lumínicos en pioneras y no pioneras (Swaine & Whitmore, 1988), las primeras se caracterizan por necesitar altos niveles de luz para germinar y establecerse (Brokaw, 1987), mientras las no pioneras pueden subdividirse en tolerantes a la sombra y demandantes de luz. En términos generales las especies tolerantes a la sombra pueden mantener tasas positivas de crecimiento en ambientes lumínicos bajos, pero presentan poco aumento de crecimiento con un aumento en la radiación (Agyeman *et al.* 1999), mientras las demandantes de luz subsisten en sombra pero necesitan de apertura de claros para crecer y establecerse (Denslow, 1980).

Aunque las diferencias en los requerimientos entre pioneras y no pioneras esta bien documentada (Whitmore, 1989), la diferenciación entre las no pioneras aun es controversial, dado la amplia variedad de micrositos sombreados en las que diferentes especies se pueden desarrollar (Clark & Clark, 1992) o el cambio en el desempeño que puede ocurrir en un gradiente bajo de luz (Montgomery & Chazdon, 2002). De la misma forma los requerimientos lumínicos pueden cambiar durante el desarrollo (Clark & Clark, 1992) y en muchos casos la ecología reproductiva de las especies tampoco es bien conocida. Los pequeños cambios en el gradiente lumínico pueden generar compartimentación de recursos y diferenciación de habitats, lo que puede permitir reducción en competencia y permitir la coexistencia de distintas especies (Denslow, 1987).

Parte de la capacidad de tener un mejor desarrollo en un ambiente lumínico específico se debe a caracteres fisiológicos, como la distribución de biomasa y recursos en los tejidos. Plantas creciendo en ambientes sombreados suelen invertir proporcionalmente menos en raíces y más en área foliar, además de poseer hojas más delgadas (Lambers, 2008), lo cual permite una mayor captación de luz. En mayores condiciones lumínicas se presenta un mayor peso foliar específico y una menor razón de área foliar (Popma & Bongers, 1988). La sobrevivencia en sombra se da ya que muchas veces los caracteres asociados con mayor capacidad de crecimiento están asociados inversamente con la sobrevivencia (Villar *et al.* 2008, Kaelke *et al.* 2001), así, por ejemplo, la inversión en tejido radical puede impedir un mayor crecimiento pero facilita el rebrote después de algún daño (Walters *et al.* 1993).

Los objetivos de esta investigación consistieron en determinar el efecto del gradiente lumínico en el sotobosque, en los patrones de distribución y reclutamiento de plántulas de 3 especies, dos de ellas congénicas y de crecimiento rápido y una de ellas tolerante a la sombra y de crecimiento lento. Así mismo se estudiaron los efectos de los extremos del ambiente lumínico en la distribución de biomasa de la especie tolerante a la sombra. Para esto se comparó el reclutamiento de las especies a lo largo de un gradiente lumínico en un bosque primario y se cosecharon plántulas en los extremos del gradiente. Debido a que la gran mayoría de especies existentes en bosques tropicales se desarrollan bajo sombra, comprender aspectos básicos de su historia natural y fisiología es de importancia para establecer implicaciones con su posible manejo y conservación.

## **Materiales y Métodos**

**Sitio de estudio:** El trabajo se realizó durante el mes de enero del 2010 en la Fila la Gamba, ubicada en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito, Costa Rica. Según la clasificación de Holdridge es un bosque muy húmedo tropical con una precipitación que supera los 4000 mm (Hartshorn 1991), Weissenhofer *et al.* (2008) identificaron 28 ecosistemas distintos en el sitio y sus alrededores dando una descripción detallada de cada uno de ellos. En el sitio de estudio se encuentra una parcela forestal de 100x100m, subdividida en cuadrantes de 5x5m, donde en el año 2007 todos los especímenes arbóreos mayores de 5 DAP fueron numerados e identificados. En ese momento se encontraban presentes 50 individuos de *Vochysia allenii*, 26 de *Vochysia ferruginea* y 12 de *Peltogyne purpurea*.

**Especies de estudio:** *P. purpurea* Pittier. (Caesalpinaceae) es una especie Neotropical maderable, endémica de Costa Rica y Panamá. En Costa Rica se encuentra esporádicamente a lo largo de la costa Pacífica desde el Parque Nacional Carara hasta la Península de Osa, único sitio donde es relativamente abundante (Vilchez & Rocha, 2004). Crece principalmente en suelos pobres rojizos y arcillosos con altos contenidos de hierro o aluminio y en zonas bien drenadas, llegando a alcanzar 50m de alto y 1m de diámetro (Jiménez *et al.* 2002). La floración ocurre de julio a setiembre en la estación lluviosa y la fructificación de febrero a marzo durante la estación seca posterior, donde también se presenta caída de hojas (Lobo *et al.* 2008). Esta incluida en la lista de plantas amenazadas y poco comunes de Costa Rica-UICN (Quesada-Monge, 2004).

*V. allenii* Standl. & L.O. Williams (Vochysiaceae) es una especie maderable, distribuida desde México hasta Paraguay en regiones tropicales con precipitaciones entre los 3000-5000mm y los 24 a 30°C de temperatura (Thiele 1997). Su altura oscila entre los 20 y 50m. Guerrero-Aguirre (2005) menciona que en los sitios donde se encuentra es una especie abundante. A nivel de brinzal puede confundirse con *V. ferruginea* sin embargo

esta presenta hojas ferrugineas por el envés (Jiménez *et al.* 2002), mientras que los cotiledones de *V. alleni* son de mayor tamaño y con coloración morada.

*V. ferruginea* Mart. (Vochysiaceae) es una especie maderable distribuida desde Nicaragua hasta Brasil. En Costa Rica presente en bosques húmedos de ambas vertientes, en sitios con precipitación superior a los 3000mm y suelos aluviales, arenosos o franco arcillosos (Jiménez *et al.* 2002), o infértiles con alta concentración de Al pero buena drenación (Herrera & Finegan, 1997). Es una especie heliófita, de rápido crecimiento y de estratos medios del bosque lluvioso la cual se ha utilizado exitosamente en plantaciones forestales (COSEFORMA, 1999), dada su alta regeneración puede llegar a dominar el bosque secundario maduro (Finegan 1992).

*Efecto del ambiente lumínico en el reclutamiento y distribución:* Para determinar la cantidad de luz y el efecto sobre las especies se muestrearon de forma aleatoria 34 de los cuadrantes de la parcela permanente. La cobertura del dosel se determinó mediante un densiómetro cóncavo esférico en las cuatro esquinas y centro de cada cuadrícula como descrito en Lemmon (1956). El densiómetro no permite determinar la de calidad de luz, sin embargo da una medida de cobertura del dosel en términos de porcentaje, siendo 0% apertura total y 100% cobertura total. Los cuadrantes se categorizaron dividiendo el rango de cobertura obtenida entre tres, obteniendo las siguientes categorías: 71.39-77,20% baja cobertura, 80,75-83,88% cobertura intermedia y 84,98-91,70% alta cobertura. La categorización se realizó con el fin de determinar las diferencias en el reclutamiento entre y dentro de las especies en los distintos estadios para los diferentes niveles de luz.

En cada cuadrante se contabilizaron el número de individuos de cada especie, para ambas especies de *Vochysia* se separaron los individuos en 5 categorías según la altura que presentaran de la siguiente manera: Plántulas recién germinadas=con presencia de cotiledones, Plántulas pequeñas=Plántulas entre 10 y 20cm sin cotiledones, Plántulas intermedias=Individuos entre 20 y 50cm, Plántulas grandes=Individuos entre 50cm y 1m, Juveniles=Individuos mayores de 1m. En el caso de *P.purpurea* no se realizaron categorías ya que con una única excepción todos los individuos poseían alturas inferiores a los 40cm.

*Efecto del ambiente lumínico en la distribución de biomasa en P.purpurea.* A partir de los datos de cobertura se cosecharon 19 plántulas provenientes de los 3 sitios con valores inferiores de cobertura (71,4; 73,5 y 77,2% respectivamente) y 32 plántulas de 7 sitios con mayor cobertura (valores superiores a 86,75%). La diferencia en el número de plántulas y cuadrículas se debió a la menor cantidad de sitios con presencia baja de cobertura. De cada plántula se obtuvo el peso fresco de hojas, tallo y raíces, estas se trasladaron posteriormente a una estufa a 65c hasta alcanzar peso constante y obtener el peso seco, con un medidor de área foliar se obtuvo el área foliar de las plantas.

Se determinaron las siguientes variables: área foliar específica (SLA, área foliar entre peso de la hoja), razón de área foliar (LAR, área foliar entre peso seco total de la planta), proporción de raíz (RMR, biomasa raíz entre biomasa seca total), proporción de tallo (SMF, biomasa tallo entre biomasa total), proporción hojas (LMF, biomasa hojas entre biomasa total) y el contenido de materia seca (DM, relación de peso seco y peso fresco de la planta). Estas variables, entre otras, permiten analizar el crecimiento de plantas y su distribución de recursos (Lambers *et al.* 2008), lo cual permite hacer comparaciones entre especies y entre ambientes abióticos.

*Análisis estadístico:* Para determinar las diferencias en la abundancia de plántulas en cada ambiente se realizó un análisis de varianza, utilizando el ambiente como variable

independiente y la densidad de individuos por parcela en cada ambiente como la variable dependiente. Se realizó este mismo análisis sin tomar en cuenta las plántulas recién germinadas y evaluar si el alto número de estas influía en las distribuciones. El análisis de las diferencias en la distribución de biomasa en *P.purpurea*, se realizó mediante un análisis de varianza, utilizando el ambiente como variable independiente y el resto de las variables morfométricas como variables dependientes. Las diferencias en el reclutamiento en las especies de *Vochysia* y el efecto del ambiente en estas se analizaron utilizando una prueba de Chi cuadrado.

## Resultados

*Efectos del ambiente lumínico en reclutamiento y distribución:* Los valores de apertura oscilaron entre 71,39% y 91,70%, perteneciendo la mayoría a valores altos e intermedios de cobertura. La luz solo tuvo efectos en la abundancia para *P. purpurea* donde la densidad de individuos por parcela de 25 m<sup>2</sup> fue mayor en parcelas con iluminación intermedia ( $F_{2,31}=3.35, p=0.048$ ), (Fig. 1a). En cuáles especies? No se encontraron diferencias entre qué? al excluir del análisis a las plántulas recién germinadas (*V. allenii*:  $F_{2,31}=0.38, P=0,689$ ; *V. ferruginea*:  $F_{2,31}=2.10, p=0.14$ ). *V. allenii* y *V. ferruginea* mostraron diferencias en su estrategia de regeneración ( $X^2=114.92, gl=4, p<0.0001$ ), (cuadro 1), ambas especies mostraron una disminución alta de individuos al pasar de categorías siendo especialmente bajo el paso de plántulas recién germinadas a juvenil 1 (Cuadro 1, Fig. 2). La diferencia en el reclutamiento se explica por la diferencia en el desempeño de ambas especies en el ambiente de menor apertura ( $X^2=67.66, gl=4, p<0.0001$ ) donde el número de individuos de *V. allenii* se mantenía con cierta constancia a partir del segundo estadio, mientras que *V. ferruginea* siguió mostrando una reducción hasta no llegar a presentar individuos en la última categoría.

*Efecto del ambiente lumínico en la distribución de biomasa en P.purpurea.* La correlación más alta se observó entre la biomasa de las raíces con la biomasa del tallo (Cuadro 2). Las plántulas localizadas en ambientes lumínicos diferentes mostraron diferencias significativas para 4 de las 6 variables analizadas (Fig.3). En sombra se encontraron valores más altos de LAR ( $F_{1,48}=7.98, p=0.007$ ) y LMF ( $F_{1,48}=7.57, p=0.008$ ) lo que indica una mayor inversión en tejido foliar. En este mismo ambiente, se hallaron valores más altos de RMR ( $F_{1,48}=6.50, p=0.014$ ). El SMF fue la única variable que mostró mayores valores en el ambiente de sol ( $F_{1,48}=20.87, p<0.0001$ ), mientras que las variables DM ( $F_{1,48}=0.14, p=0.713$ ) y SLA ( $F_{1,48}=0.02, p=0.877$ ) no tuvieron diferencias significativas para ninguno de los dos ambientes.

## Discusión

Los altos valores de cobertura muestran una mayoría de micrositios sombreados y muy pocos con exposición alta a la luz. Bosques con dosel cerrado generalmente presentan valores bajos de luz en el sotobosque, Nicotra *et al.* (1999), encontraron que hasta un 50% de sitios en un bosque maduro poseían menos de 1% exposición completa al sol y tan solo 6% de los sitios por encima del 5%. Es de esperar que las especies creciendo en este tipo de bosque muestren distintas adaptaciones para sobrevivir en condiciones de sombra o aprovechar rápidamente los claros formados.

La alta mortalidad en los primeros estadios es de esperarse ya que plantas con producción alta de semillas suelen tener poca sobrevivencia (Leishman *et al.* 2000). La alta proporción de plántulas en los primeros estadios puede influir inicialmente en el hecho que la luz no haya tenido efecto en la abundancia de las especies de *Vochysia*. Para *V. ferruginea* se ha mostrado una tasa de germinación de hasta un 100% (COSEFORMA, 1999) y una alta capacidad de germinar bajo condiciones altas de sombra (Guariguata



2000), por lo que la distribución de los individuos en los primeros estadios y los cuales forman la mayoría de la población, no está influenciada por las condiciones iniciales de luz.

Este estudio demuestra que existe una diferencia en la estrategia de regeneración en las especies de *Vochysia*, la cual es en parte explicada por la diferenciación de nicho. *V. ferruginea* parece necesitar niveles altos de luz para establecerse, dada la alta intolerancia a la sombra desde sus primeros estadios. Así mismo la baja cantidad de individuos encontrada en categorías mayores podría asociarse a la baja cantidad de sitios con exposición alta de luz. La especie ha sido catalogada anteriormente como una especie pionera de larga vida (Herrera & Finegan, 1997) por lo que es probable que requiera de la formación de claros grandes en el dosel para poder alcanzar tamaños mayores. *V. allenii* tuvo un comportamiento similar que *V. ferruginea* en sitios con sol e intermedios, sin embargo la especie parece poder establecerse y crecer en sitios con sombra, en este ambiente una vez alcanzado el segundo estadio no se muestra un aumento marcado en la mortalidad. Anteriormente Guerrero-Aguirre (2005) encontró una escasez de individuos en clases diamétricas pequeñas e intermedias con una mayor abundancia en individuos con DAP superior a 40cm, esto podría sugerir que una vez establecida la especie tiene alta probabilidad de sobrevivencia.

Aunque en valores intermedios y con mayor condición lumínica no se pudo observar ninguna tendencia o ventaja para alguna de las especies podría esperarse un mejor reclutamiento de *V. ferruginea*. Al formarse un claro las plántulas presentes o que se establecen rápidamente son las que tienen mayor probabilidad de sobrevivir después de unos años (Denslow 1987), Boucher & Mallona (1997) reportan hasta un 75% de plántulas de *V. ferruginea* en un bosque después de sufrido un disturbio, lo que daría muchas probabilidades de alcanzar un claro formado y competir exitosamente en este. Diferencias en reclutamiento, sobrevivencia y desempeño de especies en un mismo género en distintos niveles de luz y pendiente se han encontrado anteriormente (Ashton et al. 1995), lo cual confirma la existencia de ventajas para ciertos ambientes específicos.

La mayor cantidad de individuos de *P. purpurea* en sitios intermedios podría indicar la dificultad de la especie para sobrevivir en ambos extremos del ambiente lumínico. Mientras que la sobrevivencia de plántulas en general es menor en sitios sombreados (Augspurger, 1984), Vilchez & Rocha (2006) encontraron alta mortalidad de plántulas y brinzales expuestos a luz directa en *P. purpurea*. Estos mismos autores encontraron que los brinzales de la especie muestran alta persistencia, y muy poco crecimiento lo cual concuerda con la ausencia de individuos de mayores tamaños y alta densidad de plántulas en este estudio.

Los valores más altos de LAR y LMF en sombra así como SMF en sol concuerdan con los caracteres esperados en estos ambientes. En condiciones de menor apertura se invierte más en tejido foliar con el fin de captar luz el cual es el recurso limitante, Dos Santos et al. (2006) al comparar la respuesta en luz y sombra de una especie de *Cedrela* encontraron una alta proporción de materia seca invertida en hojas, mientras Popma & Bongers (1988) al comparar 10 especies en diferentes tipos de ambientes lumínicos encontraron un menor LAR.

En sitios de mayor luz suele encontrarse mayor inversión de biomasa en raíces (Ke & Werger, 1999, Cai et al. 2008) lo cual favorece la toma de agua y nutrientes, sin embargo las respuestas de las especies pueden variar, así Aleric & Kirkman (2005) no encontraron diferencias en la distribución a raíces en distintos niveles de luz, mientras que para plantas de *Virola*, *Dipterix* y *Brosimum* la relación del peso de la raíz mostró comportamientos muy distintos con aumento de irradiación para las tres especies

(Montgomery, 2004). Estas mismas diferencias entre especies pueden explicar la falta de variación en el SLA encontrada en *P.purpurea*, Agyeman *et al.* (1999) al comparar dos especies con respuestas contrastantes a la irradiación no encontraron relación entre el SLA y la radiación en la especie más tolerante a la sombra, mientras en la pionera había un aumento amplio, otros estudios han encontrado menor SLA en condiciones de sombra (Dos Santos *et al.* 2006) como en condiciones de luz (Mongomery, 2004).

Los resultados de este estudio muestran que la luz tiene efecto en los patrones de distribución y respuestas fisiológicas de las especies estudiadas, estas pueden explicar en parte la coexistencia de especies muy relacionadas en un mismo sitio en un momento determinado. Este estudio se limita a los primeros estadios de estas especies y no necesariamente individuos de mayor tamaño u en otras condiciones ambientales poseen el mismo comportamiento. Muchos aspectos relacionados con el desarrollo de las especies y sus respuestas fisiológicas aun deben ser comprendidos.

### **Bibliografía**

- Agyeman V.K., M.D. Swaine & J. Thompson. 1999. Responses of Tropical Forest Tree Seedlings to Irradiance and the Derivation of a Light Response Index. *Journal of Ecology*. 87(5):815-827.
- Aleric K.M. & L.K. Kirkman. 2005. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae) to varied light environments. *American Journal of Botany*. 92(4):82-689.
- Ashton P.M.S., C.V.S. Gunatilleke & I.A.U.N. Gunatilleke. 1995. Seedling Survival and Growth of Four *Shorea* Species in a Sri Lankan Rainforest. *Journal of Tropical Ecology*. 11(2):263-279.
- Augspurger C.K. 1984. Seedling Survival of Tropical Tree Species: Interactions of Dispersal Distance, Light-Gaps, and Pathogens. *Ecology*. 65(6):1705-1712.
- Boucher D.H. & M.A. Mallona. 1997. Recovery of the rain forest tree *Vochysia ferruginea* over 5 years following Hurricane Joan in Nicaragua: a preliminary population projection matrix. *Forest Ecology and Management*. 91:195-204.
- Brokaw N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*. 75:9-19.
- Cai Z.Q., L. Poorter., Q. Han & F. Bongers. 2008. Effects of light and nutrients on seedlings of tropical *Bauhinia* lianas and trees. *Tree Physiology*. 28:1277-1285
- Clark D.A. & D.B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62(3):315-344.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En P.J. Den Boer & G. Gradwell (eds.), *Dynamics of Populations*, PUDOC, Wageningen, 298-312.
- COSEFORMA. 1999. El Botarrama (*Vochysia ferruginea*) en la zona Norte de Costa Rica. 1ed. San José, COSEFORMA. 23p.
- Denslow J.S. 1980. Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees. *Biotropica*. 12(2):47-55.
- Denslow J.S. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:431-451.
- Dos Santos D.L., M. Rakocevic, M. Takaki & J. Ribaski. 2006. Morphological and Physiological Responses of *Cedrela fissilis* Vellozo (Meliaceae) Seedlings to Light. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 49(1):171-182
- Finegan, B., 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47:295-321.

- Ekoni T & A.Abe. 2004. Saplings Distribution in Relation to Topography and Canopy Openness in an Evergreen Broad-Leaved Forest. *Plant Ecology*. 173(2):283-291.
- Guariguata M.R. 2000. Seed and Seedling Ecology of Tree Species in Neotropical Secondary Forests: Management Implications. *Ecological Applications*. 10(1):145-154.
- Guerrero-Aguirre G. 2005. Caracterización poblacional de cinco especies arbóreas ecológicamente importantes en el Corredor Biológico Turrialba Jiménez, Costa Rica. Tesis Msc. CATIE. Turrialba. Costa Rica. 58p.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. p. 123. En: D. Janzen (ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Herrera B. & B.Finegan. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. *Plant and Soil*. 191:259-267.
- Hulme P. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology*. 84, 609-615
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. 104: 501-528.
- Jiménez Q., F.Rojas., V.Rojas & L.Rodriguez. 2002. Árboles Maderables de Costa Rica. Ed. INBio, Heredia, Costa Rica. 370p
- Kaelke C.M., E.L.Kruger & P.B.Reich. 2001. Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light-availability gradient. *Canadian Journal of Forest Research*. 31(9):1602-1616.
- Ke G. & M.J.A.Werger 1999. Different responses to shade of evergreen and deciduous oak seedlings and the effect of acorn size. *Acta Oecologica*. 20(6):579-586.
- Lambers H., T.L.Pons & F.S.Chapin 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, EEUU, 2ed. 672p.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. & Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. p.31-57. En M. Fenner (ed), *Seeds the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI International, Wallingford.
- Lemmon R.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science*. 2:314-320.
- Lobo J., R.Aguilar., E.Chacon & E.Fuchs. 2008. Phenology of tree species of the Osa Peninsula and Golfo Dulce region, Costa Rica. *Stapfia*. 80:547-555.
- Marod D., U.Kutintara., H.Tanaka & T. Nakashizuka. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology*. 161:41-57.
- Molofsky J. & C.K.Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*. 73(1):68-77.
- Montgomery R.A. & R.L.Chazdon. 2002. Light Gradient Partitioning by Tropical Tree Seedlings in the Absence of Canopy Gaps. *Oecologia*. 131(2):165-174.
- Montgomery R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology*. 24:155-167
- Nicotra A.B., R.L. Chazdon & S.V.B.Iriarte. 1999. Spatial Heterogeneity of Light and Woody Seedling Regeneration in Tropical Wet Forest. *Ecology*. 80(6):1908-1926.
- Norden N., J.Chave., A.Caubere., P.Chatelet., N.Ferroni., P.M.Forget & C.Thebaud. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology*. 95:507-516.

- Poorter L. 1999. Growth Responses of 15 Rain-Forest Tree Species to a Light Gradient: The Relative Importance of Morphological and Physiological Traits. *Functional Ecology*. 13(3):396-410.
- Popma J. & F. Bongers. 1988. The effect of Canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*. 75:625-632.
- Quesada-Monge R. 2004. Nota Técnica: Especies forestales vedadas y bajo otras categorías de protección en Costa Rica. *Kuru: Revista Forestal*. 1(2):1-5.
- Swaine M.D. & T.C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*. 75:81-86
- Thiele 1997. *Ecología de Bosques Tropicales. Ecología de floración y biología de reproducción en el género Vochysia*. GTZ Programa de apoyo ecológico. República Federal de Alemania. 46 p.
- Vasconcelos H.L. & J.M.Cherrett. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*. 13:357-370.
- Vílchez A. B & Rocha O. 2004. Fenología y biología reproductiva del Nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú: Revista Forestal* 1(1):14 p.
- Vílchez B. & O.Rocha. 2006. Estructura de una población del árbol *Peltogyne purpurea* (Cesalpiniaceae) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 54(3):1019-1029.
- Walters M.B., E.L.Kruger & P.B. Reich. 1993. Growth, Biomass Distribution and CO<sub>2</sub> Exchange of Northern Hardwood Seedlings in High and Low Light: Relationships with Successional Status and Shade Tolerance. *Oecologia*. 94(1):7-16.
- Weissenhofer A., W. Huber., T. Koukal., M.Immitzer., E. Schembera., S. Sontag., N.Zamora., & W.Weber. 2008. Ecosystem diversity in the Piedras Blancas National Park and adjacent areas (Coast Rica), with the first vegetation map of the area. En: A.Weissenhofer., W. Huber., V. Mayer., S. Pamperl., A. Weber., G. Aubrecht. (eds.): *Natural and Cultural History of the Golfo Dulce Region, Costa Rica*. - Linz: Staphia 88: 65-96.
- Whitmore T.C. 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology*. 70(3):536-538.
- Yamamoto S.I. 2000. Forest Gap Dynamics and Tree Regeneration. *Journal of Forest Research*. 5(4):1610-7403.

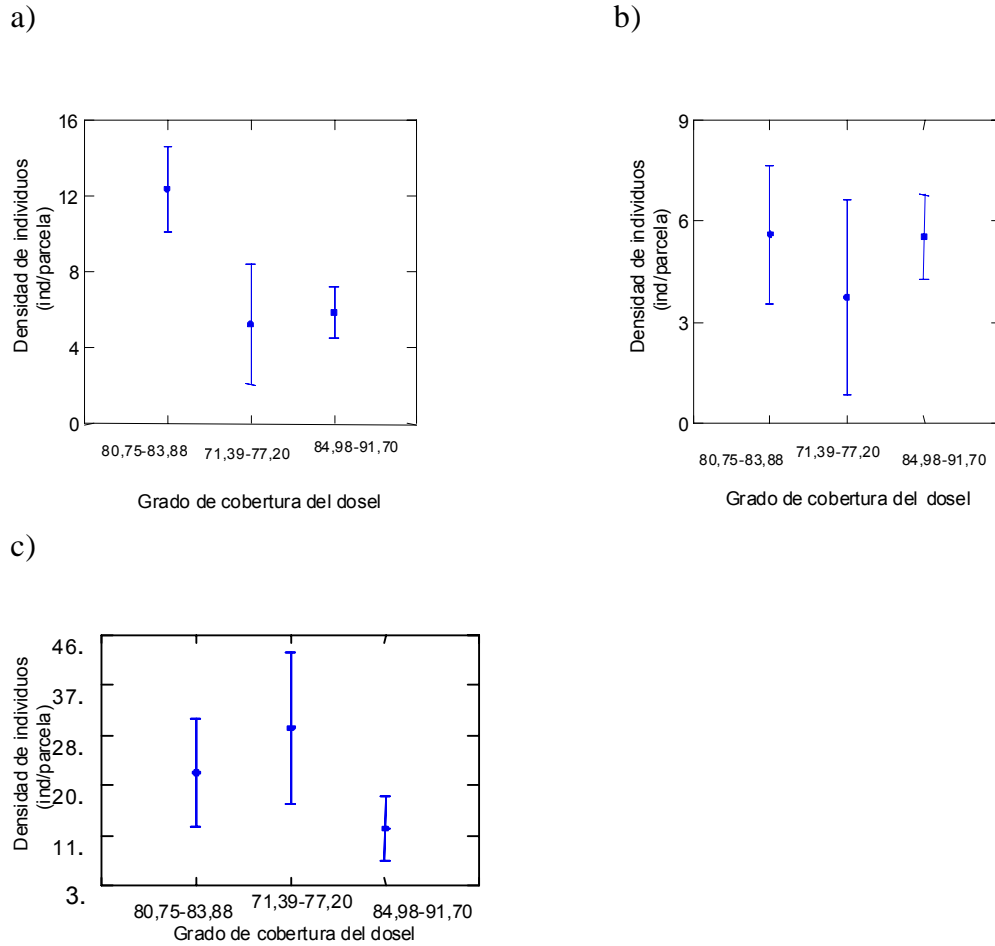


Fig. 1: Densidad de individuos encontrada ( $\pm$  error estándar) para las tres especies en las diferentes categorías de cobertura analizadas (a) *P. purpurea* (b) *V. allenii* (c) *V. ferruginea*

Cuadro 1: Número absoluto de individuos encontrados en cada categoría analizada para las dos especies de *Vochysia*

Estadio	<i>V.allenii</i>	<i>V.ferruginea</i>
Recién germinadas	120	462
Pequeñas	12	56
Intermedias	20	20
Grandes	11	15
Juveniles	19	12
Total	182	565

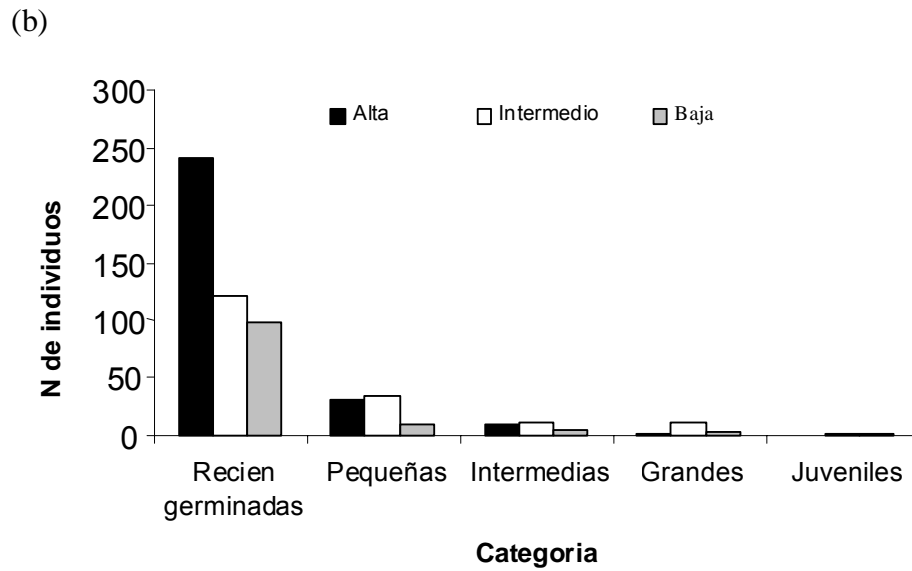
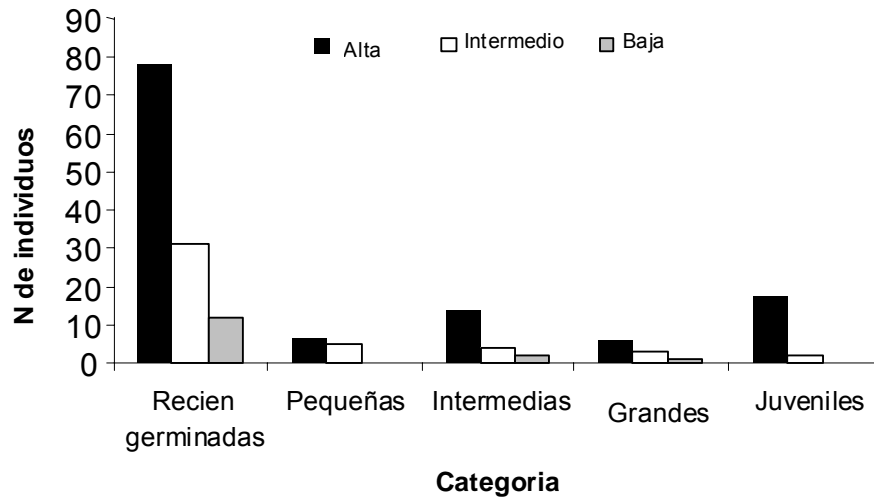


Fig. 2: Reclutamiento de ambas especies de *Vochysia* en los diferentes categorías de cobertura analizadas. (a) *V. allenii* (b) *V. ferruginea*

Cuadro 2: Matriz de correlación para los 6 caracteres analizados en *P. purpurea*. Números mostrados en oscuro muestran cifras significativas al 0.05.

	RMR	SMF	LMF	LAR	SLA	DM
RMR	*					

SMF	-0.743		*			
LMF	-0.182	-0.524		*		
LAR	-0.198	-0.496	0.979		*	
SLA	-0.176	0.259	-0.157	0.02		*
DM	0.412	-0.267	-0.132	-0.228	-0.4	*

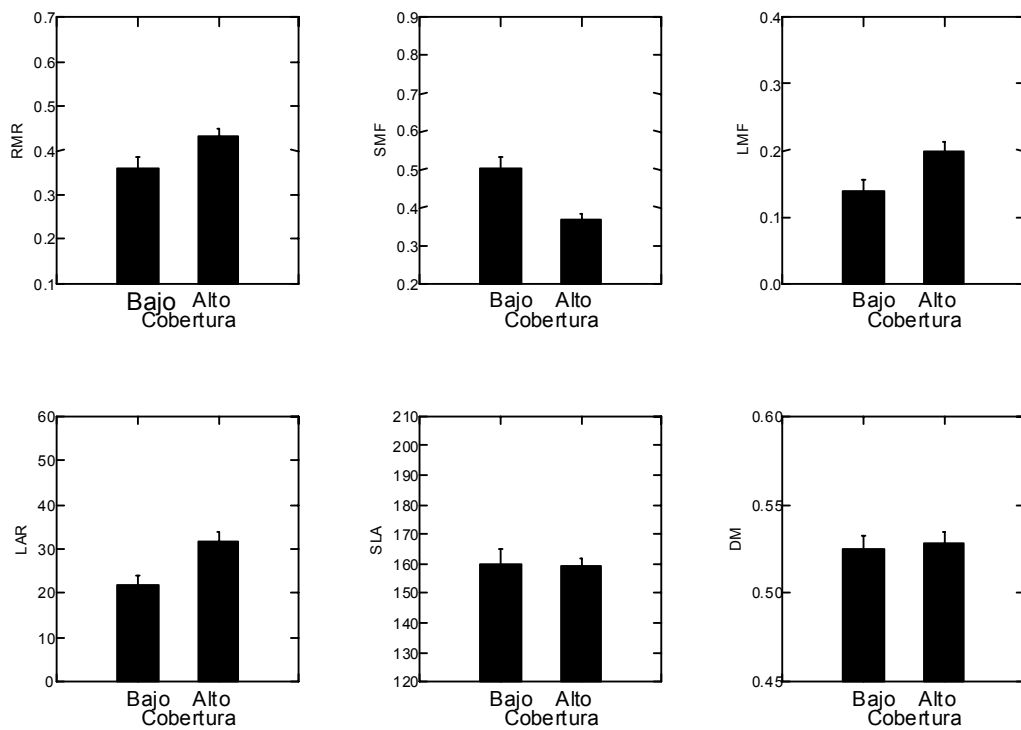


Fig. 3: Valores promedio (+Error estándar) de diferentes variables morfométricas en relación al grado de cobertura del dosel en plántulas de *P. purpurea*

## Lombrices (Anélida: Oligoqueta) bioindicadoras de las condiciones bióticas y abióticas del bosque

J. Pastor Pérez-Molina

En una parcela de bosque primario tropical lluvioso muy húmedo, se evaluó la heterogeneidad de algunas condiciones bióticas y abióticas del suelo de tres micrositios, se realizaron correlaciones de las condiciones bióticas y abióticas del suelo con diferentes parámetros de la abundancia de lombrices y por último, se estudio la distribución vertical en el suelo de las lombrices. Algunas condiciones bióticas y abióticas resultaron ser significativamente diferente entre los micrositios. Las únicas variables bióticas correlacionadas positivamente con la densidad y biomasa fresca de lombrices fueron la densidad de longitud de raíz (DLR) fina y total, mientras que el índice de Área Foliar (IAF) mostró una correlación negativa, además, el número de ooteca\*m<sup>-2</sup> se correlacionó negativamente con IAF. De las variables abióticas, la biomasa seca del mantillo total y hojarasca se correlacionaron positivamente con la densidad y biomasa fresca de lombrices, mientras que pH y Mg mostraron correlación negativa con estas variables, además, el número de ooteca\*m<sup>-2</sup> se correlacionó negativamente con la concentración de azufre. Por último, el cociente biomasa/densidad de lombriz se correlacionó positivamente con las concentraciones de cobre y zinc. La distribución vertical a dos profundidades de muestreo del suelo en algunos de los micrositios del bosque fue un factor importante en la composición de lombrices en densidad, biomasa fresca y cociente biomasa/densidad, pero no fue tan importante para el número de ooteca\*m<sup>-2</sup>. Las evidencias físicas, químicas y biológicas del suelo muestran que en los tres micrositios dentro de una parcela de 1 ha de bosque primario tropical lluvioso muy húmedo muestran una alta heterogeneidad en sus variables bióticas y abióticas.

**Palabras claves:** Mantillo, raíces, fertilidad del suelo, lombrices, bioindicadores.

Dentro de la fauna del suelo las lombrices (Oligoqueta) son uno de los grupos más importantes en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Fraile 1986a, León-Coto *et al.* 1988, Hendrix y Bohlen 2002). Las lombrices son llamadas verdaderas ingenieras de los ecosistemas terrestres, por sus participaciones activas en el aumento de la fertilidad de los suelos, debido a sus intervenciones en el incremento de la aireación, filtración, remoción, productividad de materia orgánica, etc. (Jones *et al.* 1994).

La evaluación de contaminantes como metales pesados y pesticidas, prácticas agrícolas y lluvia ácida pueden ser determinadas por el biomonitoreo de lombrices (Lofs-Holmin 1982 citado por Daugbjerg *et al.* 1988, Paoletti *et al.* 1991 citado por Muy y Granval 1997). Algunas variables de composición de lombrices como la densidad y biomasa fresca se han asociado con un aumento de la tasa de descomposición de la hojarasca, materia orgánica, fósforo, cationes disponibles y disminución de la densidad del suelo de diferentes coberturas vegetadas (Tian *et al.* 2000, Jiménez *et al.* 2003).

A grandes rasgos la composición de lombrices (densidad, biomasa fresca, número de especies exóticas y nativas) son excelente bioindicadores en la comparación de sitios con diferentes grados de perturbación y sucesión de la cobertura vegetal (Daugbjerg *et al.* 1988, González *et al.* 1996, Agüero *et al.* 2002, Sánchez-De León *et al.* 2003). Históricamente se han realizado muchas comparaciones entre hábitats en grados diferentes de perturbación, pero en la literatura consultada son pocos los estudios que se ha hecho la comparación de la composición de lombrices dentro de la heterogeneidad del mismo bosque tropical, y es nula la información que se tiene de Costa Rica (J. Pérez-Molina y R. Cordero, en prep.). En Costa Rica no se ha reconocido a las lombrices como un bioindicador potencial de la calidad de nuestros bosques tropicales por la escasez de estudios (J. Pérez-Molina & R. Cordero, en prep.). Este estudio es pionero en este campo en el territorio nacional.



Este estudio tiene como objetivo: 1) medir la heterogeneidad de la composición de lombrices (Densidad, biomasa fresca, cociente biomasa/densidad y número de ooteca\*m<sup>-2</sup>), así como condiciones de la comunidad vegetal, lumínica y parámetros del suelo: físicos y químicos, que ofrece tres micrositios que difieren en pendiente y drenaje hídrico en una misma parcela de una hectárea, 2) describir las asociaciones de la composición de lombrices con los parámetros físicos y biológicos antes mencionados y 3) determinar la distribución vertical de la composición de lombrices.

### **Materiales y métodos**

Este estudio se realizó en el mes de enero del 2009, en tres micrositios que difieren en la pendiente y drenaje hídrico, ubicados en una parcela de 1 ha de bosque primario tropical lluvioso muy húmedo (Holdridge 1967), del sector La Gamba del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito (RNVSG) (8°38' N y 83°09' O). El primer micrositio pertenece a las áreas más altas de la parcela, localizada en el tope de la pendiente, en un suelo más drenado (Zona alta). El segundo micrositio se encuentra en la parte media de la pendiente de la ladera (Zona intermedia). Por último, el micrositio tres se encuentra cerca de una quebrada (La Gamba) entre los 0 y 25 m del borde del río, en un sitio de topografía plana (Zona baja). Según Pittl *et al.* (2009) entre 1998 y 2005, la precipitación promedio anual de la Estación Biológica La Gamba, lugar situado a pocos kilómetros del sitio de estudio, fue de 5 750 ± 480 mm (DE) y la temperatura media anual de 27,4° C.

En cada micrositio (Zona alta, intermedia y baja del bosque) se colocaron al azar 10 cuadrantes de 25 x 25cm, separados por una distancia mayor de 10 m, donde se recolectó la capa de mantillo (capa de residuos orgánicos provenientes de las plantas que yace sobre el suelo de la comunidad vegetal (Facelli y Pickett 1991)). Dentro de cada uno de los cuadrantes se realizó un hoyo de 25 x 25 x 30cm, donde se removió el suelo y se separaron a mano las lombrices y las ootecas de la tierra, separando los individuos que se encontraron entre los 0-10 y los encontrados a 11-30 cm de profundidad, conservándose en formalina al 4% (González *et al.* 2007). (Ootecas: cápsulas donde se desarrolla el embrión de las lombrices, que eclosiona después de un lapso de 17 a 21 días, dando lugar entre dos a 20 lombrices juveniles (Ferruzzi 1994)). Se tomó una muestra del suelo extraído de todos los hoyos para determinar el porcentaje del contenido de agua del suelo (%CA) y pH. Además, por micrositio, del suelo extraído de cinco hoyos de donde se extrajo las lombrices y ootecas anteriormente, se cuarteo el suelo y se colectó una pequeña muestra de suelo de no más de 50 g aproximadamente, para luego realizar algunas mediciones de parámetros químicos del suelo. Se extrajo muestras de raíces mediante la perforación de 30 cm del suelo, mediante un barreno de 9 cm (3,54``) de diámetro a 5 cm de distancia de cada uno de los hoyo de donde se extrajo las lombrices y ootecas anteriormente. Por último, se tomó tres fotos hemisféricas del dosel de cada uno de los puntos donde se realizó los hoyos, con una cámara digital (Sigma SD14) dispuesta horizontalmente sobre un trípode a la que se le acopló un objetivo ojo de pez de 180° de ángulo de visión (Sigma EX DC 4.5 mm). Cada foto se tomó de forma que el polo Norte magnético quedara exactamente en la parte superior de la misma (Valladares 2006).

Al final de trabajo de recolección de lombrices y ootecas se tenía tres micrositios del bosque muestreados (Zona alta, intermedia y baja), con diez hoyos por micrositio para un total de 30 hoyos. Las muestras de mantillo se secaron a 60° C durante 72 hr y posteriormente se separaron en hojarasca, material leñoso (<2 mm) y misceláneo (material no identificable como frutos, flores, restos de tierra que se haya recogido por error, etc.), luego se pesó su biomasa seca (Sánchez-De León *et al.* 2003). Las lombrices se lavaron con abundante agua, se contaron y se secaron superficialmente con papel

absorbente antes de obtener su biomasa fresca (González *et al.* 2007). El porcentaje del contenido de agua (%CA) y pH de todas las muestras de suelo se obtuvo luego de ser secado en un horno a 100° C durante 72 hr (Anderson y Ingram 1993).

Las muestras de suelo para análisis químicos fueron llevadas al Instituto de Investigación y Servicios Forestales de la Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, donde se le realizó mediciones del acidez, materia orgánica (MO), carbono orgánico (CO), S, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Cu, Zn y capacidad de intercambio catiónico (CIC). En el laboratorio se lavaron con abundante agua las raíces y se colocaron a secar en un horno a 60° C durante 72 hr (Anderson y Ingram 1993) y se pesó su biomasa seca en tres categorías: <2mm (fina), entre 2.1-4.9mm (intermedia) y >5mm de diámetro (gruesa) (González *et al.* 2007), asimismo por clase diamétrica se colocaron sobre un papel milimétrico y se le tomó una fotografía digital, la cual fue analizada por el programa Image Tools versión 3.0 (2002, The University of Texas Health Science Center in San Antonio) y se calculó la densidad de longitud de raíz (DLR) ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ ).

Las imágenes hemisféricas del dosel se procesaron con el programa Hemiview versión 2.1 (2009, Delta-T Devices Ltd, University of Kansas), con el cual se calculó para cada foto hemisférica el índice de área foliar (IAF: Área foliar del dosel ( $\text{m}^2$ )\* $\text{m}^{-2}$  de suelo; basada en la Ley de Beer (Valladares 2006)) y la radiación global (*global site factor*, GSF: Expresa el porcentaje de luz disponible, este índice considera la relación de área de claros/área total de la imagen capturada (Valladares 2006)). Este programa se basa en el programa CANOPY (Rich 1990 citado por Valladares 2006).

Se compararon las variables bióticas (Composición de lombrices, componentes radical y IAF) y abióticas (Componente del mantillo, condiciones del suelo (parámetros físicos y químicos) y GSF) de los tres micrositios mediante un análisis de varianza de una vía (ANDEVA) (Cuadro 1 y 2). Los promedios de las variables bióticas y abióticas se confrontaron *a posteriori* con una prueba de Bonferroni. Se realizaron correlaciones de Pearson de la composición de lombrices en correspondencia a las variables bióticas y abióticas. Los promedios de las variables bióticas de composición de lombrices (Densidad, biomasa fresca, cociente biomasa/densidad y número de ooteca\* $\text{m}^{-2}$ ) en los tres tipos de bosque, a dos profundidades de muestreo (0-10 y 11-15 cm), se compararon mediante una prueba t- apareada. Todos los resultados estadísticos fueron realizados con SYSTAT versión 8.0 (SPSS Inc. 1998).

## Resultados

*Glossodrilus cibica* es la especie de lombriz de mayor abundancia encontrada en todos los hoyos de muestreo, de los tres micrositios (Zona alta, intermedia y baja) del bosque primario del sector La Gamba.

La densidad, biomasa fresca, cociente biomasa/densidad y número de ooteca\* $\text{m}^{-2}$  de lombriz presentaron diferencias significativas entre los micrositios de zona alta, intermedia y baja del bosque (Cuadro 1). Además, los tres micrositios presentaron diferencias en las variables bióticas de IAF, biomasa seca de raíz y DLR: en fina (<2 mm), intermedia (2.1-4.9 mm) y total; y en las variables abióticas del mantillo (total y hojarasca) y pH (Cuadro 1).

Algunos parámetros químicos del suelo demostraron diferencias en entre los tres micrositios del bosque (Cuadro 2). La zona alta del bosque fue la que presentó mayor diferencia con respecto a los otros dos sitios, presentando mayor Acidez, MO, CO y Fe, y menor K, Ca, Ca/K, Ca+Mg/K, Mg, Mg/K y CIC (Cuadro 2). Las zonas intermedia y baja del bosque, no difirieron entre ellos en ninguno de los parámetros químicos del suelo (Cuadro 2).

Las únicas variables bióticas correlacionadas positivamente con la densidad y biomasa fresca de lombrices fueron DLR fina y total, mientras que IAF mostró una correlación negativa, además, el número de ooteca\*m<sup>-2</sup> se correlacionó negativamente con IAF. De las variables abióticas, la biomasa seca del mantillo total y hojarasca se correlacionaron positivamente con la densidad y biomasa fresca de lombrices, mientras que pH y Mg mostraron correlación negativa con estas variables, además, el número de ooteca\*m<sup>-2</sup> se correlacionó negativamente con S (Cuadro 3). Por último, el cociente biomasa/densidad de lombriz se correlacionó positivamente con Cu y Zn (Cuadro 3).

La distribución vertical a dos profundidades de muestreo del suelo en algunos de los micrositios del bosque (Zona alta, intermedia y baja) representó un factor importante en la composición de lombrices en densidad, biomasa fresca y cociente biomasa/densidad, pero no tan importante para el número de ooteca\*m<sup>-2</sup>, como los resultados de las pruebas de t pareadas mostraron (Fig. 1).

## Discusión

La densidad y biomasa fresca de lombriz fueron muy diferentes entre la zona alta y baja del bosque, siendo 1.6 y 2.1 veces mayor la densidad y biomasa fresca, respectivamente, en la zona alta (Cuadro 1). En la zona alta del bosque hay mayor probabilidad de acumulación de mantillo ya que presentó 1.5 y 2.1 veces mayor biomasa seca de mantillo que la zona intermedia y baja del bosque, respectivamente (Cuadro 2). La zona alta del bosque posee un topografía plana, en donde hay menor dinámica de arrastre de mantillo y mayor estabilidad del suelo, a diferencia de la zona intermedia y baja del bosque que son ecosistemas muy cambiantes por la escorrentía, siendo un ambiente inestable cuando hablamos de condiciones bióticas y abióticas del suelo. Además, el componente mayor en la biomasa seca del mantillo fue la hojarasca (86% - 97%). Esta bioacumulación de material vegetal beneficia el crecimiento demográfico de lombrices y biomasa fresca (Blanchart *et al.* 1997, Sánchez-De León *et al.* 2003), lo que explica la variación observada en densidad y biomasa entre micrositios (Cuadro 1).

La zona alta del bosque tiene otras características abióticas que favorece la proliferación de lombrices, como lo es su alta acidez y bajos niveles de Ca (Cuadro 2), en contradicción a la zona intermedia y baja del bosque, en donde la fuente de Ca es tres veces mayor que la zona alta del bosque. En una investigación hecha por González *et al.* (2007), encontraron un relación negativa de la biomasa de lombriz con el Ca en el suelo.

Las variables físicas, químicas y biológicas del suelo muestran una alta heterogeneidad entre los tres micrositios (Cuadro 1 y 2). Esto reafirma la necesidad de tomar en cuenta la diversidad de microecosistemas del mismo bosque cuando queremos medir la densidad y biomasa de lombrices. González y Zou (1996) encontraron variaciones locales en la composición de lombrices en asociación a la vegetación de dos especies vegetales (*Heliconia caribae* y *Dacryodes excelsa*) y obtuvieron diferencias significativas en densidad y biomasa fresca de lombrices.

La densidad y biomasa de lombrices estuvieron correlacionados positivamente con la biomasa de mantillo total y hojarasca (Cuadro 3), esta correlación pueden darse por la acumulación de hojarasca y su destrucción por agentes biológicos, y esto a la vez incrementa el alimento a las lombrices de hábitos detritívoras, las cuales, fueron mayormente observadas durante el muestreo, estas lombrices son distinguidas de las demás por poseer una pigmentación dorsal característica (Bouché 1977 citado por Sánchez-De León *et al.* 2003). Una mayor material vegetal sobre el suelo proporciona mejores recursos para reproducción y crecimiento de individuos (Fraile 1986b, Cavalier y Tobler. 1998, González y Zou. 1999, Barros *et al.* 2004).

Además se encontró correlación positiva con la densidad de lombriz con DLR fina y total, la explicación más probable es que los sitios con mayor DLR proporcionan lugares seguros para la movilización de lombrices.

Algunas hipótesis sobre el comportamiento de las lombrices en relación a las concentraciones de minerales en el suelo no se confirmaron en las observaciones de este estudio. La densidad no mostró asociación negativa con la concentración de S ni la biomasa de lombrices mostró asociación negativa con la concentración de Ca ni acidez (González *et al.* 2007). Sin embargo, se encontraron patrones no esperados, como lo es que el número de ooteca\*m<sup>-2</sup> se correlaciona negativamente con la concentración de S (González *et al.* 2007), además, el cociente biomasa/densidad se correlaciona positivamente con la concentración de Cu y Zn. González *et al.* (2007) encontró una relación similar entre lombrices y concentración de S, aunque en este caso la correlación era con la densidad de lombrices.

En la distribución vertical de lombrices a dos profundidades de muestreo del suelo en todos los sitios se encontró mayor densidad en la superficie (0-10cm) (Figura 2). Según Fragoso y Lavelle (1992), las mayor densidad de lombrices se encuentra entre los 0-10 cm de profundidad del suelo. La distribución de las lombrices en el suelo esta directamente relacionada con los factores abióticos y de comportamiento (Serge y Lavelle 1992). Además, Borges y Alfaro (1997), reporta un aumento en la densidad de lombrices de 57% entre los 0-10 cm comparado a niveles más profundos, lo que se explica por la mayor abundancia de materia orgánica en la parte superficial del suelo. Por lo tanto, los resultados muestran que una combinación de parámetros abióticos y bióticos del suelo con las características del comportamiento son las determinantes de las densidades de lombrices en el perfil vertical del suelo.

El número de ootecas de lombrices en el perfil del suelo no presento disimilitud en ninguno de los tres micrositios del bosque (Fig. 1). Según Jiménez y Decaëns (2000), la distribución vertical homogénea de las ootecas de las lombrices podría ser una estrategia de adaptación de las especies de la capa superior del suelo para evitar una mayor densidad de individuos recién nacidas en las capas superiores del suelo durante el período de eclosión de las ootecas.

La especies de lombriz encontrada *G. cibca* es una especie nativa. Righi y Fraile (1987), la reportaron por primera vez en San Francisco de San Isidro, Heredia, a una altitud de 1 260 m.s.n.m., eso nos hace pensar que la especie *G. cibca* tiene hasta el momento una distribución altitudinal entre los 0 m y 1 260 m.s.n.m.

### **Agradecimientos**

A la Universidad de Costa Rica (UCR) y al Instituto de Investigación y Servicios Forestales de la Universidad Nacional por la proporción de equipo, a Jorge Lobo, Eduardo Chacón y Federico Bolaños por sus sugerencias en esta investigación y hacerme parte de la UCR, además, Roberto Cordero y J. Pablo Herrera por sus conocimientos en química de suelos y por proporcionar un lugar en sus laboratorios para tal fin.

### **Bibliografía**

- Agüero, R., S. Rojas, & L. Pérez. 2002. Poblaciones de lombrices bajo seis estrategias de manejo de malezas en una plantación de banano. *Agron. Mesoamericana* 13(1): 25-29.
- Anderson, J. M. & J. S. I. Ingram. 1993. *Tropical soil biology and fertility a handbook of methods*. 2 ed. CAB International. Wallingford, U.S.A.. 221 pp.

- Barros, E., M. Grimaldi, M. Sarrazin, A. Chauvel, D. Mitja, T. Desjardins & P. Lavelle. 2004. Soil physical degradation and changes in macrofaunal communities in Central Amazon. *Appl. Soil Ecol.* 26(2): 157-168.
- Blanchart, E., P. Lavelle, E. Braudeau, Y. Bissonais, C. Valentin. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil. Biol. and Biochem.* 29: 431-439.
- Borges, S. & M. Alfaro. 1997. The earthworms of Baño de Oro, Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Soil Biol. Biochem.* 29: 231-234.
- Cavalier, J y A. Tobler. 1998. The effect of abandoned plantations of *Pinus patula* and *Cupressus lusitanica* on soils and regeneration of a tropical montane rain forest in Colombia. *Biodiversity and Conserv.* 7(3): 335-347.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. 1 ed. John Wiley & Sons, Ltd. 448 pp.
- Daugbjerg, P., J. Hinge, J. P. Jensen & H. Sigurdardottir. 1988. Earthworms as bioindicators of cultivated soil?. *Ecol. Bulletins* 39: 45-47.
- Facelli, J. M. & S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: 1-32.
- Ferruzzi, C. 1994. *Manual de lombricultura*. Ediciones MUNDI-PRENSA. Madrid, España. 138 p.
- Fragoso, C. & P. Lavelle. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biol. Biochem.* 24: 1397-1408.
- Fraile, J. 1986a. Las lombrices de tierra contribuyen al aprovechamiento de los recursos naturales. *Biocenosis* 2(3-4): 46-50.
- Fraile, J. 1986b. Participación de las lombrices de tierra en el ciclo del nitrógeno, con énfasis en los sistemas agroforestales de Costa Rica. *Uniciencia (CR)* 3(1-2):119-124.
- González, G., E. García, V. Cruz, S. Borges, M. Zalamea & M. Rivera. 2007. Earthworm communities along an elevation gradient in Northeastern Puerto Rico. *European J. of Soil Biol.* 43: S24- S32.
- González, G. & X. Zou. 1999. Plant and litter influence in earthworm abundance and community structure in a tropical wet forest. *Biotropica* 31(3):486-493.
- González, G., X. Zou & S. Borges. 1996. Earthworm abundance and species composition in abandoned tropical croplands: comparisons of tree plantations and secondary forests. *Pedobiología* 40: 385-391.
- Hendrix, P. F. & P. J. Bohlen. 2002. Exotic earthworm invasions in North America: Ecological and policy implications. *Bioscience* 52: 801-811.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- Jiménez, J. J., A. Cepeda, T. Decaëns, A. Oberson & D. K. Friesen. 2003. Phosphorus fractions and dynamics in surface earthworm casts under native and improved grasslands in a Colombian savanna Oxisol. *Soil Biol. and Biochem.* 35(5):715-727.
- Jiménez, J. & T. Decaëns. 2000. Vertical distribution of earthworms in grassland soils of the Colombian Llanos. *Biol. Fertil. Soils.* 32: 463-473.
- Jones, C. G., J. Lawton, M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos.* 69: 373-386.
- León-Coto, S., N. González, M. Lobo, J. Fraile-Merino. 1988. Poblaciones de lombrices de tierra en sitios de acumulación de desechos orgánicos en el Valle Central de Costa Rica. *Uniciencia* 5: 61-68.
- Muys, B. & P. H. Granval. 1997. Earthworms as Bio-Indicators of forest site quality. *Soil Biol. Biochem.* 29. (314): 323-328.

- Pittl, K., G. Innerebner, W. Wolfgang & H. Insam. 2009. Microbial communities of arboreal and ground soils in the Esquinas rainforest, Costa Rica. *Plant Soil*. (También disponible en línea <http://www.springerlink.com/content/d2527t26404t8x7n/>).
- Righi, G. & Fraile, J. M. 1987. Alguns oligochaeta de Costa Rica. *Rev. Brasil. Biol.* 47 (4): 535-548.
- Sánchez-De Leon, Y., X. Zou, S. Borges & H. Ruan. 2003. Recovery of native earthworms in abandoned tropical pastures. *Conserv. Biol.* 17(4): 999–1006.
- Serge, M. & P. Lavelle. 1992. A simulation model of the vertical movements of an earthworm population (*Millsonia anomala*, Omodeo, Megascolecidae) in an African savanna (Lamto, Ivory Coast). *Soil Biol. Biochem.* 24: 1419-1424.
- Tian G., J. A. Olimaha, G. O. Adeoye & B. T. Kang. 2000. Regeneration of earthworm populations in a degraded soil by natural and planted fallows under humid tropical conditions. *Soil Scien. Soc. of Amer. J.* 64: 222-228.
- Valladares, F. 2006. La disponibilidad de luz bajo el dosel de los bosques y matorrales ibéricos estimada mediante fotografía hemisférica. *Ecología* 20: 11-30.

Condición lumínica	GSF	0.121 + 0.053a	0.105 + 0.038a	0.122 + 0.054a	0.3	0.02	0.731
Cuadro 1. Comparación de las variables bióticas y abióticas de tres micrositios del bosque (Zona alta (n=10), intermedia (n=10) y baja (n=10)), en La Gamba del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, mediante un análisis de varianza de una vía (ANDEVA) (x : promedio; DE: Desviación estándar; ρ: Densidad (ind.*m <sup>-2</sup> ); Bf: Biomasa fresca (g*m <sup>-2</sup> ); Bf/ρ: Cociente biomasa/densidad (g*ind. <sup>-1</sup> ); BS: Biomasa seca (g*m <sup>-2</sup> ); DLR: Densidad de longitud de raíz (cm*cm <sup>-3</sup> ); IAF: Índice de área foliar; %CA: Porcentaje del contenido de agua; GSF: radiación global ( <i>global site factor</i> ); a y b: representa la prueba de Bonferroni, donde letras iguales en la misma variable indican diferencia no significativa (P>0.05) entre los micrositios; R <sup>2</sup> : Coeficiente de determinación; *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001)							
Tipo de Variable	Variable	Alta (x + DE)	Intermedia (x + DE)	Baja (x + DE)	F	R <sup>2</sup>	P
<b>Bióticas</b>							
Composición de lombrices	ρ	313.6 + 113.2a	232.0+ 88.4ab	193.6 + 79.3b	4.3	0.49	0.024*
	Bf	95.2 + 46.1a	59.0 + 22.9ab	44.5 + 30.3b	6.6	0.33	0.005**
	Bf/ρ	0.30 + 0.07a	0.26 + 0.05ab	0.22 + 0.07b	3.8	0.22	0.032*
	Ooteca*m <sup>-2</sup>	32.0 + 30.2a	40.0 + 29.5a	1.6 + 5.1b	6.8	0.33	0.004**
<b>Componente radical</b>							
Fina (<2mm)	BS (log)	45.4 + 25.1a	22.4 + 9.2b	32.6 + 12.4b	4.7	0.26	0.017*
	DLR (log)	1.88 + 0.43a	0.67 + 0.38b	0.67 + 0.29b	19.1	0.59	0.000***
Intermedia[2.1,4.9]mm	BS (log)	41.0 + 19.6a	11.9 + 12.8b	21.1 + 17.8b	9.8	0.42	0.002**
	DLR (log)	0.99 + 0.48a	0.26 + 0.22b	0.18 + 0.04b	21.7	0.62	0.000***
Gruesa (>5mm)	BS (log)	16.7 + 21.9a	4.7 + 11.0a	9.3 + 15.0a	1.2	0.08	0.317
	DLR (log)	5*10-3+6*10-3a	7.8*10-4+1.7*10-3a	2.2*10-3+2.8*10-3a	0.7	0.05	0.517
	BS total (log)	103.1 + 50,6a	39.0 + 24.4b	62.9 + 32.0b	7.5	0.36	0.003**
	DLR total (log)	2.88 + 0.74a	0.95 + 0.58b	0.85 + 0.33b	23.3	0.63	0.000***
Cobertura vegetal	IAF	2.46 + 0.32a	3.01 + 0.25a	3.95 + 0.79b	22.3	0.62	0.000***
<b>Abióticas</b>							
Componente mantillo	BS mantillo total	592.8 + 165.1a	395.8 + 144.2b	282.1 + 94.1b	15.6	0.54	0.000***
	BS hojarasca	507.4 + 63.0a	385.4 + 142.7b	274.0 + 93.1b	12.4	0.48	0.000***
	BS leñosa (log)	57.1 + 132.9a	5.8 + 4.5a	7.4 + 6.1a	2.8	0.05	0.078
	BS misceláneo (log)	28.3 + 52.7a	4.6 + 3.2a	0.7 + 2.0a	2.4	0.03	0.109
Condiciones del suelo	%CA	56.81 + 5.53a	59.59 + 5.63a	58.39 + 10.85a	0.3	0.02	0.724
	pH	4.11 + 0.35a	4.67 + 0.22b	4.63 + 0.19b	14.4	0.52	0.000***







Cuadro 2. Propiedades químicas del suelo de tres micrositios del bosque (Zona alta ( $n=10$ ), intermedia ( $n=10$ ), baja ( $n=10$ )), en La Gamba del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito ( $\bar{x}$  : promedio; DE: Desviación estándar; %MO: Porcentaje de materia orgánica; %CO: Porcentaje de carbono orgánico; CIC: Capacidad de intercambio catiónico; a y b: representa la prueba de Bonferroni, donde letras iguales en la misma variable indican diferencia no significativa ( $P>0.05$ ) entre los tipos de bosques;  $R^2$ : Coeficiente de determinación; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P<0.001$ )

#### Propiedades

químicos del suelo	Alta ( $\bar{x} \pm DE$ )	Intermedia ( $\bar{x} \pm DE$ )	Baja ( $\bar{x} \pm DE$ )	F	R <sup>2</sup>	P
<b>Acidez</b>						
(cmol(+)/l)	5.08 + 1.09a	2.43 + 2.86ab	1.42 + 1.26b	4.9	0.45	0.028*
%MO	8.27 + 1.62a	5.28 + 1.56b	5.40 + 1.65b	5.5	0.48	0.020*
%CO	4.81 + 0.94a	3.07 + 0.91b	3.13 + 0.96b	5.5	0.48	0.020*
S (mg/ml)	5.79 + 2.04a	6.27 + 2.84a	8.26 + 2.81a	1.3	0.18	0.315
%N	0.51 + 0.22a	0.64 + 0.15b	1.11 + 0.54b	4.1	0.41	0.042*
P (µg/ml)	2.47 + 0.32a	2.52 + 0.27a	2.40 + 0.18a	0.3	0.04	0.782
K (cmol(+)/l)	0.091 + 0.030a	0.095 + 0.031a	0.154 + 0.052b	4.5	0.43	0.036*
<b>Ca</b>						
(cmol(+)/l)	6.24 + 6.45a	18.57 + 3.85b	19.99 + 3.43b	12.6	0.68	0.000***
Ca/K	73.95 + 73.77a	204.84 + 72.24b	140.98 + 51.34ab	4.8	0.45	0.029*
Ca/Mg	3.27 + 2.28a	3.86 + 0.93a	4.15 + 0.88a	0.45	0.07	0.651
Ca+Mg/K	25.51 + 13.90a	71.48 + 10.99b	54.84 + 11.12b	18.6	0.76	0.000***
<b>Mg</b>						
(cmol(+)/l)	1.60 + 0.57a	4.85 + 0.48b	4.87 + 0.38b	75.3	0.93	0.000***
Mg/K	19.27 + 8.48a	52.91 + 10.30b	34.85 + 12.44ab	12.8	0.68	0.000***
Mn (µg/ml)	26.43 + 6.30a	15.03 + 5.64b	16.70 + 2.66b	7.2	0.55	0.009**
Fe (µg/ml)	180 + 20.82a	62.14 + 15.63b	52.28 + 9.07b	99.8	0.94	0.000***
Cu (µg/ml)	7.54 + 3.18a	5.43 + 2.69a	3.40 + 1.27a	3.4	0.36	0.069
Zn (µg/ml)	1.54 + 0.37a	1.48 + 0.65a	1.18 + 0.26a	0.9	0.13	0.433
CIC	13.02 + 6.86a	25.95 + 3.44b	26.43 + 2.10b	13.7	0.70	0.000***

Cuadro 3. Coeficiente de correlación de Pearson (r) de la composición de lombrices en correspondencia a variables bióticas y abióticas del bosque ( $\rho$ : Densidad de lombrices; Bf: Biomasa fresca de lombrices; Bf/ $\rho$ : Cociente biomasa/densidad; DLR: Densidad de longitud de raíz; IAF: Índice de área foliar; GSF: radiación global (global site factor); BS: Biomasa seca; %CA: Porcentaje del contenido de agua; \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ )

Variables	$\rho$	Bf	Bf/ $\rho$	Ooteca*m <sup>-2</sup>
<b>Bióticas</b>				
Componentes radical (n=30)				
Fina: BS	0.32	0.15	-0.14	-0.19
DLR	0.45*	0.47**	0.28	0.18
Intermedia: BS	0.3	0.27	0.08	-0.16
DLR	0.33	0.3	0.14	0.07
Gruesa: BS	0.08	0.02	-0.11	0.00
DLR	-0.02	-0.12	-0.24	-0.14
BS total	0.3	0.2	-0.06	-0.16
DLR total	0.42*	0.42*	0.24	0.14
IAF (n=30)	-0.37*	-0.34	-0.21	-0.38*
<b>Abióticas</b>				
Componente mantillo (n=30)				
BS mantillo total	0.42*	0.43*	0.26	0.35
BS hojarasca	0.42*	0.40*	0.24	0.33
BS leñosa	0.21	0.3	0.24	0.26
BS misceláneo	0.12	0.03	-0.09	-0.02
GSF (n=30)	0.00	-0.07	-0.15	-0.1
Propiedades suelo (n=15)				
%CA	0.03	-0.1	-0.25	-0.08
PH	-0.43*	-0.46*	-0.29	-0.17
Acidez	0.38	0.43	0.26	0.22
MO	0.10	0.07	-0.05	0.00
CO	0.10	0.07	-0.05	0.00
S	-0.30	-0.36	-0.20	-0.62*
N	-0.15	-0.15	-0.08	-0.20
P	0.15	0.13	0.22	-0.27
K	-0.33	-0.39	-0.29	-0.48
Ca	-0.30	-0.37	-0.29	-0.07

Variables	$\rho$	Bf	Bf/ $\rho$	Ooteca*m <sup>-2</sup>
Ca/K	-0.07	-0.15	-0.16	0.22
Ca/Mg	0.00	-0.09	-0.21	0.08
Ca/Mg*K	-0.34	-0.34	-0.14	0.08
Mg	-0.58*	-0.55*	-0.22	-0.20
Mg/K	-0.31	-0.28	-0.05	0.14
Mn	0.13	0.23	0.21	0.01
Fe	0.39	0.44	0.29	0.16
Cu	-0.00	0.24	0.52*	0.22
Zn	0.06	0.32	0.65**	0.38
CIC	-0.31	-0.36	-0.26	-0.04

*Continua Cuadro 3...*

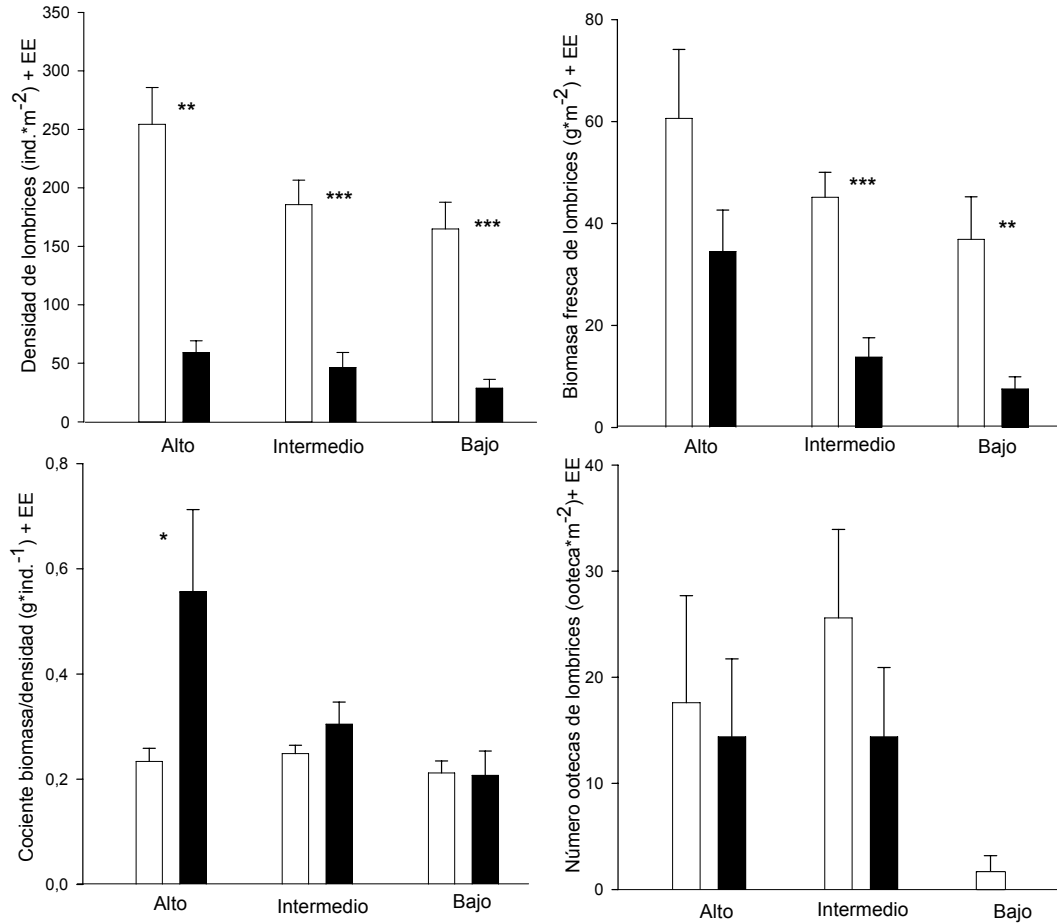


Fig. 1: Variables bióticas de composición de lombrices en densidad, biomasa fresca, cociente biomasa/densidad y número de ooteca \* m<sup>-2</sup>, en tres micrositos del bosque (Zona alta (n=10), intermedia (n=10), baja (n=10)), a dos profundidades de muestreo del suelo (barras claras entre los 0-10 cm y oscuras 11-30 cm), en La Gamba del Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito (EE: Error estándar; los asteriscos indican el nivel de significancia de la prueba t- apareada a dos profundidades de muestro, \*: P<0.05; \*\*: P<0.01; \*\*\*: P<0.001).

## **Diversidad de cangrejos (Decapoda: Brachyura) según sustrato en el manglar de Llano Bonito, Golfito**

Adriana Rebolledo Navarro

El ecosistema del manglar presenta distintos ambientes y sustratos que albergan una gran variedad de organismos, en donde predominan principalmente los cangrejos decápodos. Durante el mes de enero del 2010 se efectuó un estudio de la diversidad de cangrejos (*Brachyura*) en el Manglar de Llano Bonito, Costa Rica. En los periodos de marea baja se realizaron 20 transectos, en cada uno se colocó una cuadrícula en el borde del manglar, otra 15 m hacia el interior y una 15 m hacia la playa. Cada cuadrícula se clasificó según el sustrato que predominaba, se realizó un conteo de las especies presentes y se capturaron individuos para la posterior identificación en el laboratorio. Se encontraron 8 especies de cangrejos pertenecientes a 5 familias; las raíces presentaron la mayor diversidad, ya que brindan refugio y fuente de alimento para varias especies. *Uca sp* fue la especie más abundante, encontrándose en todos los sustratos; los juveniles de este género se hallaron en mayor proporción en los sustratos de sedimento fino, ya que tienen diferentes tolerancias fisiológicas que los adultos. En general, el tipo de sustrato influyó en la distribución y diversidad de los cangrejos, ya que determinó ciertos factores como disponibilidad de alimento y refugio particular de cada especie.

Palabras claves: Manglar, playa, raíces, arena, roca, cangrejos, abundancia

Los sistemas de manglar se encuentran a lo largo de las costas tropicales y subtropicales. Se caracterizan por ser un bosque que crece en agua marina entre la interface de agua y tierra. Son altamente productivos y soportan una gran variedad de comunidades planctónicas y bentónicas, así como altas tasas de descomposición microbiana (Kristensen 2008). Los diversos sustratos encontrados en este ecosistema definen la distribución de los organismos presentes en estos, los cuales están adaptados a hábitats muy particulares que proveen diferentes tipos de refugio contra la depredación y las condiciones ambientales extremas, así como fuentes de alimento. Entre la macrofauna presente en este ecosistema los cangrejos braquiuros son muy importantes en relación al número de especies, densidad y biomasa total (Litulo 2005). La mayoría de los cangrejos de manglar están representados por las familias Ocypodidae y Grapsidae, siendo la primera la más abundante (Litulo 2005; Kristensen 2008).

Debido a su abundancia y biomasa los cangrejos juegan un importante papel en el reciclado de nutrientes. Las actividades de excavación de estos organismos afectan la biogeoquímica y topografía de los sedimentos, ya que modifican la distribución de las partículas, drenaje, la disponibilidad de materia orgánica y el intercambio de nutrientes (Ashton *et al.* 2003, Kristensen 2008).

El presente trabajo tiene como finalidad analizar como las características de los distintos sustratos encontrados en un manglar influyen en la distribución y diversidad de los cangrejos, describiendo las condiciones que permiten habitar a las especies en un sitio en particular y cuál es la función que cumplen estas especies según el ambiente que ocupen; así como también cuales son las condiciones de los sustratos en lo que ocurre el reclutamiento de juveniles.

### **Materiales y métodos**

El muestreo se efectuó entre el 17 de enero y el 1 de febrero del 2010, en el Manglar de Llano Bonito, Golfito, Costa Rica (8°38'23.30" N 83°10'14.40" O); desde 2 horas antes hasta 2 horas después del pico de marea baja respectivo de cada día. Todos los muestreos se hicieron entre las 0700 y 1600 horas. Se realizaron 20 transectos cada 100 m sobre el borde del manglar. Se colocó una cuadrícula de 1m<sup>2</sup> en el borde del

manglar, otra 15 m hacia el interior del manglar y una 15m hacia la playa. Las cuadrículas se clasificaron según el sustrato que predominaba en: fango, arena, fango rocoso, roca, raíz (raíces y fango).

En cada cuadrícula se realizaron conteos visuales de las especies de cangrejos presentes en la superficie durante 15 minutos. En los sustratos suaves, como fango y arena se recogió una muestra de aproximadamente 10 cm de profundidad con un tubo de 10 cm de diámetro; además se removió el fango usando una pala pequeña. Las muestras de sustratos se pasaron por un colador con una malla de aproximadamente 1mm y se separaron los individuos. La recolecta en sustratos duros como rocas y raíces se realizó a mano, también removiendo el material encontrado en la cuadrícula. Los organismos se identificaron y almacenaron en alcohol al 70%.

Se midió el largo y ancho total del caparazón de la especie *Uca sp* con un calibrador de  $\pm 0.05$  mm de incertidumbre, para determinar la talla de los individuos según la edad y el sexo. Los sexos se identificaron por la forma del abdomen y se clasificaron por edades en adultos y juveniles.

Se calculó la diversidad con un índice de Shannon-Wiener y la equidad de cada sustrato y de los ambientes (playa, borde y manglar) utilizando el programa Past. Además se comparó la similitud de la composición de especies entre los sustratos y los ambientes usando el índice de Morisita y graficándolo con Análisis de Conglomerados utilizando el programa Past. Se realizaron pruebas de chi-cuadrado y G para determinar la asociación de cada especie con el sustrato y los ambientes. En estos análisis se excluyeron a los juveniles. Se usó la prueba chi-cuadrado para determinar si existe relación entre la edad de los individuos y el sustrato donde se encuentran. Para estos análisis no se incluyeron 3 especies (Cuadro 1) debido a la poca cantidad de muestra.

## Resultados

Se encontraron 8 especies de cangrejos pertenecientes a 5 familias (Cuadro 1). El índice de Shannon-Wiener y la equidad es mayor en las rocas en donde solo se encontraron 3 especies en proporciones similares; las raíces presentaron el mayor número de especies, y los sustratos menos diversos fueron el fango y arena en donde predominó el género *Uca sp* (Cuadro 2). Estos últimos fueron los más similares entre sí, mientras que fango rocoso y roca presentan una composición de especies muy diferentes con respecto a los demás hábitats; las raíces poseen las especies presentes en todos los demás sustratos (Fig 1), además de algunas muy particulares a este hábitat como *Aratus pisonii* y *Goniopsis pulchra*. Entre los ambientes existe diferencias en la composición de especies (Fig 1) siendo el manglar el que más se distingue con una diversidad y equidad más alta (Cuadro 3) al contrario de la playa es el sitio menos diverso y equitativo.

Se encontró una asociación de las especies por un tipo de sustrato ( $G = 80.15$ ;  $g.l = 16$ ;  $p < 0.001$ ). Se nota una predilección de *Eurypanopeus transversus* por la arena y la roca, *Eurytium tristani* por el fango rocoso y las raíces, *G. pulchra* por raíces y rocas, *Uca sp* se encontró en todos los sustratos predominando en los sustratos suaves como arena y raíz, y *A. pisonii* solo se halló en raíces (Fig 2). Con respecto a los ambientes también se encontraron diferencias entre las especies presentes ( $X^2 = 33.88$ ;  $g.l = 8$ ;  $p < 0.001$ ); *A. pisonii* y *G. pulchra* no se localizaron en la playa y muestran preferencia por el manglar, *E. transversus* se encuentran en proporciones parecidas en el manglar y la playa, *E. tristani* predomina en el manglar; *Uca sp* está distribuido en proporciones similares en los tres sitios prevaleciendo en el borde (Fig 3).

Solo se encontraron diferencias significativas con relación a la edad y la predilección del sustrato en *Uca sp* ( $X^2 = 32.53$ ;  $g.l = 4$ ;  $p < 0.001$ ), notándose una mayor

proporción de juveniles en comparación con los adultos en el sustrato fangoso (Fig 4). Los juveniles presentes en sustratos fangosos tienen una longitud menor que aquellos encontrados en la arena ( $3.52 \pm 2.23$  mm,  $4.70 \pm 2.17$  mm; fango y arena, respectivamente) ( $F= 2.94$ ;  $g.l= 4/105$ ;  $p= 0.02$ ).

## Discusión

El tipo de sustrato influye en la distribución y diversidad de los cangrejos, ya que determina ciertos factores como disponibilidad de alimento y refugio particular de cada especie. La mayor abundancia y diversidad observada en el manglar se puede deber a que en las zonas intermareales bajas como la playa hay más riesgo de depredación por parte de peces y cangrejos nadadores de la familia Portunidae, además, la compleja estructura que proveen las raíces y arboles presentes en el interior del manglar brindan refugio contra la depredación y ambientes extremos, así como una fuente de alimento para ciertas especies (Wilson 1989; Mclvor y Smith 1995; Skilleter y Warren 2000; Kristensen 2008). Cabe destacar que la diversidad y abundancia encontrada puede estar sesgada por diferentes factores como la dificultad de muestrear los cangrejos en ciertos sustratos como las rocas y raíces; la subestimación de individuos que se desplazan muy ágilmente o que se encuentran en el interior de las madrigueras; y a la observación de los individuos más activos y conspicuos durante el periodo de muestreo, esto debido a que las especies predominantes en la marea baja podrían no ser las mismas durante la alta (Warner 1969; Skov *et al.* 2002; Ashton *et al.* 2003).

Como se puede apreciar ciertas especies se encontraron en sustratos particulares como es el caso de los miembros de la familia Xanthidae, que es más activa durante la marea alta, debido a que evitan la desecación y se les dificulta desplazarse sin el soporte del agua (Warner 1969), a esto se puede deber la poca abundancia de estas especies en comparación con las otras familias. *Eurypanopeus transversus* se encontró principalmente en la arena y rocas, los cuales son sustratos presentes en la playa y el manglar, en general son comunes localizarlos en sustratos rocosos con abundante sedimento fangoso (Prahl 1986 y Jiménez 1994); por otro lado *Eurytiun tristani* se localizó en raíces y fango rocoso que se encuentran en el borde e interior del manglar, ocupan madrigueras parcialmente llenas de agua y bajo piedras (Prahl 1986; Wilson 1989; Jiménez 1994; Spivak 1997;), en periodos de marea alta son depredadores muy activos de otros invertebrados expuestos en la superficie como los cangrejos *Uca sp* (Wilson 1989; Mclvor y Smith 1995).

Una familia que se encontró en hábitats muy específicos fue Grapsidae, solo se localizaron en raíces y rocas, estos sustratos se encuentran en el borde e interior del manglar, en general son cangrejos muy ligeros y adaptados para la locomoción en arboles (Ashton *et al.* 2003). Abundan debajo del dosel, donde hay una gran cantidad de hojarasca que es su principal fuente de alimentos, y las redes de raíces les proveen protección contra depredadores y temperaturas extremas (Prahl 1986; Bosire *et al.* 2004; Kristensen 2008). *Goniopsis pulchra* se encuentra en áreas fangosas intermareales, son muy activos y rápidos corredores en los sustratos duros como las rocas y pueden trepar arboles, se alimentan de hojas y en ocasiones de otros cangrejos como *Aratus pisonii* (Jimenez 1994; Spivak 1997). *A. pisonii* es muy activo la mayoría del tiempo y evita la depredación escalando arboles, se encuentra fuera del agua en las raíces, troncos y ramas; ingiere hojas de mangle fresca y en descomposición, insectos y durante la marea baja se alimenta de otros crustáceos y algas (Warner 1969; Wilson 1989; Jiménez 1994; Mclvor y Smith 1995; Spivak 1997; Arruda 2002). Ambas especies son responsables de la transferencia de gran cantidad de materia orgánica al agua, producto de las heces finamente divididas (Mclvor y Smith 1995; Spivak 1997)



La familia Ocypodidae representada por el género *Uca* fue la más abundante, distribuyéndose en todos los ambientes; durante la marea alta se encuentran refugiados en las madrigueras y durante la baja se encuentran activos. Este género dominó en todos los ambientes, en particular en las zonas intersticiales con áreas abiertas como la playa y el borde, con una preferencia por los sustratos suaves como arena y raíces, en donde se encuentran en altas densidades debido a que construyen madrigueras y se alimentan por filtración, por lo que dependen de la materia orgánica asociada a la superficie de los sedimentos (Prahl 1986; Wilson 1989, Spivak *et al.* 1991, Litulo 2005). Además, en las zonas abiertas evitan la depredación de otros cangrejos como los de la familia Grapsidae que a pesar de encontrarse una menor cantidad de individuos, posiblemente producto a una subestimación en el muestreo por las razones previamente mencionadas, estudios anteriores demuestran que dominan en el manglar (Osborne y Smith 1990; Kristensen 2008).

Al considerar a los juveniles del genero *Uca sp* en la población, el porcentaje de estos individuos presentes en el fango, y en los sustratos finos en general es mayor en relación con los adultos, también se observa que los juveniles se encuentran en los mismos hábitats ocupados por los adultos. Diversos factores controlan la densidad de individuos a medida que crecen; como el tamaño del grano y la facilidad de excavar cierto sedimento, el contenido de materia orgánica y el grado de humedad, el cual puede minimizar la desecación que afecta especialmente a los individuos juveniles (Frith y Brunenmeister 1980; Kanchana *et al.* 2005; Arruda *et al.* 2006).

Las larvas tienden a asentarse en áreas fangosas debido a que el contenido de materia orgánica es mayor que en la arena, los juveniles se desplazan hacia la arena a medida que aumentan de tamaño y desarrollan las estructuras necesarias para excavar y obtener la materia orgánica presente en este sustrato (Behum *et al.* 2005; Ribeiro *et al.* 2005; Arruda *et al.* 2006). La incapacidad de conseguir alimento en los sustratos de grano más grueso explica porque prácticamente no se encontraron juveniles en las rocas. La alta cantidad de juveniles presentes en las raíces se puede deber a que estas proveen mejores refugios contra la depredación, disminuye la competencia con los adultos y permite el acceso a alimentos, además que en estas también se incluye fango (Frith y Brunenmeister 1980; O'Connor 1993). En los sustratos fangosos los juveniles tienen una longitud menor que aquellos encontrados en la arena, lo que sugiere que en los estadios de desarrollo tardíos poseen las condiciones morfológicas necesarias para estar en sustratos de grano más grueso.

En conclusión, los cangrejos son unos de los componentes faunísticos principales en el manglar, cuya diversidad presente en los distintos sustratos y ambientes se debe a las características intrínsecas de estos; en donde las diferentes especies cumplen con un papel determinado en la estructura y función, desde la producción de detritos en la base de la cadena trófica hasta consumidores en los niveles más altos. Además, las condiciones de los sustratos influyen en el reclutamiento de juveniles y en la distribución de la población de algunas especies como es el caso de *Uca sp*.

### **Agradecimientos**

A Silvia Echeverría por su ayuda en la identificación de las especies colectadas. A Eduardo Chacón por su colaboración en el análisis estadístico de los datos.

### **Bibliografía**

Arruda, L.; C. Braga, G. Ximenes y H. Matthews-Cascon. 2006. Spatial distribution of fiddler crabs (genus

- Uca*) in a tropical mangrove of northeast Brazil. *Scientia Marina* 70: 759-766
- Arruda, M. 2002. A comparative analysis of the population biology of the mangrove crabs *Aratus pisonii* and *Sesarma rectum* (Brachyura, Grapsidae) from the North Coast of Sao Paulo State, Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 22: 553-557
- Ashton, E., D. Macintosh y P. Hogarth. 2003. A baseline study of the diversity and community ecology of crab and molluscan macrofauna in the sematan mangrove forest, Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 127-142
- Behum, M., R., Brodie y J. Staton. 2005. Distribution of juvenile *Uca pugnax* and *U. pugilator* across habitats in a South Carolina estuary, assessed by molecular techniques. *Marine Ecology Progress Series* 288:211-220
- Bosire, J; F, Dahdouh-Guebas; J, Kairo; S. Cannicci & N; Koedam. 2004. Spatial variations in macrobenthic fauna recolonisation in a tropical mangrove bay. *Biodiversity and Conservation* 13: 1059–1074
- Frith, D & S, Brunenmeister. 1980. Ecological and population studies of fiddler crabs (Ocypodidae, Genus *Uca*) on a mangrove shore at Phuket Island, Western Peninsular Thailand. *Crustaceana* 39:157-184
- Jiménez, J. 1994. Los manglares del Pacifico Centroamericano. EFUNA. Heredia, Costa Rica. p 352
- Kanchana, B; K, Meesawad; M, Jaroensutasinee & K, Jaroensutasinee. 2005. Biological and Physical Factors in Population Distribution and Territorial Defence of Fiddler Crabs, *Uca vocans hesperiae*. *Journal of Science and Technology* 1: 35-45
- Kristensen, E. 2008. Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *Journal of Sea Research* 59: 30–43
- Litulo, C. 2005. Population biology of the fiddler crab *Uca annulipes* (Brachyura: Ocypodidae) in a tropical East African mangrove (Mozambique). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62: 283–290
- McIvor, C & T, Smith. 1995. Differences in the crab fauna of mangrove areas at a southwest florida and a Northeast Australia location: Implications for Leaf Litter Processing. *Estuaries* 18: 591-597
- O'Connor, N. 1993. Settlement and recruitment of the fiddler crabs *Uca pugnax* and *U. pugilator* in a North Carolina, USA, salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 93: 227-234
- Osborne, K & T, Smith. 1990. Differential Predation on Mangrove Propagules in Open and Closed Canopy Forest Habitats. *Vegetatio* 89: 1-6
- Prahl, H. 1986. Crustaceos decapodos asociados a diferentes habitats en la ensenada de Utia, Choco, Colombia. *Actualidades Biologicas* 15: 95-99
- Ribeiro, P; O, Iribarne & P, Daleo. 2005. The relative importance of substratum characteristics and recruitment in determining the spatial distribution of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 314: 99– 111
- Skilleter, G & S, Warren. 2000. Effects of habitat modification in mangroves on the structure of mollusc and crab assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 244: 107–129
- Skov, M; M, Vannini; J, Shunula; R, Hartnoll & S, Cannicci. 2002. Quantifying the density of mangrove crabs: Ocypodidae and Grapsidae. *Marine Biology* 141: 725–732
- Spivak, E; M, Gavio & C, Navarro. 1991. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar chiquita Lagoon (Argentina). *Bulletin of Marine Science* 48: 679-688

Spivak, C. 1997. Cangrejos estuariales del Atlántico sudoccidental (25°-41°S) (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Investigaciones Marinas* 25: 105-120

Warner, G. 1969. The occurrence and distribution of crabs in a Jamaican mangrove swamp. *Journal of Animal Ecology* 38: 379-389

Wilson, K. 1989. Ecology of mangrove crabs: predation, physical factors and refuges. *Bulletin of Marine Science* 44: 263-273

Cuadro I. Familias y especies de cangrejos encontrados en el Manglar Llano Bonito, Golfito, Costa Rica, 2010. (\*Especies no incluidas en el análisis estadístico debido a la poca muestra colectada)

Familia	Especie	Borde	Manglar	Playa	Número de individuos
Grapsidae	<i>Aratus pisonii</i>	5	7	0	12
	<i>Armases occidentale</i> *	1	4	0	5
	<i>Goniopsis pulchra</i>	6	19	0	25
Ocypodidae	<i>Uca sp</i>	162	116	140	418
Porcellanidae	<i>Petrolisthes zacaе</i> *		1	0	1
Portunidae	<i>Callinectes sp*</i>	1	1	1	3
Xanthidae	<i>Eurypanopeus</i>				19
	<i>transversus</i>	2	9	8	
	<i>Eurytium tristani</i>	9	13	5	27

Cuadro2. Índices de diversidad de Shannon-Wiener y Equidad para cada sustrato, Manglar Llano Bonito, 2010

	Fango	Arena	Fango Rocoso	Roca	Raíz
Número de especies	3	2	3	3	5
Número de individuos	14	37	18	17	119
Índice de Shannon-Wiener	0.51	0.44	0.73	1.07	0.91
Equidad	0.46	0.64	0.66	0.97	0.56

Cuadro 3. Número de especies de cangrejos (S), número de individuos (n), índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y Equidad (J') para cada ambiente, Manglar Llano Bonito, 2010

	Playa	Borde	Manglar
Número de especies	3	5	5
Número de individuos	48	69	88
Índice de Shannon-Wiener	0.51	0.66	1.26
Equidad	0.46	0.41	0.79

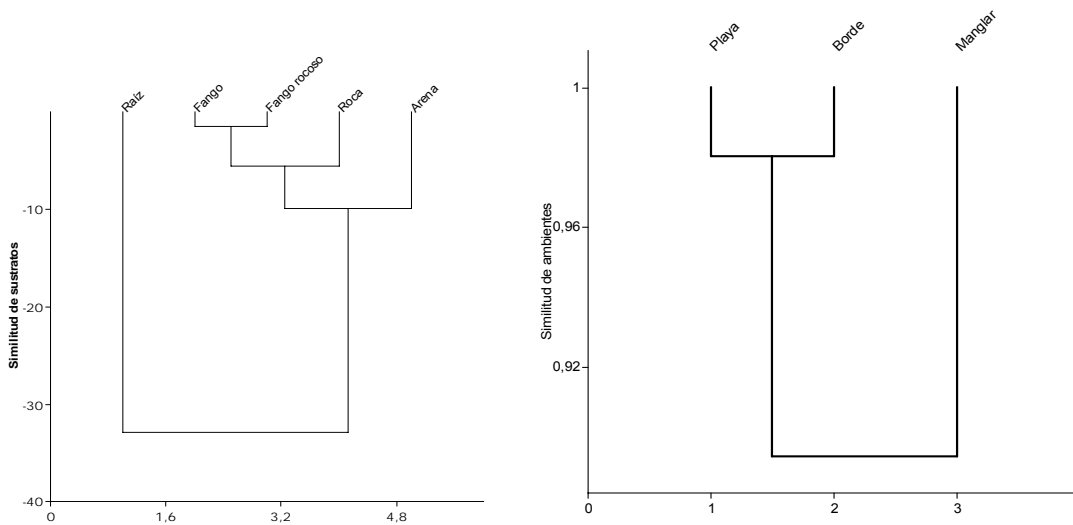


Fig. 1. Análisis de conglomerados utilizando el Índice de Morisita de la composición de especies de cangrejos adultos para de los sustratos y los ambientes muestreados, Manglar Llano Bonito, Golfito, 2010

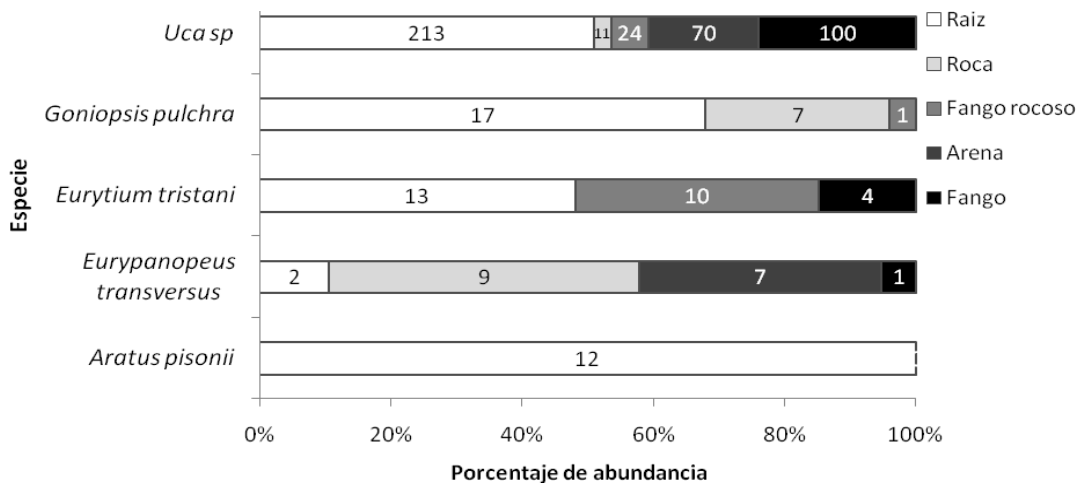


Fig. 2. Porcentaje de abundancia de las especies de cangrejos según sustrato, Manglar Llano Bonito, Golfito, 2010

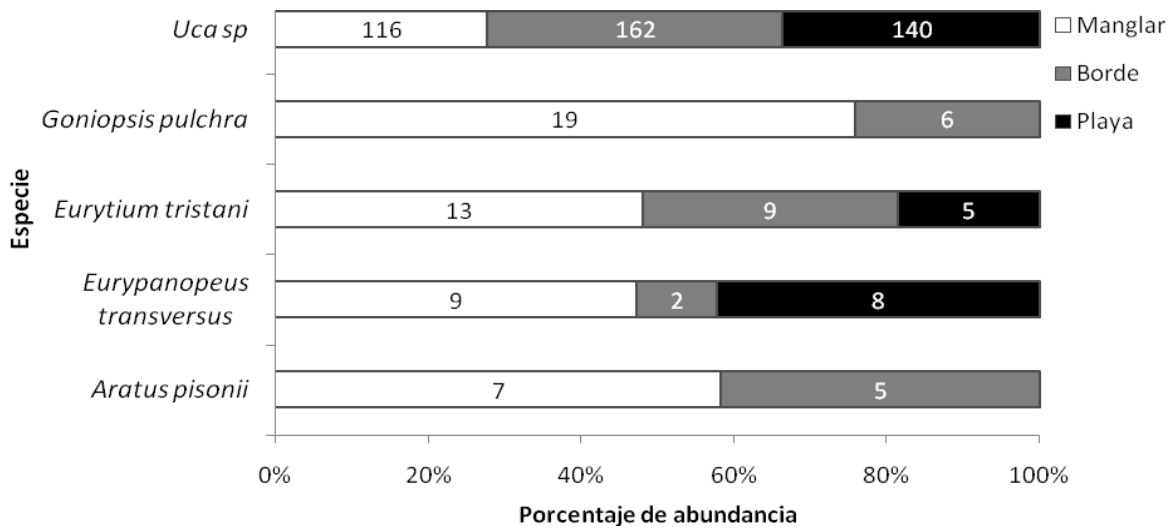


Fig. 3. Porcentaje de abundancia de las especies de cangrejos según ambiente, Manglar Llano Bonito, Golfito, 2010.

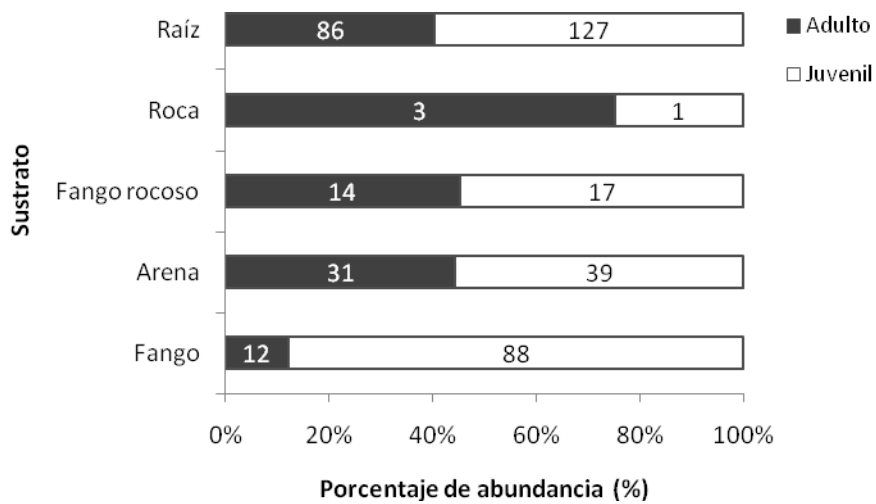


Fig. 4. Porcentajes de abundancia de cangrejos *Uca sp* según edad en los diferentes tipos de sustratos, Manglar

## Estado actual de dos zonas de manglar alteradas y comparación de la abundancia, diversidad y distribución de moluscos (Phylum: Mollusca) con el Manglar de Llano Bonito

Esteban Arroyo-Retana.

La degradación de los ecosistemas de manglar es un problema actual a nivel mundial, existen diferentes razones pero la mayoría son causadas por efectos antropogénicos. Los moluscos son un componente importante de los manglares en su diversidad debido a sus funciones ecológicas en el hábitat, incluso algunas especies son de interés comercial. El manglar de Llano Bonito presenta diferentes amenazas, por lo que se recolectaron los moluscos del manglar en tres estratos Manglar, Borde y Playa y se comparó con dos zonas alteradas por efectos antropogénicos. Se encontraron 188 individuos de 17 especies de gasterópodos y bivalvos, la mayor diversidad no se dio en Llano Bonito como se esperaba, aún si fue el más abundante. Esto se debió posiblemente a que las especies de bivalvos encontradas predominaron en el estrato Borde. La zona de manglar más alterada fue la Marina y el menos el Llano, además fueron los menos similares (30,12%). Por estratos la mayor similitud fue entre el Borde y la Playa (66,43%) y entre el Manglar y la Playa sólo hubo un 3,83% de similitud.

**Palabras Claves:** *Gastropoda*, *Bivalvia*, Costa Rica, Abundancia, Sedimentación.

Los manglares son los únicos bosques tropicales y subtropicales que se encuentran en la confluencia mar-tierra por su tolerancia a la salinidad, formados por árboles y plantas que crecen en zonas con oleaje de baja energía, donde se permite la deposición de partículas finas que benefician el establecimiento sus raíces (Jiménez 1999, Alongi 2002). Entre sus funciones ecológicas están la producción de madera, hojarasca, detritos y compuestos orgánicos solubles (Alongi 2002). Los nutrientes producidos en el ecosistema, son aprovechados por organismos que constituyen redes alimentarias muy complejas (Simberloff 1991). Además, es un ecosistema que tiene un papel importante en el funcionamiento de otros ecosistemas adyacentes, como estuarios, pastos marinos y arrecifes de coral (Silva 2005).

En general, los manglares poseen una fauna asociada menos diversa que los arrecifes coralinos o que los bosques tropicales, y constituyen hábitats y criaderos de varias especies de invertebrados, peces, reptiles, aves y mamíferos (Jiménez 1999, Silva 2005). En estos ambientes se presentan interacciones entre peces residentes o migratorios, juveniles o adultos, y entre invertebrados de interés biológico, comercial o recreativo (Thayer y Sheridan 1999). A los manglares se les han dado muchos usos desde agricultura, acuicultura, explotación de madera, explotación de recursos pesqueros e invertebrados, hasta inclusive ser sustituidos completamente por el desarrollo urbano, turístico o comercial (Alongi 2002).

En el Pacífico Sur del país se desarrollan los manglares más diversos y mejor estructurados del país debido al aporte de agua dulce por la alta precipitación anual y la alta escorrentía superficial de la zona, con lo que se disminuye la salinidad de los suelos y se favorece un aumento en la diversidad de la vegetación del manglar (Jiménez 1999, Silva 2005). Los manglares del Golfo Dulce se distribuyen principalmente en Puerto Jiménez, Rincón, Golfito y el delta del río Coto, y su vegetación se encuentra dominada por las especies *Rhizophora racemosa*, *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Pelliciera rhizophorae* (Silva 2005).

Los moluscos son un grupo muy diverso, presente en ambientes marinos, acuáticos y terrestres; éstos se distribuyen en patrones espaciales muy diferenciados entre la zona estuarina y las zonas externa e interna del bosque (Cruz y Jiménez 1994).

Los moluscos son importantes ecológicamente como filtradores, descomponedores, depredadores de otros invertebrados, y alimento de crustáceos, peces y aves (Jiménez 1999). Además, en Costa Rica especies de manglar como la piangua (*Anadara tuberculosa* o *A. similis*) o la chucheca (*Anadara grandis*) son de gran interés comercial, siendo para algunas familias que las extraen de forma artesanal una fuente económica de subsistencia, y contribuyen a la actividad socioeconómica de comunidades como Golfito (Cruz y Jiménez 1994, Calderón 2003, Silva 2005, Escalante 2008). En Golfito, la mayoría de estudios realizados en el curso de Biología de Campo de la Universidad de Costa Rica (UCR) en el manglar de Purruja, mientras que el manglar de Llano Bonito se ha estudiado menos con trabajos de Picado (2001), Calderón (2003) y Escalante (2008).

Los bosques de manglar como la biodiversidad que contienen están siendo amenazadas principalmente por la destrucción, mayormente generada por el aumento de la densidad poblacional en planicies costeras, la contaminación, la alteración hidrológica y más recientemente por el cambio climático global (Skilleter & Warren 2000, Alongi 2002, Quesada-Alpízar y Cortés 2006). Todo esto afectaría las poblaciones costeras de manera directa ya que estos bosques actúan como una barrera estabilizadora que impide la erosión y evita las inundaciones a lo largo de la costa, mientras que de manera indirecta las pesquerías asociadas podrían ser afectadas (Alongi 2002, Silva 2005). Además, en Costa Rica se ha dado un crecimiento gradual tanto en el desarrollo costero como en la demanda sobre los recursos marinos durante las últimas tres décadas; lo que se ha visto estimulado, entre otras cosas, por la expansión de la frontera agrícola y por el crecimiento de la industria turística en el país (Quesada-Alpízar y Cortés 2006). Por esto es necesario comprender mejor la estructura y composición de estos ambientes, y la respuesta de los grupos faunísticos asociados a los manglares ante estas amenazas, para así lograr conservar y aprovechar sus recursos adecuadamente.

En este trabajo se realizó inicialmente una descripción breve del estado actual del manglar en las dos zonas alteradas cercanas al manglar de Llano Bonito. Luego, se realizó una comparación de la abundancia, diversidad y distribución de los moluscos de estas dos zonas con el manglar de Llano Bonito, para así contribuir con información sobre este manglar situado en una localidad impactada por el desarrollo urbano y comercial en el Pacífico Sur de Costa Rica.

## **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó entre el 17 de enero y el 1 de febrero del 2010 en Golfito, Puntarenas, Costa Rica (8° 38'23.30" N 83° 10'14.40" O). El manglar de Llano Bonito se localiza al frente del Depósito Libre Comercial, y la deposición de sedimentos se realiza por la desembocadura del río La Cañaza y algunas quebradas pequeñas como la quebrada Corozal y la quebrada Pita (Picado 2001). Según Lugo y Snedaker (en Picado 2001) el manglar de Llano Bonito corresponde a un bosque de margen con líneas costeras con gradientes de elevación ligeros, las cuales son inundadas por todas las mareas altas. Mientras que Jiménez (1999) lo clasifica como un manglar de bajo oleaje y amplio rango de mareas con extensos bajos limo-arcillosos frente al bosque.

Durante un recorrido previo, se reconocieron dos áreas con remanentes de manglar que actualmente se encuentran aisladas del manglar de Llano Bonito. La primera, está separada al sureste del manglar de Llano Bonito por un área de anclaje de pangas utilizada por pescadores locales; comprendida entre la Guardia Costera y los baches de la UCR. La segunda está más al sureste, e inicia cerca de una propiedad privada con casa de habitación y un muelle casero, y abarca hasta el área donde se depositó material para construir una marina. Así se definieron 3 sitios de estudio, 1) el área de manglar cercano a la marina, 2) el área de manglar entre la Guardia Costera y los

baches de la UCR, y 3) el manglar de Llano Bonito, como control de manglar no alterado. Estos se denominaron respectivamente como Marina, Bache y Llano. Todos los muestreos se realizaron desde dos horas antes y hasta dos horas después del pico de marea baja diurna de cada día.

Primero, se realizó una descripción breve de las especies de manglar presentes, la altura máxima del manglar y otros detalles como alteraciones presentes y fuentes de contaminación por ejemplo. Luego, en cada sitio se realizaron cinco transectos, separados entre sí cada 100 m a lo largo de la costa. Para cada transecto se definieron 3 estratos Manglar, Borde, Playa. Así a partir del borde de la franja de manglar se estableció el estrato Borde, y a 15 m hacia el interior del manglar se definió el estrato Manglar, y a 15 m hacia el mar el estrato Playa. Estos estratos se definieron para corroborar si existían variaciones en las diversidades y abundancias de los moluscos entre el hábitat fangoso del estrato Playa y los hábitats de los estratos Borde y Manglar (Fig. 1).

En cada estrato se recolectaron los moluscos presentes en 1m<sup>2</sup> de área, tanto en los micro-hábitats superficiales incluyendo troncos caídos, como hasta 2 m de altura en las raíces. Esta área se delimitó con cinta métrica, banderas de campo y manila. Además se tomó una muestra cúbica del bentos de aproximadamente 10 cm de lado con una pala pequeña de metal, y esta muestra se depositó en una bolsa Ziplock con alcohol al 70%. En el Laboratorio 170 de la Escuela de Biología de la UCR, en San José; se lavó y filtró cada muestra con una malla de tamiz de 500 micras, y posteriormente los organismos se preservaron en alcohol al 70%. Los organismos se identificaron al mayor grado taxonómico posible con ayuda del material del curso de Malacología de la UCR de Yolanda Camacho junto a las descripciones e ilustraciones de Cruz y Jiménez (1994) y Keen (1971).

Para el análisis estadístico, se aplicaron Chi-cuadrado ( $X^2$ ) para determinar si existían diferencias en la abundancia de los individuos según especie, y para comparar tanto la abundancia como el número de especies tanto entre zonas como entre estratos. Además se calculó la diversidad con el índice de Shannon-Wiener ( $H'$ , logaritmo en base 2) y la equidad ( $J'$ ) entre las zonas y entre los estratos. Finalmente, se comparó la similitud de la composición de especies entre las zonas y entre los estratos con el índice de Morisita y un Análisis de Conglomerados (Cluster) con el programa Past (Hammer *et al.* 2001).

## Resultados

En Marina, se encontró material en el estrato de Playa y Borde, la mayoría del manglar corresponde a *Rhizophora mangle* y se observaron algunos árboles de *Avicennia germinans*. Entre el estrato Borde y Manglar se encontró basura y troncos de palmeras y árboles. Además, la franja del manglar casi no alcanza los 15 m de fondo a partir del borde, y presenta colindancias a vegetación baldía de una propiedad privada y una vía pública. Al límite con el terreno de la marina se vieron algunos árboles de *Rhizophora mangle* de 1 m de altura aproximadamente.

En Bache, se formaba una franja irregular de bosque con parches de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* a lo largo de la costa. Conforme se acercaba uno hacia el Manglar de Llano Bonito, hacia el Noroeste los árboles alcanzan alturas de 5 a 8 m, mientras que al extremo opuesto no superaban los 2 m de altura. En este sitio se identificaron varias fuentes de contaminación directa, principalmente de vertidos por desagües. El sustrato presentaba mosaicos de bancos limo-arcillosos con material rocoso.



En Llano, se observó un manglar bien estructurado con una barrera externa de *Rhizophora mangle* de entre 2 y 6 m de altura con bancos limo-arcillosos, atravesada por canales de las quebradas Pita y Corozal. Hacia la desembocadura de la Cañaza los árboles de *Avicennia germinans* y *Rhizophora racemosa* presentaban alturas de entre 8 y 15 m, y se observó mayor sedimentación rocosa y cierta basura proveniente del río.

En cuanto a los moluscos se encontraron 188 individuos de 17 especies. Sólo se encontraron moluscos de las clases Bivalvia y Gastropoda, con 12 y 5 especies respectivamente. Las especies con mayor abundancia fueron en bivalvos fueron *Brachidontes puntarenensis*, Ostracidae indet., y *Psiloterredo* sp, mientras que en Gastrópodos la mayor abundancia se dió en *Cerithidea pulchra* y *Littoraria fasciata* con lo que se encontraron diferencias entre las especies ( $X^2= 171,53$ ; g.l.=17;  $p<0.01$ ) (Cuadro 1).

El sitio con mayor diversidad fue el Bache donde se obtuvieron 10 especies, aunque en el Llano se encontraron 11 especies y en la Marina sólo 8 especies con 5 de bivalvos pero sin diferencia significativas ( $X^2= 0,478$ ; g.l.=2;  $p=0.79$ ). La mayor abundancia se presentó en el Llano con 108 individuos, mientras que en el Bache y la Marina se obtuvieron 65 y 12 individuos respectivamente ( $X^2= 69,14$ ; g.l.=2;  $p<0.01$ ). A nivel de estratos, el de Borde fue el más diverso y también el más abundante con 85 individuos ( $X^2= 34,35$ ; g.l.=2;  $p<0.01$ ). El menos abundante fue el de Playa con 25 individuos, mientras que no se encontraron diferencias significativas en cuanto al número de especies encontradas ( $X^2= 0.07$ ; g.l.=2;  $p<0.01$ ) (Cuadro 2).

Las zonas de Marina y Llano fueron las menos similares (30,12%), y Llano y Bache los más similares (60,35%). Sólo se compartió una especie de bivalvos (Ostracidae indet.) y una de gastrópodos (*Cerithidea pulchra*) entre las tres zonas (Cuadro 1). Por estratos la mayor similitud fue entre el Borde y Playa con un 66,43% y entre Manglar y Playa sólo hubo un 3,83% de similitud. El estrato Manglar se reconoce bien en las tres zonas en el Análisis de Conglomerados, mientras que los demás estratos no se separaron entre sí (Fig. 2). Sólo el bivalvo Ostracidae indet. estuvo presente en los tres estratos (Cuadro 1). Las especies *Anadara grandis*, *A. similis*, *A. tuberculosa* y *Thais kiosquiformis* sólo se encontraron en la zona Llano en los estratos Manglar y Borde (Cuadro 1).

## Discusión

A lo largo de las zonas muestreadas, se pudo corroborar el impacto antropogénico sobre el manglar de diferentes maneras. En Marina, se produjo un fuerte impacto por la introducción de material rocoso en el área prevista para la marina que ha variado claramente la constitución estuarina limo-arcillosa de la zona. Además, la colonización de *Rhizophora mangle* se da por ser una especie pionera que se encuentra en la parte más expuesta del manglar soportando niveles mayores de salinidad (Jiménez y Soto 1985, Jiménez 1999). Los procesos de sedimentación, junto a la contaminación y la sustitución del manglar por terrenos baldíos y casas, afectan no sólo la composición florística sino que también la diversidad de los invertebrados presentes (Alongi 2002). Así al haber sustituido el manglar con áreas baldías y sedimentado con material rocoso se podría explicar que en Marina sólo se encontraron 15 individuos de 8 especies y lo más abundante apenas fueron 4 ostras debajo de una roca (Cuadro1).

En Llano se esperaba una mayor diversidad en comparación a las otras dos por estar más alteradas, pero pudo ser mayor en Bache posiblemente por tener bivalvos bien agrupados, como las ostras y *Brachidontes puntarenensis*, en las raíces principalmente en el estrato Borde (Cuadro 1, 2). Esto puede deberse a que estos organismos son filtradores de materia orgánica y al existir mayor aporte directo de materia orgánica por los

desagües presentes, podrían ser más abundantes aquí que en incluso en Llano donde la materia orgánica estaría más diluida por el flujo de agua dulce de las quebradas (Keen 1960, Cruz y Jiménez 1994).

En el estrato Manglar los gastrópodos presentes fueron *Littoraria zebra*, *Cerithidea pulchra* y *Thais kiosquiformis* (Cuadro 1). Estos son comunes en la zona externa de los manglares del Pacífico de Centro América (Cruz y Jiménez 1994, Jiménez 1994). En el pacífico, *L. zebra* se caracteriza por estar adaptada a la vida terrestre y acostumbra localizarse en troncos, ramas y raíces de los árboles de la zona externa de manglar al igual que *L. fasciata* y *L. varia* (Suárez y Castaing, 1984). *C. pulchra*, junto a especies como *C. montagnei* y *C. valida* conforman altas densidades en la zona externa del manglar; son detritívoros y pueden estar en sustratos limo-arcillosos debajo de los árboles en zonas intemareales o sino migran verticalmente hacia las raíces y troncos de los árboles (Jiménez 1994, Keen 1960). Mientras que *T. kiosquiformis* es un depredador común de la zona externa de los manglares ya que se alimenta de ostras, almejas, cirripedios y otros gastrópodos, también se encuentra sobre raíces y troncos del bosque o en playones mareales de la zona estuarina (Cruz y Jiménez 1994). Es posible que al encontrarse sólo en Llano que fue la zona con menor alteración antropogénica, esta especie pueda ser indicadora de un manglar bien estructurado y menos alterado ya que controla las poblaciones de otras especies (Cruz y Jiménez 1994, Perry 1988).

Generalmente la zona externa está dominada por procesos estuarinos, donde el balance hídrico está determinado por la mezcla del agua entre las mareas semidiurnas y el caudal de los ríos siendo constantemente inundada (Jiménez 1994, Jiménez 1999). Esto ofrece una diversidad mayor de moluscos en comparación a la zona interna donde el balance hídrico es regulado por inundaciones estacionales de las mareas, escorrentía superficial, infiltración de aguas, lluvia, evapo-transpiración; que al ser procesos más terrígenos limitan la presencia de algunos organismos con lo que se esperaría una menor diversidad y representatividad de especies (Jiménez 1999). El estrato Manglar, fue el más variable en su composición florística ya que presentó áreas muy alteradas casi sin mangle en algunos transectos de las zonas Marina y Bache. Esto, se reflejó en la similitud con los estratos de Borde y Playa ya que al tener especies de bivalvos comunes de sustratos rocosos o de raíces de *Rhizophora mangle* generaron una mayor similitud (Fig. 2). Además sólo en el estrato Manglar de Llano Bonito, se encontraron las especies de interés comercial como la piangua (*Anadara tuberculosa* y *A. similis*) y la chucheca (*A. grandis*) (Cuadro 1).

Los bivalvos estuvieron presentes en los estratos Borde y Playa en mayor cantidad que los gastrópodos (Cuadro 1) y esto se dio posiblemente por tener mejores adaptaciones para adherirse a sustratos rocosos y raíces de manglar (Cervigón *et al.* 1993). Entre estas están la contracción muscular para cerrar completamente su concha, la presencia del viso que está formado por filamentos proteicos mantiene al organismo adherido al sustrato (Cervigón *et al.* 1993). Se sabe que el desarrollo de la vida en los sedimentos de la zona intermareal es difícil, ya que los animales están expuestos a periodos largos de desecación y a la acción del oleaje, por lo que el estrato Playa presentó la menor diversidad y abundancia en las tres zonas (Komar 1976). En contraste la presencia de raíces de manglar ofrece sustrato, refugio y alimento para muchas especies de invertebrados (Jiménez 1999, Skilleter & Warren 2000) favoreciendo una mayor abundancia y diversidad en el estrato Borde, ya que en él se encuentran tanto gasterópodos como bivalvos, mientras que en el Manglar hay una mayor abundancia de gasterópodos (Cuadro 1, 2).

En conclusión se encontró que las zonas alteradas y Llano Bonito presentaron impactos antropogénicos como la sustitución, la sedimentación o la contaminación del manglar y estas son razones que están afectando estos ecosistemas a nivel mundial (Alongi 2002). Si se incrementa en Golfito, y en el resto del país el desarrollo urbano, industrial o turístico en los sistemas marino-costeros sin la legislación, los controles y el manejo adecuado podríamos exponer estos ecosistemas a daños irreparables por explotar beneficios socioeconómicos a corto plazo. El daño no sólo afectaría los árboles de manglar sino que además afectaría la diversidad de organismos como los moluscos, y estos a su vez a los organismos que se alimentan de ellos, principalmente peces y aves. Aún si los bivalvos parecen tolerar mejor estos cambios al poder utilizar otros sustratos diferentes a las raíces de manglar, es muy posible que sus abundancias disminuyan en los playones lodosos o rocosos. Hay que recalcar que en el estrato de manglar se presentaron las mayores abundancias, especialmente de gastrópodos exclusivos de manglares y de las especies de mayor interés comercial del manglar de Llano Bonito. Es recomendable conocer mejor la respuesta de estas especies ante estas amenazas, y generar muestreos más extensos alrededor de este y otros manglares que demuestren como varían estas poblaciones en condiciones naturales y como podrían recolonizar áreas alteradas, para así asegurar la riqueza biológica de los manglares del Pacífico Sur del país.

### **Agradecimientos**

A Eduardo Chacón, Federico Bolaños, Jeffrey Sibaja, Jorge A. Lobo y Marcelo Araya por el apoyo logístico, el préstamo del equipo y sus recomendaciones y consejos para realizar este trabajo. A Adriana Rebolledo por su compañía y ayuda durante el trabajo de campo.

### **Bibliografía**

- Alongi, D.M. 2002. Present states and future of the world's mangrove forests. *Environmental Conservation* 29(3): 331-349.
- Calderón, J. C. 2003. Distribución y características morfológicas de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* (Bivalvia, Arcidae) en tres manglares. pp. 38-42. *In*: F. Bolaños y J. Lobo (eds). Curso de Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (Mimeografiado)
- Cervigón, F., R. Cipriani, W. Fischer, L. Garibaldi, M. Hendricx, A. J. Iemus, R. Márquez, J. M. Poutiers, G. Robaina y B. Rodríguez. 1993. Field guide to the commercial marine and brackish-water resources of the Northern coast of South America. FAO. Roma. 101p.
- Cruz, R.A. y J.A. Jiménez. 1994. Moluscos asociados a las áreas de manglar de la Costa Pacífica de América Central: Guía. EFUNA, Heredia, Costa Rica. 182p.
- Escalante, I. 2008. Densidad y características morfológicas de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* (Bivalvia: Arcidae) en tres manglares de Golfito. Pp. 84-95. *In*: F. Bolaños, J. Lobo y E. Chacón (eds). Curso de Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (Mimeografiado)
- Jiménez, J.A. 1994. Los Manglares del Pacífico Centroamericano. EFUNA. Heredia, Costa Rica. 352p.
- Jiménez, J.A. 1999. Ambiente, distribución y características estructurales en los manglares del Pacífico de Centro América: contrastes climáticos, pp 51-70. *In*: A. Yañez-Arancibia y A.L. Lara-Domínguez (eds.) Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Inst. de Ecología, A.C. Xalapa, México; UICN/HORMA Costa Rica; NOAA/NMFS Silver Spring, MD, Estados Unidos.

- 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. Bio. Trop.* 33: 22-37.
- Keen, A. M. 1960. *Sea Shells of Tropical West America*. 2ed. Stanford University Press, California, Estados Unidos. 624p.
- Komar, P. D. 1976. *Beach processes and sedimentation*. Prentice Hall, Inc. New Jersey. 429 p.
- Perry, D. M. 1988. Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove. *Ecology* 69(4): 1064-1075.
- Picado, J. 2001. Macro-zoobentos asociado a las raíces de mangle rojo (*Rhizophoraceae: Rhizophora mangle* y *R. racemosa*), bajo un gradiente de sedimentación. Pp.195-204. *In: F. Bolaños (ed). Curso de Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. (Mimeografiado)*
- Quesada-Alpizar, M.A. y J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista Biología Tropical*, Vol. 54 (Suppl. 1): 101-145.
- Silva, M. 2005. Manglares. pp: 55-65. *In: J. Lobo-Segura y F. Bolaños-Vives (eds.) Historia Natural de Golfito, Costa Rica. INBIO, Heredia, Costa Rica.*
- Simberloff, D. 1991. Mangroves. En D.H. Janzen (ed.) *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica. Pp 276-279.
- Skilleter, G. y S. Warren. 2000. Effects of habitat modification in mangroves on the structure of mollusc and crab assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 244: 107-129
- Suárez, B. E. y A. Castaing R. 1984. Distribución arbórea de los gastrópodos *Cerithidea montagnei* (Mollusca: Potamididae) y *Littorina* spp (Mollusca: Littorinidae) en el manglar de Mata de Limón, Costa Rica. *Uniciencia* 1:47-54.
- Thayer, G.W. y P.F. Sheridan. 1999. Fish aquatic invertebrate use of the mangrove proa-root habitat in Florida: a review pp 167-174. *In: A. Yañez-Arancibia y A.L. Lara-Domínguez (eds.) Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Inst. de Ecología, A.C. Xalapa, México; UICN/HORMA Costa Rica; NOAA/NMFS Silver Spring, MD, Estados Unidos.*

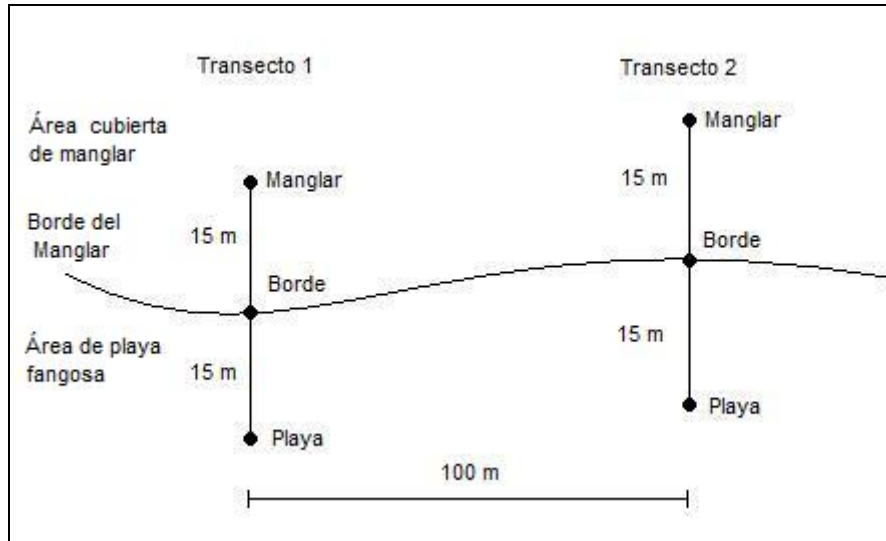


Fig1. Distribución de los estratos entre los transectos con respecto al borde de manglar, Golfito 2010.

Cuadro1. Abundancia de individuos de cada especie de molusco según zona y estrato en el manglar de Llano Bonito, Golfito 2010.

Especie	Zona			Estrato		Total
	Marina	Bache	Llano	Manglar	Borde Playa	
<b>Bivalvia</b>						
<i>Anadara grandis</i>			2	2		2
<i>Anadara similis</i>			2	2		2
<i>Anadara tuberculosa</i>			5	4	1	5
Bivalvia indet	1					1
<b>Brachiodontes</b>						
<i>puntarenensis</i>		6	17		19	4
<i>Cassostrea palmula</i>		3			1	2
<i>Isognomun sp.</i>		12	6		11	7
<i>Lithophaga aristata</i>	1	1				2
<i>Mytella guyanensis</i>	2	4		5		1
Ostracidae indet.	4	14	3	2	15	4
<i>Prothotaca sp.</i>	1	2			1	2
<i>Psiloteredo sp.</i>		8	5	3	10	
<b>Gastropoda</b>						
<i>Cerithidea pulchra</i>	1	7	27	24	11	
Gastropoda indet.	2					2
<i>Littoraria fasciata</i>		8	22	19	11	
<i>Littoraria zebra</i>	3		13	11	5	
<i>Thais kiosquiformis</i>			6	6		

Cuadro 2. Número de especies (S), número de individuos (n), índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y Equidad (J') para los moluscos recolectados según zona y estrato, Golfito 2010.

Sitio	Zona			Estrato		
	Marina	Bache	Llano	Manglar	Borde	Playa
n	15	65	108	78	85	25
S	8	10	11	10	10	9
H'	1,934	2,103	2,070	1,916	2,010	2,009
J	0,930	0,913	0,863	0,832	0,873	0,914

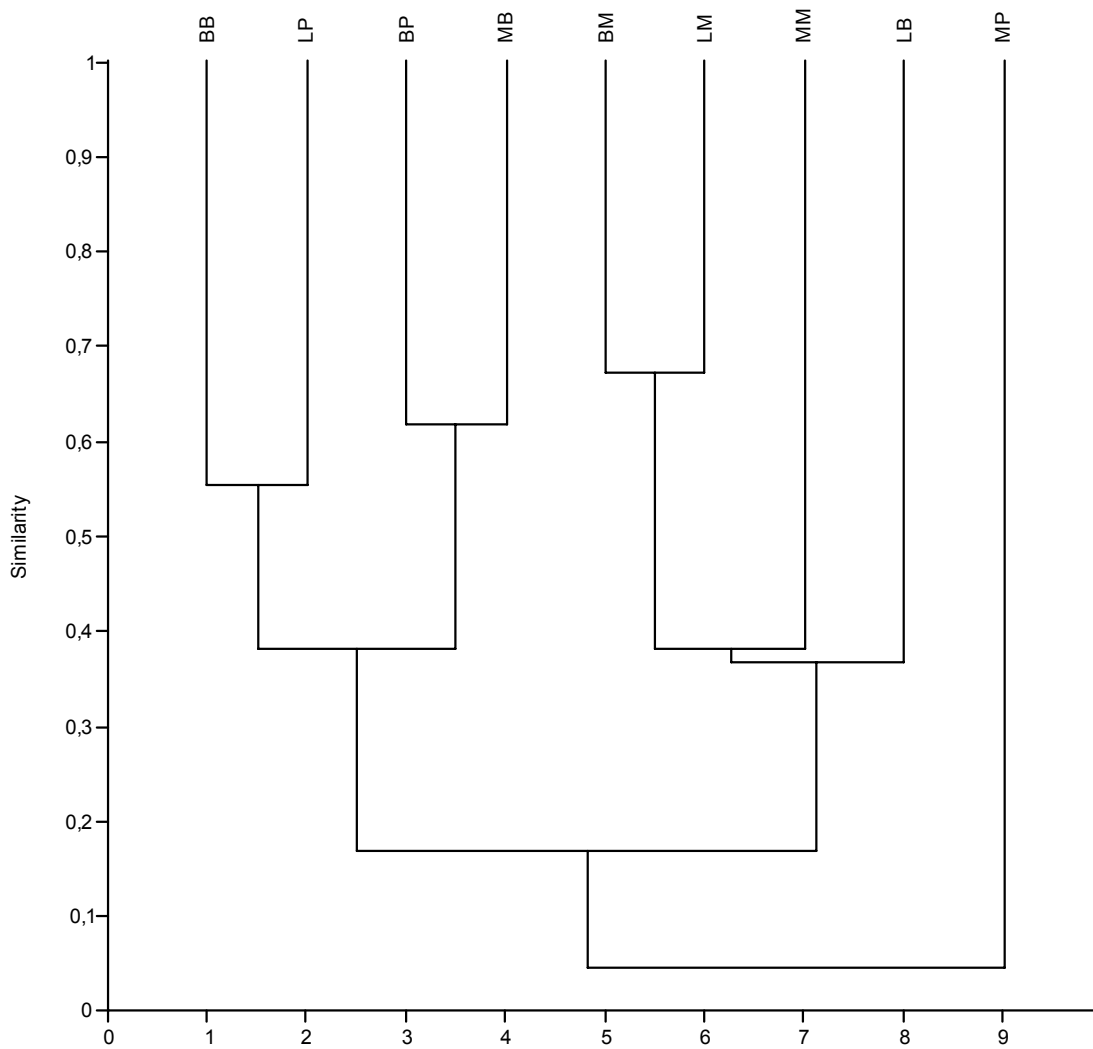


Fig2. Análisis de Conglomerados con el índice de Morisita según sitio y estrato, Golfito 2010. (MP=Marina Playa; MB= Marina Borde; MM=Marina Manglar; BP=Bache Playa; BB= Bache Borde; BM=Bache Manglar; LP= Llano Playa; LB= Llano Borde; LM= Llano Manglar).

## Influencia del tipo de marea en la abundancia y comportamiento de *Uca inaequalis* y *U. beebei* (Decapoda: Ocypodidae) en una playa lodosa

Allan Carrillo-Baltodano

La luna tiene un efecto sobre las mareas, incidiendo así en el comportamiento de organismos de las zonas costeras. Los cangrejos violinistas (*Uca*), han sido estudiados debido a que presentan varios relojes biológicos, uno vinculado al ciclo de mareas. La abundancia y comportamiento de dos especies de cangrejo violinista *U. inaequalis* y *U. beebei*, fueron observadas en una playa lodosa de la bahía Golfito, Puntarenas; para ver si diferían según la marea de tres fases lunares: Nueva, Cuarto Creciente y Llena. Durante la marea baja se colocaron cuadrículas al azar, en donde se contabilizó la abundancia de cangrejos, por sexo y por especie. Además se vieron los comportamientos de forrajeo, despliegue, duelos, desplazamiento y huida. Se anotó el sustrato en que se colocó la cuadrícula: lodo, agua o manglar. Un Modelo Aditivo Generalizado, determinó un efecto de la fase lunar, en donde se encontraron más individuos durante la Luna Nueva. Más hembras fueron encontradas durante el Cuarto Creciente. Este análisis demostró que en el lodo hubo una mayor ocurrencia de cangrejos, sustrato preferido por ambas especies. Durante la Luna Nueva, hubo más machos realizando despliegue, comportamiento que se relaciona con la mayor cantidad de hembras, que un poco antes de los picos de marea viva se encuentran receptivas. Aunque la luna tiene un efecto en la abundancia y comportamiento total de los cangrejos, factores como la presencia de materia orgánica, tamaño de grano del sedimento y depredadores, pueden cambiar los comportamientos de los cangrejos violinistas.

**Palabras claves:** Cangrejo violinista; Ciclo semilunar; Cuarto Creciente; Golfito; Luna Llena; Luna Nueva.

La luna tiene un efecto sobre el ciclo de las mareas, y por ende, los organismos de las zonas costeras son los que se ven más influenciados por ésta (Morgan 1999). Muchos invertebrados marinos, como poliquetos, crustáceos o corales, han logrado adaptar su reloj biológico para seguir ya sea un ciclo de mareas, un ciclo lunar, un ciclo circadiano, o una combinación de varios (Naylor 2001).

Estos ciclos han sido estudiados en los cangrejos violinistas del género *Uca* (Ocypodidae). Estos cangrejos intermareales son distintivos, dado que muestran un dimorfismo sexual marcado, al tener el macho una quela que conforma la tercera parte de su masa corporal (Rosenberg 2001). Esta quela es utilizada para despliegues sexuales, y amenazas o enfrentamientos con otros machos (Crane 1975). Los machos son territoriales, y aunque exhiben diferentes formas de buscar pareja, la más común consiste en cuidar una madriguera y atraer hembras vecinas (Christy 1987a). Durante la marea alta, se introducen en sus madrigueras y cierran la abertura; pero al bajar la marea, parte de las actividades que se pueden observar incluye enfrentamientos con otros machos y cortejo, construcción de pilares, o simplemente huir de depredadores (Zeil *et al.* 2006).

Se ha visto que varias especies de *Uca* cortejan, encuban huevos o liberan larvas, de acuerdo a ciclos semilunares (14 días) (Christy 1982); pero también se pueden ver cambios en la abundancia de cangrejos con la disponibilidad de área, la cuál es mayor durante las mareas bajas de la luna llena y nueva. La abundancia a su vez puede afectar el comportamiento de cortejo o duelos entre machos (DeRivera *et al.* 2003).

*U. inaequalis* y *U. beebei*, son dos especies tropicales simpátricas, que habitan bahías protegidas de la costa pacífica de Centroamérica y la parte norte de Suramérica (Crane 1975). *U. inaequalis*, que tiende a tener una mayor actividad es más pequeño que *U. beebei*, quien hace sus despliegues desde su madriguera (Christy 1987b). En esta última especie, Zucker (1978), vio que el comportamiento reproductivo es semimensual y



los comportamientos o actividades en la superficie según el sexo, pueden variar con respecto a la hora de la bajamar.

El objetivo de este estudio es determinar si existen diferencias en la densidad, la proporción de sexo y tipos de comportamiento en *U. inaequalis* y *U. beebei* (dos especies simpátricas), durante tres diferentes tipos de fases lunares: Nueva, Cuarto Creciente y Llena. Prediciendo que al haber más área para la actividad de los cangrejos durante las mareas bajas de luna nueva y luna llena, la abundancia de cangrejos durante esos tipos de marea va a ser mayor, afectando el comportamiento de cortejo e interacción entre machos.

### **Materiales y métodos**

El estudio se realizó en la ciudad de Golfito (coordenadas, altitud). Esta es una bahía poco profunda al interior del Golfo Dulce, rodeada por una hilera montañosa con una altitud que llega a los 500 msnm. Cuenta con una temperatura promedio de 27 °C y una precipitación que va de los 3000 mm en los linderos de la bahía, hasta los 5000 mm, en las partes más altas del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, que cuenta con un Bosque Tropical Húmedo (Lobo y Bolaños, 2005). El estudio se realizó en la playa lodosa junto al Manglar del Depósito, donde se presenta un ciclo de marea semidiurno semicerrado (Lizano 2006). Dicha playa se encuentra rodeada por dos canales de marea pequeños, y un manglar donde predomina el mangle rojo *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) (obs. pers.) (Fig.1).

El estudio se realizó entre el 15 de enero y el primero de febrero del 2010, muestreando cuatro días para cada fase lunar: Luna Nueva (marea viva), Cuarto Creciente (marea muerta) y Luna Llena (marea viva). Se ubicaron 10 cuadrículas de 50 x 50 cm, aleatoriamente en la playa lodosa. Se esperaron 5 min, antes de las observaciones, para que los cangrejos volvieran a sus actividades normales, y a continuación se realizaron conteos visuales de 10 min con ayuda de binoculares, a 3.5 m de la cuadrícula (Skov y Hartnoll, 2001). Se contabilizó densidad promedio de cangrejos, la densidad de machos y hembras, acompañado por su error estándar; y se observó para cada sexo y para cada especie los comportamientos de forrajeo; despliegue; duelos; huída por posibles depredadores y desplazamiento; forrajeo y despliegue; y, forrajeo y desplazamiento, en cada individuo. También se categorizó el sustrato de la cuadrícula en totalmente lodoso, con agua empozada o con presencia de plántulas de mangle.

Para el análisis estadístico de las densidades promedio, los datos fueron transformados con  $(\log x+1)$ . Se realizó un Modelo Aditivo Generalizado (MAG), para ver la relación de la fase lunar, la especie, el sustrato y el tiempo, con la densidad por cuadrícula de cangrejos, la densidad de machos y la de hembras, mediante el modelo  $(\log_{10} (\text{Ind} + 1)) \sim s(\text{Tiempo}) + \text{Luna} * \text{Especie} + \text{Sustrato}$ ; y presentadas con su respectivo error estándar. Para el tiempo, el modelo determinó un regresor no-paramétrico de mejor ajuste, debido a que esta variable relativa fue construida a partir del día y la hora aproximada en que se observó la cuadrícula, con respecto al mes. Esto para ver si podía existir algún efecto del día y la hora en que se realizaron los conteos (Quinn & Keough, 2002). Se escogió el modelo con el valor mínimo de Validación Cruzada Generalizada (GCV), parámetro utilizado para obtener los mejores valores de credibilidad en los modelos GAM (Crawley 2007). El análisis fue realizado con la ayuda del paquete estadístico "mgcv" (Wood 2004) y con la interfaz estadística R (R Development Core Team 2009).

En orden de determinar si existían diferencias entre la cantidad de individuos por especie y por tipo de sustrato, según el tipo de marea, se realizó una prueba de Chi

Cuadrado. Esta misma prueba se realizó para determinar si existieron diferencias entre los comportamientos según el tipo de luna, se realizó otra prueba de Chi Cuadrado, así como un Análisis de Conglomerados para ver la asociación de cada comportamiento con los tipos de luna, esto llevado a cabo en el programa PAST (Hammer *et al.* 2001).

## Resultados

Se observaron un total de 116 cuadrículas, 40 durante la Luna Nueva y la Luna Llena, y 36 durante Cuarto Creciente. En ellas se contabilizaron 183 cangrejos; 159 pertenecientes a *U. inaequalis* y 24 a *U. beebei*. Pese a que la hora de muestreo entre las diferentes fases lunares no fueron semejantes (Cuadro 1), el tiempo no tuvo un efecto sobre la densidad total de cangrejos; pero sí hubo diferencias entre tipos de marea, las especies y los tipos de sustrato (Cuadro 2). Se vieron también diferencias en la densidad de machos entre diferentes tipos de mareas y sustratos, para las hembras sólo hubo diferencias en la densidad de las dos especies.

Durante la marea de Luna Nueva se obtuvo el mayor número de cangrejos con un promedio de  $2.35 \pm 0.41$  por cuadrícula, de estos  $1.75 \pm 0.34$  fueron machos y  $0.78 \pm 0.16$  hembras. En los días de Cuarto Creciente se encontró la menor cantidad de individuos  $1.00 \pm 0.25$  por cuadrícula, pero en este caso las hembras se encontraron en mayor cantidad con  $0.56 \pm 0.15$ , mientras que para machos solo  $0.44 \pm 0.15$  (Fig.2). Por su parte, el lodo y el manglar mostraron una abundancia mayor de cangrejos, en comparación con el agua que quedó empozada al retirarse la marea, en donde casi nunca se encontraron cangrejos (Fig.3). Durante todo el estudio, sin importar el tipo de marea, *U. inaequalis* fue más abundante que *U. beebei* (Fig.4) (Cuadro 2).

Con respecto a los comportamientos observados, se vio diferencias entre las fases lunares (Cuadro 3). Para la Luna Nueva, los machos se observaron más en actividad netamente de forrajeo (19%) que de despliegue (15%); pero al ver todas las actividades que involucraban despliegue (despliegue + despliegue y forrajeo), éstas superaron con un 30%, a las actividades que involucraban forrajeo (forrajeo + despliegue y forrajeo + forrajeo y desplazamiento), que conformaron un 24%. En cuanto al Cuarto Creciente, se vio la misma tendencia que en la Luna Nueva, pero en menor ocurrencia (despliegue: 17%; forrajeo: 14%). Durante la Luna Llena, sí se observó una variante en cuanto a que los machos se dedicaron más a forrajear (27%) que a realizar despliegues (15%). Así mismo, la cantidad de duelos fue mayor durante la Luna Nueva, y no hubo diferencias entre el Cuarto Creciente y la Luna Llena (Fig. 5).

Aunque no se presentó diferencias en los comportamientos de cada especie, según el tipo de marea (Cuadro 3); si se pueden ver algunas cosas interesantes. Por ejemplo, durante la Luna Nueva, *U. inaequalis* pasó más tiempo en actividad de despliegue, mientras que en las otras mareas se dedicó más a forrajear (Fig.5.a). En contra parte *U. beebei*, participó únicamente de duelos durante la Luna Nueva y fue durante Cuarto Creciente, cuando más despliegue realizó (Fig.5.b).

Al ver el análisis de correspondencia (Fig. 6), se puede observar los duelos y tanto machos como hembras huyendo tienden a estar asociados a la marea de Luna Nueva, mientras que machos forrajear, así como hembras forrajear y desplazándose tienden a asociarse a la Luna Llena. Para el Cuarto Creciente, las hembras parece que se dedicaron más a forrajear. En efecto, las hembras siempre estuvieron forrajear más que cualquier otra actividad (Fig. 5).

## Discusión

Para los cangrejos de la zona intermareal se han propuesto distintos relojes biológicos según la actividad motora que muestran a diferentes momentos. Naylor (1996) propuso que el cangrejo intermareal *Carcinus maenas* posee una combinación de relojes, uno que sigue el ciclo de marea (12.4 h) y otro que sigue un ritmo circadiano (24h). No obstante, Palmer (1997) refuta que para los cangrejos violinistas, estos dos ciclos pueden verse vistos como componentes de un ciclo circalunidiano (24.8H), debido a que cada marea baja puede variar en amplitud y tiempo, gracias a variables como el viento o la presión atmosférica. *U. inaequalis* y *U. beebei*, no mostraron una dependencia de su densidad al factor del tiempo, pese a que las observaciones de este trabajo no involucraron las 24 horas del día. Esto permite eliminar el posible ruido que pudieron presentar los resultados al muestrear a diferentes horas del día.

Con respecto a la densidad, dependiente de la fase lunar, los datos concuerdan con lo encontrado por Kim *et al.* (2003), quienes encontraron más cangrejos y más machos durante las mareas vivas (Luna Nueva y Llena). Previo al pico de mareas vivas, se ha visto en varias especies de *Uca*, que las hembras están más activas debido a su ciclo reproductivo semilunar, lo que a su vez, produce que hayan más machos (Christy 1982). Sin embargo, esta relación no se presentó para el Cuarto Creciente, pero esto pudo haber sido influenciado por una menor cantidad de cuadrículas observadas.

Dos trabajos previos realizados en Golfito, para *U. limicola* (Montero 2003) y para *U. argillicola* (Guzmán 2005); notaron una mayor densidad de cangrejos en sustratos que contenían raíces de mangle y barro, respectivamente. Con estas dos especies, también hubo una mayor densidad en las partes lodosas de la playa y donde estuvieron presentes plántulas de mangle, situación corroborada con los hábitats descritos como preferidos por Crane (1975): lodo y zonas lodosas sombreadas por árboles de mangle. Lo contrario pasó, en la zona de la playa donde se acumuló agua, lo que tiene sentido, debido a que estos cangrejos no salen hasta que el agua no se retire de la superficie (Crane 1975). Dado que estos cangrejos son depositadores, el tamaño del grano y la cantidad de materia orgánica, también representan factores abióticos importantes en su abundancia (Koch *et al.* 2005).

Siendo los cangrejos violinistas, un grupo tan socialmente activo, sus actividades deben repartirse entre la alimentación, mantener las relaciones con sus vecinos, evadir depredación y buscar parejas, entre otras (Zeil *et al.* 2006). Los machos por su cuenta no sólo deben invertir en el despliegue sexual, sino que debido a sólo poder usar una quela para alimentarse, debe dedicar hasta un 50% de su actividad forrajeando (Cristhy y Salmon, 1984). Pese a ello, en este estudio se pudo ver que las actividades de despliegue superaron a las de forrajeo, sólo exceptuando los días durante la Luna Llena, donde hubo más machos en actividad de forrajeo. Un mayor porcentaje de forrajeo por parte de los machos sí se presentó en *U. inaequalis*, mas no en *U. beebei*.

Se ha visto en varias especies de *Uca* que los machos tiene una sincronización de su cortejo con el tiempo de receptividad de las hembras, que puede ser hasta 4 o 5 días antes del pico de marea viva, incluso durante ésta (Christy 1982); permitiendo que 12 días después las hembras liberen sus larvas, previo al siguiente pico de marea, garantizándose que sus larvas se transporten lejos de la zona intermareal donde la abundancia de depredadores zooplánctívoros es mayor (Christy 2003). Lo que explica esa cantidad mayor de machos realizando despliegue durante la Luna Nueva y la Luna Llena. También Zucker (1978) encontró para *U. beebei*, que durante estas dos mareas, habían más machos realizando despliegue, que machos forrajeando.

Kim *et al.* (2004) también encontraron que las actividades más frecuentes de *U. lactea* fueron las de forrajeo y despliegue. Sin embargo, los días cercanos a las mareas vivas, especialmente la de Luna Llena, los machos realizaron menos despliegues, que durante las mareas muertas; ellos explican que este fenómeno se dio, porque los machos durante las mareas vivas tienen más tiempo para forrajear; en cambio, durante las mareas muertas se alimentan esporádicamente, por lo que usan su energía en cortejo. Esto es semejante, a lo visto con *U. beebei*, pero más estudios se necesitan, referente a estos comportamientos atípicos, porque pueden estar influenciados por la amplitud de la marea y la cantidad de materia orgánica disponible (Kim *et al.* 2004).

Por último, debido a que ambas especies se localizan en los estratos altos de la zona intermareal, se convierten no sólo en presa de aves limícolas, sino de otras aves comunes como el zanate *Quiscalus mexicanus* (Koga *et al.* 1998; 2001). Estos investigadores vieron que la presencia de depredadores, incide principalmente en la cantidad de machos realizando despliegue, y en las parejas apareándose. Durante la Luna Nueva que hubo más exposición, y por ende una mayor probabilidad de ocurrencia de depredadores, lo único que se observó fue un mayor número de hembras huyendo, de las cuales la mayoría eran de *U. inaequalis*. Para los depredadores, sería más fácil seguir la huella de los cangrejos machos, debido a su comportamiento de despliegue y a sus colores más claros; por lo tanto se esperaría que los machos fueran más cautelosos o que huyeran más rápido que las hembras (Koga *et al.* 2001). Aunque la presencia de depredadores no fue tomada en cuenta en este trabajo, puede ser un factor que esté influyendo en la abundancia y el comportamiento de los cangrejos en Golfito. Dentro de las aves limícolas más comunes de la región y frecuentemente observadas, están incluidas *Actitis macularia* y *Numenius phaeopus* (obs.pers.).

A modo de conclusión, se rescata la influencia de las mareas, especialmente la de Luna Nueva, en la abundancia total de cangrejos; sí como un sustrato óptimo como es el lodo. Diferencias también se dieron entre especies, siendo más abundante *U. inaequalis*, pese a que Crane (1975) plantea que *U. beebei*, es la especie más abundante y común dentro de la región centroamericana. Los comportamientos de despliegue (cortejo y amenaza), fueron más comunes durante las mareas de Luna Nueva y Llena, por una posible sincronización con la receptividad reproductiva de las hembras. El estudio de cangrejos violinistas siempre es capaz de formar nuevas preguntas, especialmente en el ámbito de relojes biológicos, pero también en su papel ecológico como bioturbadores y fuente de alimento para otros grupos animales; en especial en especies poco estudiadas como es el caso de *U. inaequalis*.

### **Agradecimientos**

Quisiera dar mi más profundo agradecimiento a los coordinadores, por permitir involucrarme en un tan productivo y provechoso curso. Así mismo agradecer inmensamente la ayuda prestada por Jeffrey Sibaja Cordero, tanto en el diseño experimental, como en el análisis estadístico; a Rita Vargas en la identificación de los especímenes; y por supuesto a Karina, que me facilitó los binoculares para llevar a cabo este proyecto.

### **Bibliografía**

- Christy, J.H. 1982. Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (Genus *Uca*): test of an hypothesis. *Biol.Bull.* 163: 251-263.
- Christy, J.H. 1987a. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bull. Mar. Sci.* 41: 177-191.

- Christy, J.H. 1987b. Female choice and the breeding behavior of the fiddler crab *Uca beebei*. J. Crustac. Biol. 7: 624-635.
- Christy, J.H. 2003. Reproductive timing and larval dispersal of intertidal crabs: the predator avoidance hypothesis. Rev. Chil. Hist. Nat. 76: 177-185.
- Christy, J.H. y M. Salmon. 1984. Ecology and evolution of mating system of fiddler crabs (Genus *Uca*). Biol. Rev. 59: 483-509.
- Crane, J. 1975. Fiddler Crabs of the World. Princeton University Press, New Jersey. 736 p.
- Crawley, M.J. 2007. The R book. John Wiley & Sons, Ltd, England. 949 p.
- DeRivera, C.E., Backwell, P.R., Christy, J.H. y S.L. Vehrencamp. 2003. Density affects female and male mate searching in the fiddler crab, *Uca beebei*. Behav. Ecol. Sociobiol. 53: 72-83.
- Google Inc. 2009. Google Earth (Version 5.1.3533.1731) [Software]. Google Earth (versión 5.1.3533.1731) [Software]. Disponible en <http://google-earth.softonic.com/>.
- Guzmán, A.G. 2005. Preferencias del sustrato por el cangrejo *Uca argillicola* (Decapoda: Ocypodidae) en una zona intermareal. pp: 191-195. In: F. Bolaños & R.A. Cordero (eds.). Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Golfito.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y P.D. Ryan, 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontol. Electron. 4: 1-9.
- IMN. 2009. Tabla de mareas, Rincón de Osa 2010. Disponible en: [http://www.imn.ac.cr/IMN/MainAdmin.aspx?\\_\\_EVENTTARGET=PrediccionesMareas&REGION=PUNTARENAS&ANHO=2010&ALTURA=METROS](http://www.imn.ac.cr/IMN/MainAdmin.aspx?__EVENTTARGET=PrediccionesMareas&REGION=PUNTARENAS&ANHO=2010&ALTURA=METROS), consultado el 2 de enero, 2010.
- Kim, T.W., K.W. Kim, R.B. Srygley y J.C. Choe. 2004. Semilunar courtship rhythm of the fiddler crab *Uca lactea* in a habitat with great tidal variation. J. Ethol. 22: 63-68.
- Koch, V., M. Wolff y K. Diele. 2005. Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from North Brazilian mangrove ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 291: 177-188.
- Koga, T., P.R. Backwell, M.D. Jennions y J.H. Christy. 1998. Elevated predation risk changes mating behavior and courtship in a fiddler crab. Proc. R. Soc. Lond. 265: 1385-1390.
- Koga, T., P.R. Backwell, J.H. Christy, M. Murai y E. Kasuya. 2001. Male-biased predation of a fiddler crab. Anim. Behav. 62: 201-207.
- Lizano, O.G. 2006. Algunas características de las mareas en la Costa Pacífica y Caribe de Centroamérica. Ciencia y Tecnología. 24: 51-64.
- Lobo, J. y F. Bolaños. 2005. Introducción. P. 11-17. En: J. Lobo y F. Bolaños (eds.). Historia Natural de Golfito. Editoria INBio. Santo Domingo de Heredia.
- Montero, A. 2005. Distribución del cangrejo violinista *Uca limicola* (Decapoda: Ocypodidae) en una playa lodosa. pp: 155-160. In: F. Bolaños & J. Lobo (eds.). Biología de Campo. Universidad de Costa Rica. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Golfito.
- Morgan, E. 1999. The moon and life on earth. Earth, Moon and Planets. 85-86: 279-290.
- Naylor, E. 1996. Crab clockwork: the case for interactive circatidal and circadian oscillator controlling rhythmic locomotor activity of *Carcinus maenas*. Chronobiol. Internat. 13: 153-161.
- Naylor, E. 2001. Marine animal behavior in relation to lunar phase. Earth, Moon and Planets. 85-86: 291-302.

- Palmer, J.D. 1997. Dueling hypotheses: circatidal versus circalunidian battle basics. *Chronobiol. Internat.* 14: 337-346.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rosenberg, M.S. 2001. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *J. Crustac. Biol.* 21: 839-869.
- Quinn, G.P. y M.J. Keough. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press. New York. 557 p.
- Skov, M.W. y 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). *Hydrobiologia.* 449: 201-212.
- Wood, S.N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J. Amer. Statist. Ass.* 99:673-686.
- Zeil, J., J.M. Hemmi & P.R. Backwell. 2006. Fiddler crabs. *Curr. Biol.* 16: 40-41.
- Zucker, N. 1978. Monthly reproductive cycles in three sympatric hood-buildin tropical fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biol. Bull.* 155: 410-424.

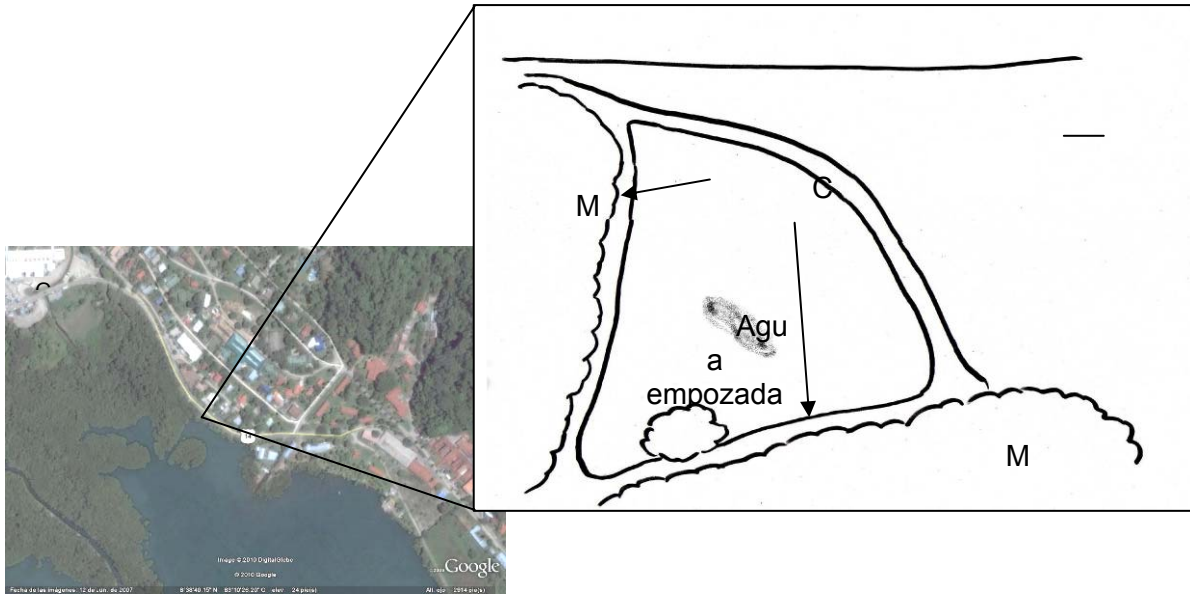


Fig. 1. Mapa del sitio de estudio, Manglar del Depósito, Golfito, Puntarenas. DG: Depósito de Golfito (Google Inc. 2009).

Cuadro 1. Hora de la bajamar, hora de inicio y final de las observaciones según el día y la fase lunar, en la playa lodosa de Golfito, Puntarenas. Horas de la bajamar para Rincón de Osa ( $8^{\circ} 42' 20''$  N,  $83^{\circ} 31' 30''$  O); referidas al cero de la regla y con la amplitud presentada en metros (IMN 2010).

Fase Lunar	Fecha	Día	Marea baja	Hora inicio	Hora final	Amplitud
Nueva	15-ene	1	08:49 a.m.	08:20 a.m.	11:07 a.m.	0.38
	16-ene	2	09:26 a.m.	08:50 a.m.	11:33 a.m.	0.37
	17-ene	3	10:00 a.m.	09:15 a.m.	12:02 p.m.	0.37
	18-ene	4	10:32 a.m.	09:45 a.m.	12:48 p.m.	0.38
Cuarto Creciente	22-ene	1	12:52 p.m.	11:48 a.m.	02:50 p.m.	0.56
	23-ene	2	13:39 p.m.	12:14 p.m.	03:06 p.m.	0.64
	24-ene	3	14:35 p.m.	01:41 p.m.	04:31 p.m.	0.72
	25-ene	4	15:42 p.m.	01:57 p.m.	03:36 p.m.	0.76
Llena	29-ene	1	07:41 a.m.	06:47 a.m.	09:34 a.m.	0.22
	30-ene	2	08:30 a.m.	07:29 a.m.	10:19 a.m.	0.09
	31-ene	3	09:16 a.m.	08:09 a.m.	11:03 a.m.	-0.01
	01-feb	4	10:00 a.m.	09:23 a.m.	12:12 p.m.	-0.06

Cuadro 2. Resultados del Modelo Aditivo Generalizado, para los factores de tiempo relativo, la fase lunar, la especie y el sustrato, para la densidad total relativa, de machos y de hembras de cangrejos del género *Uca*, en Golfito, Puntarenas. \*  $p < 0.05$

Fuente de variación	g.l.	F	p.	GCV	Desviación explicada
Densidad total				0.058	28.5%
Fase Lunar	2	5.28	0.006*		
Especie	1	4.79	0.030*		
Sustrato	2	8.08	<0.001*		
Luna: Especie	2	3.04	0.050		
Tiempo	1.8	1.94	0.150		
Densidad de machos				0.040	26.4%
Luna	2	7.60	<0.001*		
Especie	1	0.667	0.415		
Sustrato	2	9.02	<0.001*		
Luna: Especie	2	3.36	0.037*		
Tiempo	1.93	2.11	0.116		
Densidad de hembras				0.031	15.4%
Luna	2	1.06	0.350		
Especie	1	6.35	0.013		
Sustrato	2	2.71	0.070		
Luna: Especie	2	1.20	0.303		
Tiempo	1	1.46	0.229		

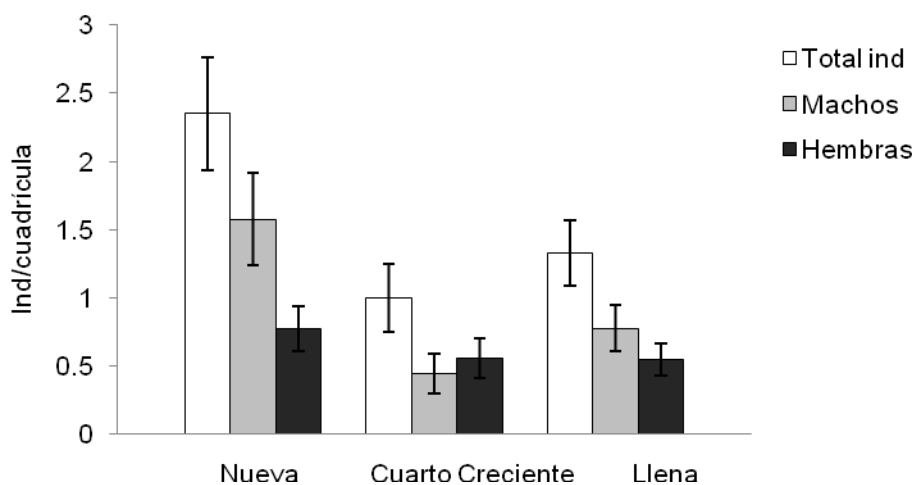


Fig. 2. Promedio y error estándar de individuos por cuadrícula totales, machos y hembras de cangrejos *Uca*, en tres diferentes fases lunares, enero 2010, Golfito.



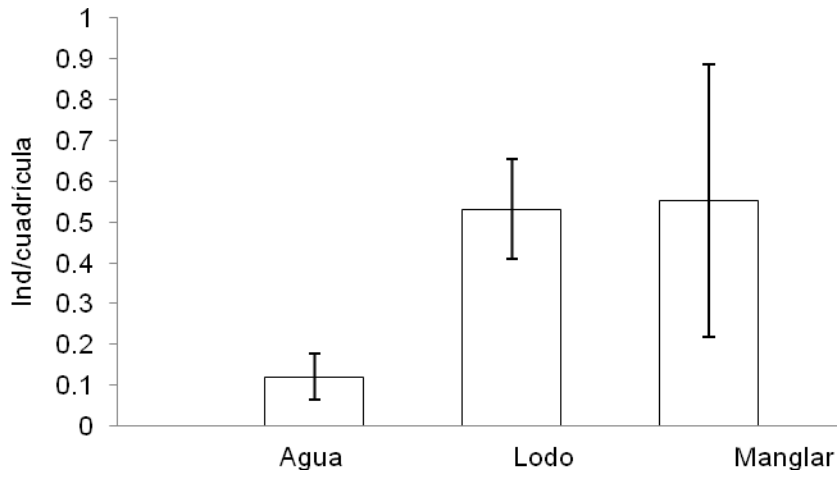


Fig. 3. Promedio y error estándar de individuos por cuadrícula de cangrejos del género *Uca* según el tipo de sustrato, enero de 2010, Golfito.

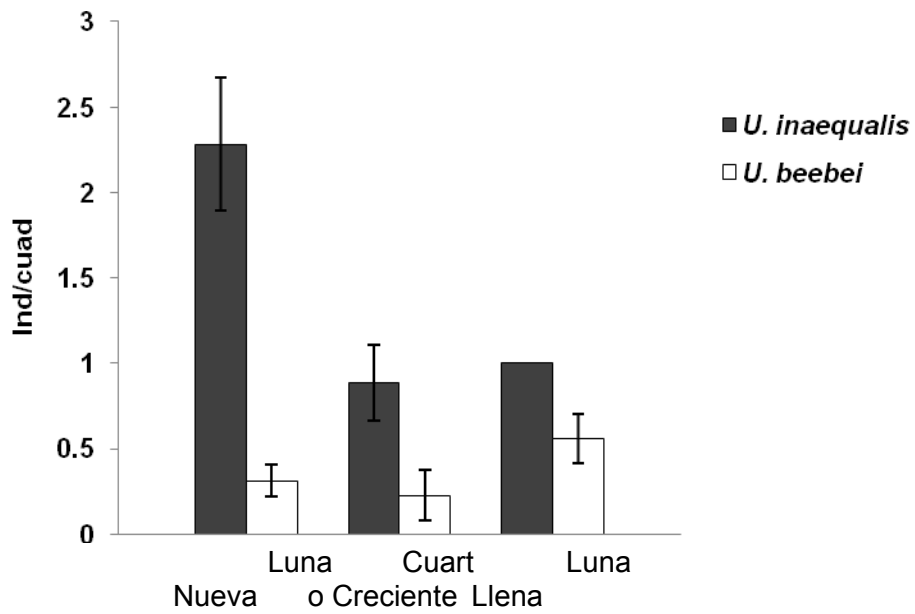


Fig. 4. Promedio y error estándar de individuos por cuadrícula de *U. inaequalis* y *U. beebei* para cada uno de los tipos de marea la fase lunar.

Cuadro 3. Resultado de la V de Cramer del efecto del tipo de marea según la fase lunar sobre la abundancia de los cangrejos *Uca inaequalis* y *Uca beebei*, el tipo de sustrato y en los comportamientos de ambas especies.

Relación	V de Cramer	p
Luna: Especie	0.23	0.36
Luna: Sustrato	0.15	0.80
Sustrato: Especie	0.14	0.18
Luna: Comportamiento de ambas especies	0.24	0.04
Luna: Comportamiento <i>U. inaequalis</i>	0.23	0.17
Luna: Comportamiento <i>U. beebei</i>	0.51	0.58

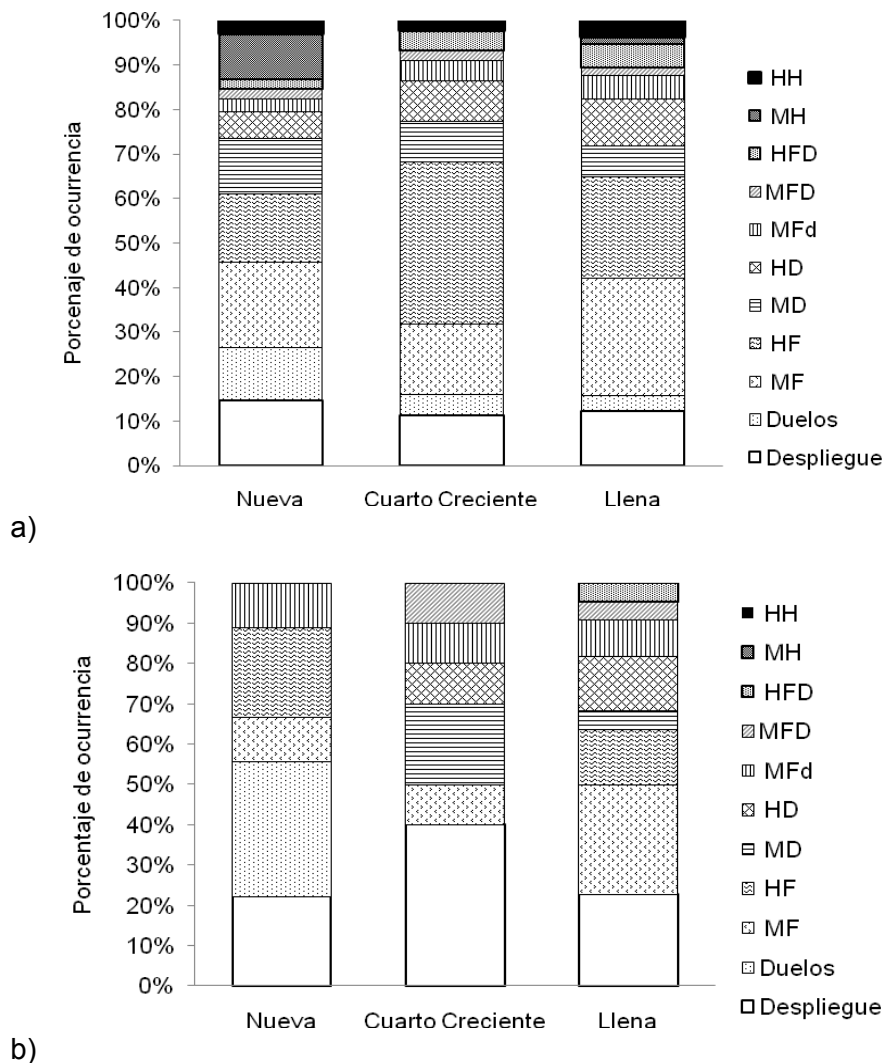


Fig. 5. Porcentaje de ocurrencia de comportamientos en a) *U. inaequalis* y en b) *U. beebei* durante tres fases lunares. HH: hembras huyendo; MH: machos huyendo; HFD: hembras forrajeando y desplazándose; MFD: machos forrajeando y desplazándose; MFd: machos forrajeando y realizando despliegue; HD: hembras desplazándose; MD: machos desplazándose; HF: hembras forrajeando; MF: machos forrajeando.

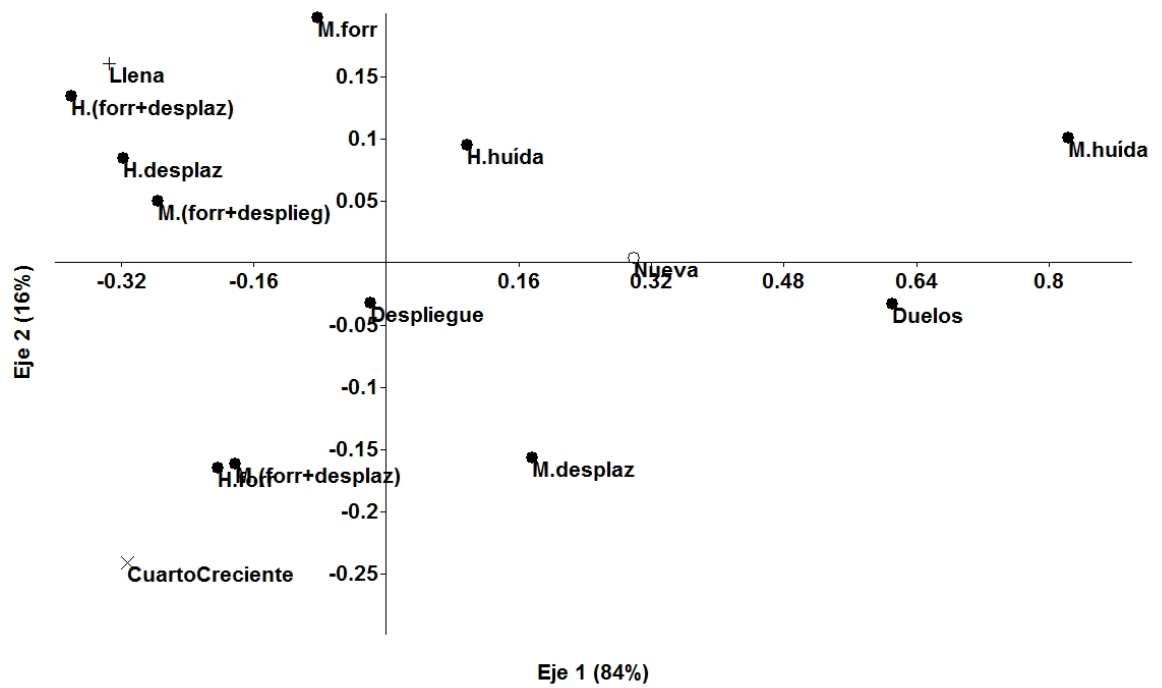


Fig. 6. Análisis de correspondencia de los comportamientos de *U. inaequalis* y *U. beebei* durante tres tipos de marea según fase lunar: Nueva, Cuarto Creciente y Llena. H.forr: hembras forrajeando; M.forr: machos forrajeando; H.desplaz: hembras desplazándose; M.desplaz: machos desplazándose; H.(forr+desplaz) y M.(forr+desplaz): se refiere a las hembras y machos en comportamiento tanto de forrajeo como de desplazamiento.

## Influencia del envenenamiento químico en la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, en La Quebrada Corozal, Golfito

Marianela Masís

El constante deterioro del recurso hídrico, requiere generar información que permita interpretar el grado de alteración de los ecosistemas. En este sentido, los macroinvertebrados acuáticos permiten evaluar la calidad biológica de los ríos. Se analizaron los efectos de la contaminación química de un río sobre la comunidad de macroinvertebrados. Comparando la abundancia de individuos, la riqueza y los índices BMWP-CR de diferentes sitios, a lo largo del cauce y a nivel temporal (a los ocho días y a las dos semanas después de la contaminación). Se encontró una afectación gradual a lo largo del río, con menor abundancia y riqueza cerca del foco de contaminación y con baja calidad de agua según el índice BMWP-CR. A través del tiempo se observó una recuperación parcial del ambiente, mayor abundancia y riqueza en comparación al muestreo anterior y una mejora de la calidad del agua. Aunque se mantuvo la tendencia de valores menores en abundancia y riqueza en los sitios más cercanos a la fuente de contaminación. Se requiere de biomonitoreos continuos, incluir características fisicoquímicas y estudios de toxicología en el análisis que nos permitan comprender mejor la dinámica del río y los efectos de las perturbaciones químicas.

**Palabras clave:** contaminación, diversidad, bioindicadores, recuperación.

Los macroinvertebrados acuáticos son componentes importantes de los ecosistemas terrestres y de agua dulce, donde cumplen una variedad de funciones en los procesos ecológicos (Malmqvist 2002). Las comunidades bióticas permiten evaluar la calidad biológica de los ríos (Norris y Georges 1993; Alba-Tercedor 1996). Por esta razón son ampliamente usados en el biomonitoreo del impacto humano (Bonada *et al.* 2006). Así los ríos considerados de buena calidad ambiental y fisicoquímica presentan una composición faunística particular muy diversa y abundante, a diferencia de aquellos ríos que están sometidos a perturbaciones antrópicas (Fore *et al.* 1996).

En particular, la diversidad de familias de macroinvertebrados se puede emplear para calcular índices de calidad de agua, como el BMWP'-CR (modificado para Costa Rica), asignando puntuaciones a cada familia según el grado de sensibilidad a la contaminación (Toro *et al.* 2003). La distribución de invertebrados en hábitats ribereños es afectada por la contaminación, pero también intervienen otros factores como los fisicoquímicos (Williams y Feltmate 1992).

Los efectos de perturbaciones químicas en los ríos a nivel espacial y temporal son de gran importancia (Malmqvist 2002). Por ejemplo, estudios realizados con metoxicloro (insecticida), muestran un importante efecto de deriva que se perciben a hasta los 400 Km de distancia desde la fuente de contaminación y la recolonización observada fue mínima tras pasar 4 semanas desde la exposición directa (Williams y Feltmate 1992).

Actualmente, el constante deterioro del recurso hídrico, requiere generar información que permita interpretar el grado de alteración de los ecosistemas. La principal causa de este deterioro se debe a factores antropogénicos (Jiménez *et al.* 1997); como el vertido de químicos en los ríos por la industria, la pesca ilícita o de forma indirecta por pesticidas aplicados a cultivos cercanos. Esta contaminación genera variaciones drásticas en las condiciones fisicoquímicas y en el funcionamiento del ecosistema (Ramírez y Roldán 1989).

Este trabajo tiene como objetivo describir los efectos del envenenamiento químico sobre las comunidades de insectos acuáticos en la quebrada La Corozal, a lo largo del cauce y a través del tiempo.

## Materiales y métodos

El estudio se realizó en La Quebrada Corozal, Golfito, Puntarenas. Para determinar el efecto del envenenamiento del río en la composición de macroinvertebrados se realizaron 2 muestreos. El primero el 17 de enero del 2010 (8 días después a la detección del envenenamiento químico del río) y segundo el 31 de enero del 2010. Se muestrearon 6 sitios a lo largo del río, espaciados 50 metros entre sí. En cada sitio se realizaron 3 réplicas. Para cada réplica se utilizó la red D durante 5 minutos. Las muestras fueron empacadas y se conservaron en alcohol al 90%.

Posteriormente se identificaron en el Laboratorio de Entomología de la Universidad de Costa Rica, utilizando distintas claves taxonómicas, hasta el nivel de familia. Para determinar la calidad del agua en cada sitio se usó el índice BMWP- CR, el cual se calculó sumando las puntuaciones asignadas a los distintos taxones encontrados en las muestras de macro invertebrados. El puntaje se asigna una sola vez por familia, independientemente de la cantidad de individuos o géneros encontrados y este puntaje corresponde a un tipo de calidad de agua definido por el índice (Cuadro 1).

Para comparar la diversidad entre los sitios se utilizó el índice de Shannon y el índice de Dominancia, que se calcularon con el programa Past 1.96. Para determinar diferencias entre los sitios se hizo una prueba de Andeva de una vía con el programa SPSS 17.0. Se realizó una Prueba de Chi- cuadrado para determinar diferencias de los diferentes taxones encontrados entre muestreos y comparar entre taxones la capacidad de recuperación.

## Resultados

En total se recolectaron 2849 individuos en el estudio. Distribuidos en dos clases, Insecta y Malacostraca. Dentro de las cuales se encontraron 12 órdenes y 48 familias. El orden más diverso fue Trichoptera con 11 familias (Fig. 1). Las familias más abundantes considerando los dos muestreos fueron Chironomidae (1399), Leptoceridae (392), Elmidae (212), Leptohiphiidae (128) y Psephenidae (118) (Cuadro 2).

La abundancia y la diversidad aumentan conforme los sitios se alejan del foco de contaminación y alcanzan mayores valores en el segundo periodo. Se encontraron diferencias significativas entre los sitios en la abundancia de individuos ( $F_{3,735/11}$ ,  $p=0.03$ ), la riqueza de especies ( $F_{4,158/11}$ ,  $p=0,002$ ) y la heterogeneidad según en el índice de Shannon ( $F_{2,494/11}$ ,  $p=0.030$ ). Con respecto al índice de dominancia no se encontraron diferencias significativas entre los sitios ( $F_{1,414/11}$ ,  $p=0.230$ ). Los sitios con valores más altos en abundancia y riqueza de especies fueron en el primer muestreo, el sitio 6 (436 individuos y 24 familias) y en el segundo muestreo, el sitio 5 (520 individuos y 25 familias) (Figs. 2, 3y 4).

Se encontraron diferencias entre muestreos para cada uno de los taxones más abundantes (Cuadro 2) (Fig. 5). Además se observaron diferencias entre los taxones de aquellos grupos con una abundancia mayor a los 30 individuos ( $X=37,74$ ,  $gl=4$ ,  $p=$  ), lo que sugiere que algunos grupos son capaces de recuperarse más rápido que otros antes perturbaciones química (Fig.6).

Los índices BMWP- CR mostraron que en el primer muestreo en el sitio 1 la calidad del agua era mala con indicios de contaminación, conforme se avanza río abajo hasta el sitio 6 la calidad de agua mejora gradualmente. En el segundo muestreo, mejora aun más la calidad del agua comenzando en el sitio 1 con aguas de calidad regular,

eutrofia y contaminación moderada, hasta alcanzar aguas de excelente calidad en los sitios 5 y 6 (Cuadro 3).

## Discusión

Los órdenes Trichoptera, Díptera y Coleóptera además de ser los más diversos presentaron gran abundancia de individuos. Sus amplios rangos de distribución en los hábitats acuáticos (William y Feltmate 1992; Fernández 1999), las adaptaciones fisiológicas a distintas condiciones ambientales, en especial en el caso de los dípteros que les permite habitar en aguas contaminadas (Fernández 1999). Además de ser grupos con una gran diversidad en los grupos tróficos, en especial para los trichopteros (William y Feltmate 1992) les permite estar presente en diversos ambientes.

A nivel de familia, la familia Chironomidae (Diptera) fue la más abundante en general. Los quironómidos dominan la mayoría de los hábitats acuáticos, tanto lóticos y/o lénticos (Merritt y Cummins 1996). Son capaces de sobrevivir en un gradiente casi completo de temperatura, pH, salinidad, concentración de oxígeno, velocidad de corriente, profundidad, productividad, latitud, altitud y otros factores (Ospina 1995 en Fernández 1999). Por esto se han convertido en uno de los organismos más utilizados en el estudio de contaminación (Zúñiga *et al.* 1993 en Fernández 2002) y se le asocia generalmente con aguas contaminadas (Marques *et al.* 1999 en Fernández 2002; Stein 2003), lo que explica su gran abundancia en el primer muestreo y la presencia aún en los sitios más cercanos a la fuente de contaminación.

La segunda familia más abundante fue Leptoceridae (Trichoptera). Los tricópteros también son ampliamente reconocidos por su sensibilidad a la mayoría de tipos de contaminación, y el número de individuos de estos órdenes van a disminuir con el deterioro de la calidad de agua (Roldán 1996). Son buenos indicadores de aguas oligotróficas (De la Lanza *et al.* 2000). Son comúnmente encontrados en porcentajes altos en zonas con mejores condiciones ecológicas (Posada *et al.* 2000 en Fernández 2002), lo que explica el aumento en la abundancia de esta familia en el segundo muestreo, cuando la calidad de agua mejoró y en los sitios más alejados de los focos de contaminación.

Las diferencias significativas encontradas entre los sitios a largo del río tanto para la abundancia de individuos y riqueza, refleja no solo el efecto de deriva que se da debido a la contaminación, sino la distribución diferencial de insectos acuáticos que puede existir naturalmente en diferentes secciones a lo largo de un río. Ya sea a pequeña escala, según se tome en cuenta la ubicación, hay diferencias entre los lados de la orilla del río, causadas por cambios en la corriente, contenido de oxígeno, cantidad de materia orgánica, composición del sustrato, vegetación en la orilla (Williams y Feltmate 1992, Naiman y Décamps 1997) y debido a los ciclos de vida (Aráuz *et al.* 2000). La riqueza taxonómica en particular, decrece con la disminución en la calidad del agua (Fernández 2002), pero no eliminan por completo la presencia de macroinvertebrados, razón por la cual en el sitio uno (el más cercano a la fuente de contaminación), se observaron menos taxones e individuos.

Debido a la ausencia de una línea base del río, no se puede determinar con precisión en que medida la distribución encontrada obedece a las características naturales del lugar o a la influencia que tiene la contaminación con insecticidas, como presumen las autoridades que atendieron la denuncia del envenenamiento, a causa de prácticas ilícitas de pesca en la zona. Aunque si existe un efecto por la perturbación química ya que se observaron diferencias a través del tiempo en las abundancias y riquezas así como la calidad del agua.

El índice biológico BMWP adaptado para Costa Rica es una herramienta importante pues nos muestra un método sencillo y rápido de análisis, que resulta efectivo para conocer el estado de los ríos según la presencia de insectos acuáticos. Este índice mostró que hay un gradiente de afectación a lo largo del río, observándose valores menores cerca del foco de contaminación, que indican perturbación y baja calidad del agua. Conforme se alejan de este punto la calidad de agua mejora.

Además se observó una recuperación de la calidad del agua entre los dos muestreos, alcanzando calidad de agua excelente en los puntos más alejados. Estos puntos además de ser los más lejanos, se ubicaban después de la unión del río con una pequeña quebrada, así que este brazo podría tener una influencia en la recolonización o efectos sobre la dilución del químico por aumento en el caudal. Pero se requerirá de un mayor análisis para definir la influencia de este brazo sobre el río, debido a que las variables fisicoquímicas y biológicas de este brazo no fueron consideradas en el presente estudio.

Finalmente, se recomienda para futuros trabajos realizar mediciones de oxígeno disuelto y otros parámetros físico-químicos en los puntos de muestreo, para caracterizar mejor ecosistema acuático. Así como estudios de toxicidad, para definir mejor el efecto de estos químicos en los organismos. Y resaltar la importancia de contar con una línea base y biomonitorio de los ríos, en especial de quebradas como la Corosal la cual abastece parte de la comunidad de Golfito. Lo que implica no solo la importancia ecológica sino social de dañar este tipo de fuentes hídricas.

### **Agradecimientos**

A Eduardo Chacón y Mónica Springer por su ayuda en el trabajo. A Pablo Gutiérrez, Bernal Pacheco, Arturo Angulo y Adriana Rebolledo por ayudarme en la identificación y separación del material.

### **Bibliografía**

- Alba-Tercedor, J. 1996. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas de los ríos, IV s Simposio del agua en Andalucía (SIAGA) Almería. 2. 203-213.
- Aráuz, B., R. Amores & E. Medianero. 2000. Diversidad y distribución de insectos acuáticos a lo largo del cauce del río Chico (Provincia de Chiriquí, República de Panamá). *Scientia (Panamá)* 15 (1): 27-45.
- Bonada. N., N. Prat, V. H. Resh, y B. Statzner. 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: A Comparative Analysis of Recent Approaches. *Annual. Review of Entomology.* 51:495–523
- De la Lanza, G., S. Hernández y J.L. Carvajal. 2000. Organismos indicadores de la calidad de agua y de la contaminación (bioindicadores).
- Fernández, L. 1999. Entomofauna acuática en tres lagunas de oxidación, San Joaquín de Flores, Heredia. Informe de Investigación, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. 11p.
- Fernández, L. 2002. Uso de los insectos acuáticos como bioindicadores de la calidad de agua de ríos utilizados por beneficios de café, en la provincia de Alajuela, Costa Rica. Proyecto de tesis para optar el grado de licenciado en biología con énfasis en recursos acuáticos, UCR. 69p.
- Fore L. S., Karr J. R. & R. W. Wisseman. 1996. Assessing invertebrate responses to human activities: evaluating alternative approaches. *Journal of North America Benthological Society.* 15:212-231.

- Guglielmone, A. S.E. Kunz, M. Volpogni, O. Anziani y S. Flores. 1998. Diagnóstico de poblaciones de la *Haematobia irritans* (Díptera: Muscidae) resistentes a la cipermetrina en Santa Fe, Argentina. *Revista de Medicina Veterinaria*. 79(5):353-356.
- Jiménez, G., H. Pereira, J. Euceda & J. Alvarez. 1997. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de agua en la cuenca del río Puerto Viejo- Sarapiquí, Costa Rica.35-43 en Swisher et al (eds). *Memorias del curso Agroecología*, Organización de Estudios Tropicales, San José, Costa Rica. 27-49.
- Malmqvist. B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology*. 47: 679–694.
- Merritt R. W. & K. W. Cummins. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. 3th Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. USA.
- Naiman, R.J & H. Décamps. 1997. The ecology of interfaces riparian zones. *Ann. Rev. Ecol. Sys*, 28: 621- 658.
- Norris R. H. & A. Georges. 1993. Analysis & interpretation of benthic macroinvertebrate surveys. In D. M. Rosenberg & V. H. Resh (eds). *Freshwater biomonitoring & benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall.
- Roldán G. 1996. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquía. Fondo FEN, Universidad de Antioquia, Colombia, 217p.
- Stein, H. 2003. Comparación de dos métodos para el análisis de la macrofauna bentónica del río San Carlos, Alajuela CR. Informe de investigación, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.
- Toro, J, J. Shuster, J. Kurosawa, E. Araya & M. Contreras. 2003. Diagnostico de la calidad del agua en sistemas loticos utilizando diatomeas y macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores río Maipú (Santiago: Chile). XVI Congreso Chileno de Ingeniería Hidráulica. Santiago, Chile. 11 p.
- Williams, D.D. y B.W. Feltmate. 1992. *Aquatic Insects*. C.A.B International, Wallingford, UK, 358 p.

Cuadro 1. Nivel de calidad del agua según el índice BMWP- CR.

NIVEL DE CALIDAD	BMWP'
<i>Aguas de calidad excelente</i>	>120
<i>Aguas de calidad buena, no contaminadas o no alteradas de manera sensible</i>	101-120
<i>Aguas de calidad regular, eutrófia, contaminación moderada</i>	61-100
<i>Aguas de calidad mala, contaminadas</i>	36-60
<i>Aguas de calidad mala, muy contaminadas</i>	16-35
<i>Aguas de calidad muy mala extremadamente contaminadas</i>	<15



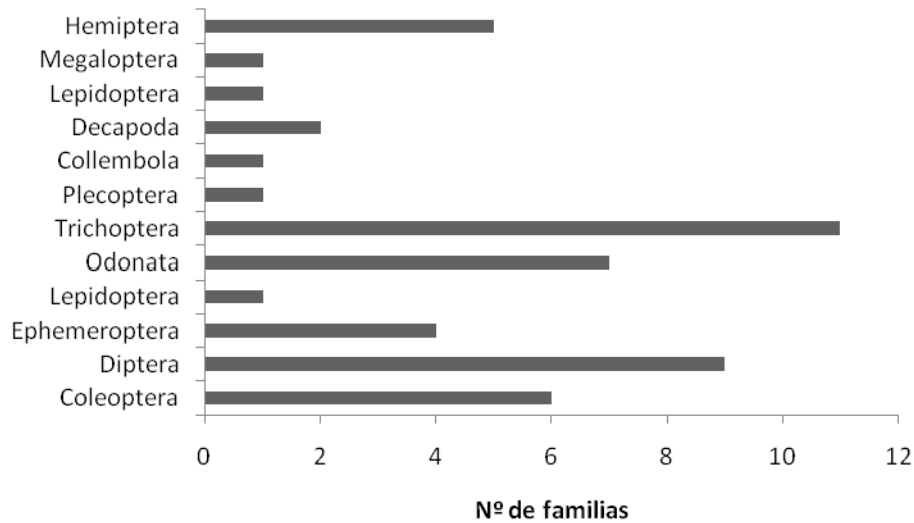


Fig.1 Diversidad de los órdenes encontrados, en los dos muestreos.

Cuadro 1. Abundancia de individuos por familia en cada periodo de muestreo

Orden	Familia	Muestreo 1	Muestreo 2	Total
Coleoptera	Dryopidae	9	2	11
	Elmidae	101	111	212
	Psephenidae	47	71	118
	Ptylodactylidae	6	19	25
	Scirtidae	0	2	2
	Staphylinidae	3	0	3
Collembola	Collembola-Indet.	1	0	1
Decapoda	Atyidae	1	3	4
	Palaemonidae	1	3	4
Diptera	Ceratopogonidae	7	29	36
	Chironomidae	582	817	1399
	Culicidae	11	5	16
	Dolichopodidae	3	0	3
	Empididae	0	14	14
	Psychodidae	10	0	10
	Simuliidae	31	21	52
	Tipulidae	2	7	9
Muscidae	1	1	2	
Ephemeroptera	Baetidae	15	23	38

Orden	Familia	Muestreo 1	Muestreo 2	Total
	Caenidae	0	15	15
	Leptohyphidae	24	104	128
	Leptophlebiidae	9	8	17
Plecoptera	Perlidae	10	3	13
Hemiptera	Gerridae	1	0	1
	Hebridae	3	0	3
	Mesoveliidae	1	0	1
	Naucoridae	2	2	4
	Veliidae	2	3	5
Lepidoptera	Crambidae	1	3	4
Megaloptera	Corydalidae	2	4	6
Odonata	Calopterygidae	3	28	31
	Coenagrionidae	5	33	38
	Lestidae	0	2	2
	Libellulidae	2	38	40
	Megapodagrionidae	1	0	1
	Perilestidae	0	1	1
	Platystictidae	1	7	8
Trichoptera	Calamoceratidae	3	19	22
	Glossomatidae	7	72	79
	Helichopsychidae	0	3	3
	Hydropsychidae	11	13	24
	Hydroptilidae	12	0	12
	Limnephilidae	0	2	2
	Lepidostomatidae	0	1	1
	Leptoceridae	27	365	392
	Philopotamidae	6	27	33
	Polycentropodidae	2	0	2
	Xiphocentronidae	0	2	2

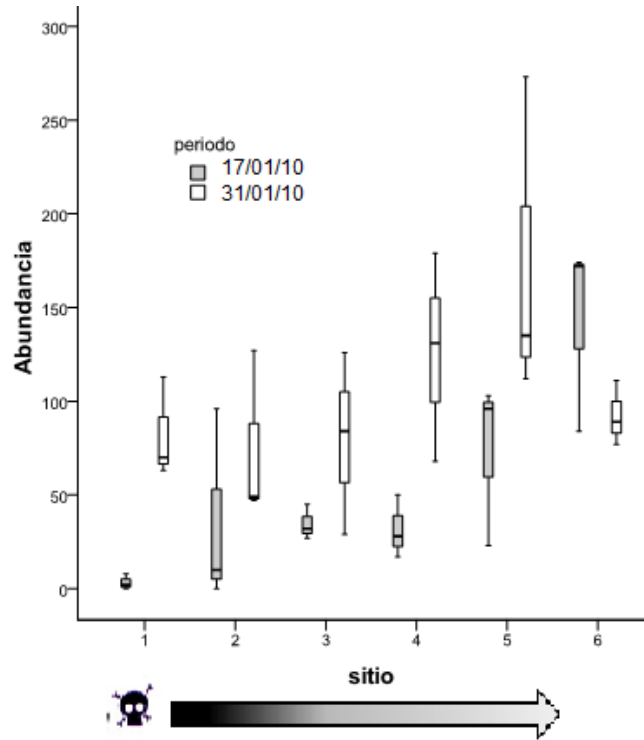


Fig 2. Promedio de abundancia de individuos para cada sitio, en dos periodos de muestreo, en La Quebrada Corozal, Golfito. Las barras de cada punto indican las desviaciones estándar promedio y debajo del gráfico se muestra como se alejan los sitios del foco de envenenamiento.

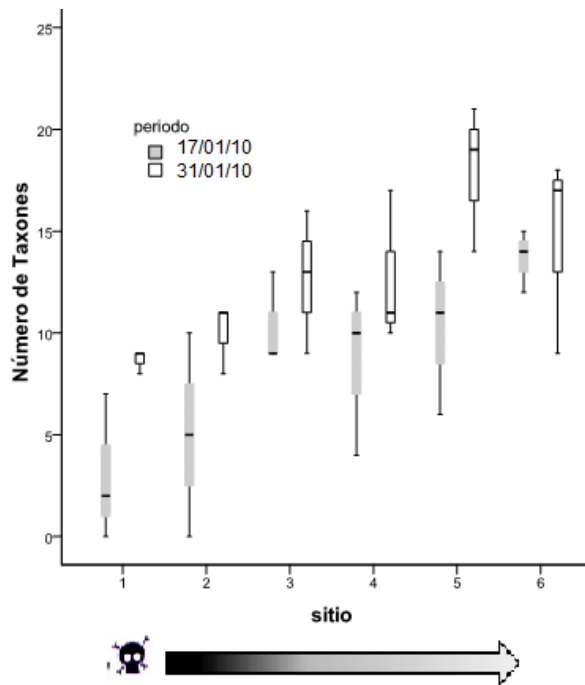


Fig 3. Riqueza de especies, número de taxones por sitio, en dos periodos de muestreo, en La Quebrada Corozal, Golfito. Las barras de cada punto indican las desviaciones estándar

promedio y debajo del gráfico se muestra como se alejan los sitios del foco de envenenamiento.

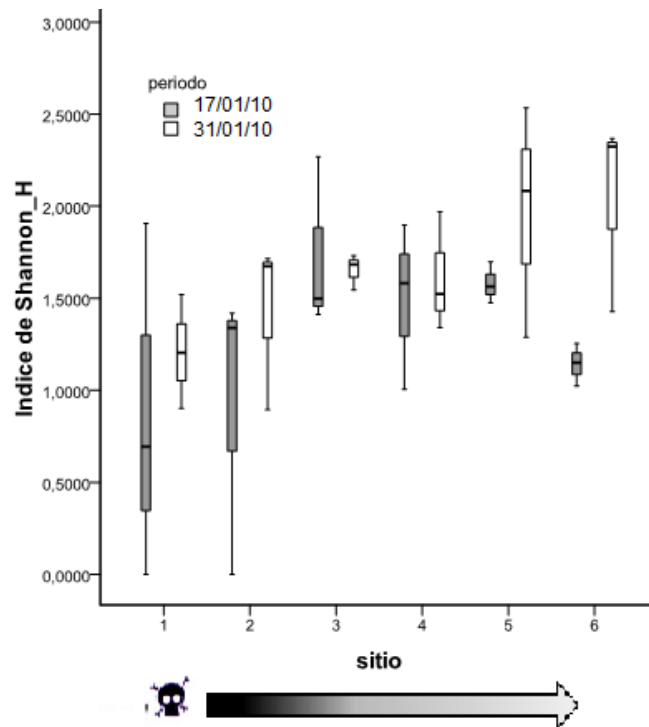


Fig 4. Heterogeneidad de los sitios según el índice de Shannon, en dos periodos de muestreo, en La Quebrada Corozal, Golfito. Las barras de cada punto indican las desviaciones estándar promedio y debajo del gráfico se muestra como se alejan los sitios del foco de envenenamiento.

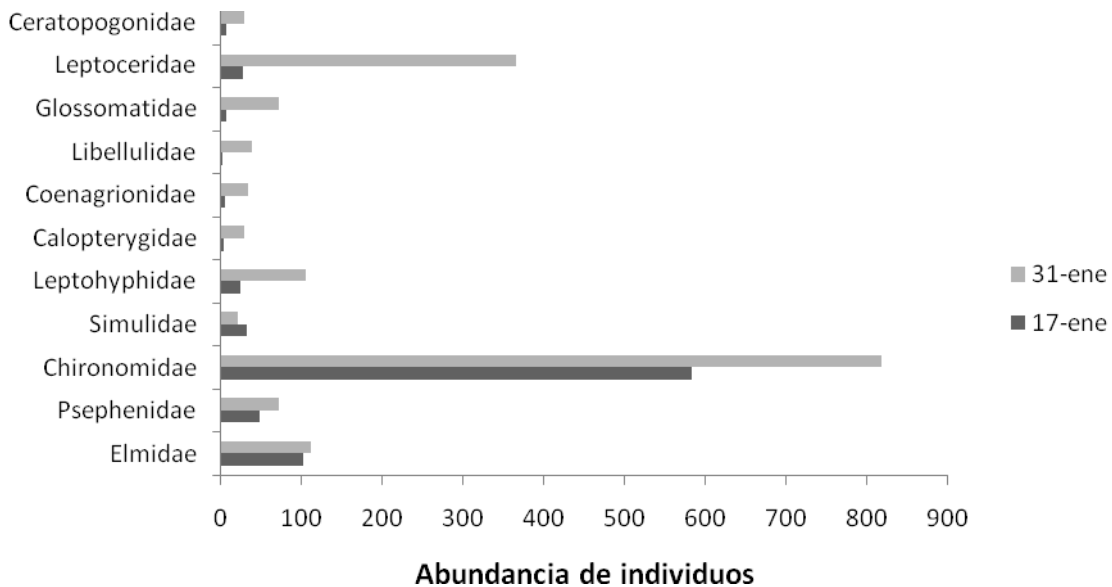


Fig.5. Abundancia de individuos por taxón en cada muestreo.

Cuadro 2. Prueba de Chi-Cuadrado para cada taxón.

Familia	p
Elmidae	0,492207
Psephenidae	0,027148
Chironomidae	3,32E-10
Simulidae	0,165518
Leptohyphidae	1,54E-12
Calopterygidae	7,12E-06
Coenagrionidae	5,57E-06
Libellulidae	1,25E-08
Glossomatidae	2,61E-13
Leptoceridae	2,42E-65
Ceratopogonidae	0,000246

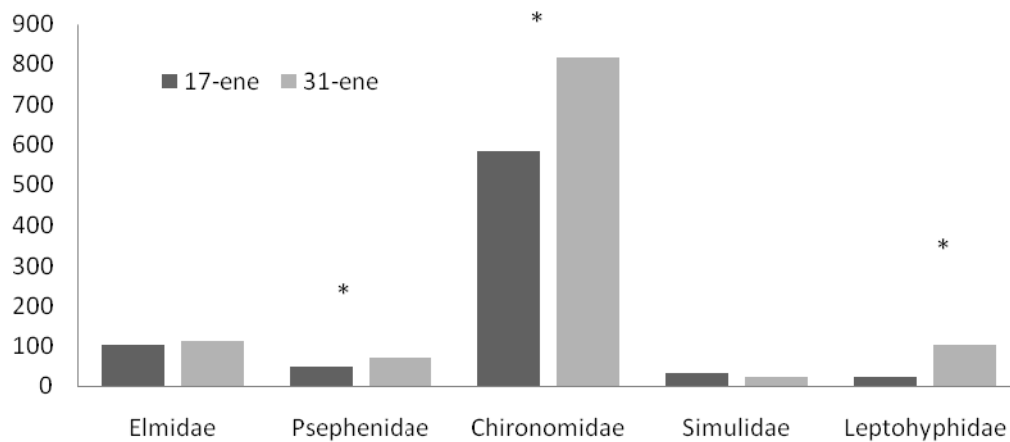


Fig.6. Abundancia de individuos por taxón, por muestreo ( los asteriscos indican diferencias significativas en la prueba de Chi-cuadrado,  $p < 0,05$ ).

Cuadro 3. Clasificación de la calidad de aguas según el índice BMWP- CR por sitio.

Muestreo	Sitios	1	2	3	4	5	6
1	BMWP*Sitio	35	71	87	98	106	118
2	BMWP*Sitio	86	96	107	112	139	130

## **Efecto de la posición del alimento y la actividad de forrajeo en la detección de nuevos recursos por parte de las exploradoras de *Atta colombica* (Attini: Formicidae) en un Bosque Tropical Húmedo de Golfito, Puntarenas**

Genuar Núñez Vega

Se estudió un nido de *Atta colombica* (Attini: Formicidae) en las instalaciones del MINAE, en el Refugio de Vida Silvestre Golfito. Se utilizaron cebos colocados a 50 y 100cm de distancia del camino de forrajeo, así como cerca del nido, en medio del camino y cerca del lugar de forrajeo de la colonia. Se anotó el tiempo que tardó en llegar la primera exploradora, la casta de dicha exploradora y la hora en que se colocó el cebo. Luego la cantidad de hormigas que llegaban al cebo en 60 minutos. Se encontró que la tarea de exploración se da mayoritariamente en las obreras medianas y que están llegando más rápidamente en los cebos a 50cm que en los de 100cm y cerca del área de forrajeo de la colonia. También se encontró que las hormigas reclutan más rápido cuando más cerca del trillo están. La actividad de las hormigas aumenta levemente en horas de la tarde. ).

Palabras claves: Castas, exploradora, actividad de forrajeo, cortadoras de hojas, reclutamiento.

Las hormigas cortadoras de hojas, son insectos del neotrópico conocidas como arrieras o zompopas, que pertenecen a la tribu Attini, de la subfamilia Myrmicinae. Se caracterizan por recolectar hojas que son sustrato del hongo *Leucoagaricus* (Agaricales: Lepiotaceae) del cual se alimentan (Hölldobler y Wilson 1990, Hanson y Gauld 2006). Las hormigas *Atta* spp. son de gran importancia ecológica, ya que son capaces de recolectar entre el 12 y 17% de la producción de hojas en los bosques tropicales, lo que influye en el ciclaje de nutrientes del suelo (Sánchez y Urcuqui 2006). Por otro lado, en la agricultura han resultado ser un problema para los cultivos, acabando con plantaciones forestales, de caña de azúcar, entre otros (Hanson y Gauld 2006, Arguedas 2006).

Le especie *Atta colombica* presenta un polimorfismo continuo en los tamaños de las obreras adultas, aunque se pueden distinguir tres tipos generales de castas: 1) Mínimas, las pequeñas, que desempeñan funciones dentro del nido y fuera de este, sobre los cortes de hojas de las forrajeras; 2) Medianas, que incluyen diferentes tamaños de forrajeras, y las 3) Máximas, que son soldados con músculos mandibulares agrandados encargados de la defensa (Hanson y Gauld 2006). Sin embargo la división de labores entre castas es flexible, e inclusive un soldado puede realizar labores de forrajeo, dependiendo de las exigencias del ambiente (Hart y Ratnieks 2001).

Dentro de las labores que tienen las trabajadoras de *A. colombica* está la de encontrar nuevas fuentes de alimento, y reclutar más trabajadoras al mismo. Una exploradora detecta el recurso y se devuelve con un corte secretando sustancias químicas sobre el camino, que otra trabajadora sigue; esta a su vez hace lo mismo aumentando la señal y por lo tanto el reclutamiento, el cual Hanson y Gauld (2006) llaman "carreras en tándem". Otros autores (Fowler 1978, Riveros y Srygley 2008) mencionan que además utilizan señales físicas para orientarse y ubicar el alimento, tales como referencias lumínicas e inclusive el magnetismo terrestre. Por lo general las hormigas *Atta* spp. prefieren recolectar hojas jóvenes, suaves y libres taninos y demás sustancias tóxicas para ellas y el hongo (Burd 1996).

El presente trabajo tiene por objetivo conocer como la localización espacial de nuevos recursos afectan el tiempo de detección del mismo por parte de la exploradora, así como el patrón de reclutamiento de las forrajeras después de su detección. La localización espacial de las nuevas fuentes de alimentos se medirán en dos dimensiones: la distancia de la nueva fuente al trillo de forrajeo, y la posición de la fuente con respecto al nido (cerca de la entrada, en medio del trillo, cerca de plantas en defoliación por las

hormigas). Las hipótesis que se plantean son: i) la distancia al trillo influye en el tiempo que tarda en descubrir un nuevo recurso y en el reclutamiento posterior de obreras, de modo que entre más cercano al camino, se detecta más rápido y más hormigas son reclutadas en menos tiempo, ii) la posición del alimento con respecto al nido también afecte la detección, es decir que la detección será más rápida y más hormigas son reclutadas en menos tiempo en los puntos más alejados del nido, donde las hormigas están recolectando hojas, iii) la hora del día también afecta el tiempo que toma a la exploradora para detectar el alimento, siendo mayor, según la literatura (Hanson y Gauld 2006, Riveros y Srygley 2008) en horas de la mañana y la noche.. iv) la detección de alimento es realizada por una casta especial de las obreras.

### **Materiales y métodos**

Se estudió un nido de *Atta colombica* ubicado en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, específicamente dentro de las instalaciones del MINAE en el área de El Naranja (8°39'15"N y 83°10'44"O). Esta región se ubica en el bosque tropical húmedo (Holdrige *et al.* 1971). Los datos se obtuvieron durante la estación seca, en el mes de enero del año 2010.

Para estudiar el efecto de la posición del alimento en relación al trillo principal (Objetivo i) y la posición con respecto al nido (Objetivo ii) se colocaron cebos en tres posiciones con respecto al nido (en la entrada, punto medio del trillo y en puntos de forrajeo) y dos posiciones con respecto al trillo (50 cm y 100 cm), para un total de 6 posiciones (Fig. 1). Como algunas combinaciones de distancia al nido y distancia al trillo se observaron durante más tiempo, la cantidad de cebos no fue homogénea en todos los sitios. Cada cebo se colocó en uno de los puntos antes descritos, se anotó a que hora fue puesto y se procedió a observar continuamente hasta que apareciera la primera hormiga sobre este. Luego de la llegada de la primera hormiga se anotó la cantidad de hormigas reclutas de la siguiente forma: cada 5 minutos, hasta llegar a 1 hora, se contó cuantas hormigas estaban llegando al cebo, y luego se sumaron. Esto último con el fin de establecer si también hay un efecto de la posición respecto al nido y la distancia al nido sobre el reclutamiento.

Por último se identificó la casta a la cual pertenecía la primera hormiga en llegar al cebo según el tamaño de la cabeza (Hanson y Gauld 2006) en pequeñas, medianas y máximas. La actividad de exploración se intentó describir utilizando cuadrículas de 50x50cm ubicadas a 0cm, 100cm y 200cm del camino, cada 10m a partir del nido hasta llegar a la fuente de alimento y en las diferentes bifurcaciones. En cada cuadrícula se hicieron observaciones durante 2 minutos de la cantidad de hormigas que se encontraban y de la cantidad de hormigas por casta. De este modo se puede saber cual es la cantidad de hormigas alrededor del trillo que potencialmente podrían ser las exploradoras.

Para realizar el análisis del efecto de la hora del día sobre la detección del alimento (Objetivo iii) se tomó en cuenta la hora del día en que llegó la primera hormiga a los cebos, según tres categorías: mañana (7-12am), tarde (12-5pm) y noche (5-8pm). Se intentó relacionar este parámetro (hora del día) con la actividad general del trillo de forrajeo para reforzar el estudio de la actividad de exploración. La actividad en el trillo se midió según la cantidad de hormigas en dirección al alimento y en dirección al nido durante 1 minuto, en diferentes horas a lo largo del día y en diferentes días.

Los cebos fueron hechos del mismo tipo de hojas que las hormigas estuvieran cortando en el momento de alistarlos para evitar lo que Haward *et al.* (1996) proponen como el efecto del previo encuentro, donde las hormigas aceptan más fácilmente los trozos de alimento con el que han tenido un contacto anterior. Ya que, si bien las

hormigas recolectan hojas de diferentes especies, cuando están forrajeando una planta grande, se centran en esta hasta consumirla. Se recolectó un cierto número de hojas de la planta atacada, para cortar figuras aproximadamente rectangulares de diferentes tamaños, que según trabajos previos (Soley 2003) la forma de la hoja no influye significativamente en la escogencia de las hojas. En el momento de poner los cebos, los recortes de hojas se colocaron en puños de aproximadamente 20x20 cm de área y 5cm de altura.

Los datos se analizaron utilizando análisis de varianza para comparar los factores con más de 2 niveles, así como su posterior prueba de Tukey ( $\alpha=0.05$ ). También se realizaron pruebas de T-student.

## Resultados

Se colocaron un total de 56 cebos, de los cuales 13 no fueron detectados por las hormigas tras 24 horas de haber sido colocados. 16 de los cebos sí fueron detectados, pero no lograron reclutamiento. Finalmente un 48% (31) de los cebos sí logro ser detectado y se observó reclutamiento a ese cebo. Los cebos no detectados y los que no presentaron reclutamiento tenían una proporción similar del tipo de planta usada, Flacourtiaceae, Euphorbiaceae y Rutaceae, que en los cebos que sí fueron detectados y que tuvieron reclutamiento ( $X^2 = 0.19$ ,  $gl=4$ ,  $p>0.05$ ). También tuvieron una proporción similar respecto a la cantidad de cebos colocados durante la mañana, la tarde y la noche ( $X^2 = 0.08$ ,  $gl=4$ ,  $p>0.05$ ). Lo mismo ocurrió para los cebos colocados a 50 y 100cm ( $X^2 = 0.24$ ,  $gl=52$ ,  $p>0.05$ ) y en las diferentes posiciones respecto al nido ( $X^2 = 0.08$ ,  $gl=4$ ,  $p>0.05$ ), de modo que se redujo la probabilidad de que la preferencia por un cebo u otro estuviera influenciada por la cantidad de cebos colocados en cada tratamiento, o por la composición de cada cebo.

En general las hormigas tardaron en promedio 14.8 ( $\pm 12.5$ ) minutos en encontrar los cebos, y en ninguno de los casos tardaron más de 30 minutos. Se encontró que la distancia a la que se encuentra el cebo afecta el tiempo que tardan las exploradoras en encontrarlo (Fig.2; T-student=-1.76,  $gl=19$ ,  $p=0.04$ ); aunque la diferencia no fue tan marcada. También que la posición de los cebos con respecto al nido afecta el tiempo de detección ( $F=9.15$ ,  $gl=2$ ,  $24$ ,  $p=0.001$ ), en la Fig.3 se muestra una tendencia a que el tiempo de detección promedio sea mayor en la mitad del trillo, más que cerca del nido (Tukey=2.49,  $p=0.04$ ) y que cerca del punto de forrajeo (Tukey=2.49,  $p<0.0001$ ); se observa además que en promedio los cebos eran detectados más rápido cerca de los punto de forrajeo (Tukey=2.49,  $p<0.30$ ). Por otro lado, la hora del día mostró no estar afectando el tiempo que tardan las hormigas en detectar los cebos ( $F=2.35$ ,  $gl=2$ ,  $24$ ,  $p=0.12$ ), aunque en la tarde tardaron, en promedio, menos que en la noche y que en la mañana (Fig.4).

La casta que tuvo mayor presencia en los cebos fue la casta más pequeña de obreras medianas (21 cebos), por sobre las mínimas (2 cebos). La casta de soldados no estuvo presente en ninguno de los cebos. También la casta de medianas fue la que tuvo mayor cantidad de cebos con reclutamiento efectivo (16 cebos con reclutamiento), aunque no fueron las únicas que pudieron reclutar hormigas, las mínimas pudieron reclutar en uno de los 2 cebos; un tipo de medianas, con tamaño intermedio entre soldados (cabeza=4mm) y obreras medianas (cabeza=2mm), logró reclutar 4 de los 5 cebos que detectó. Las mínimas presentaron un tamaño de cabeza aproximadamente de 1.5mm.

Con respecto a los datos de reclutamiento se obtuvo que la cantidad de hormigas reclutadas a los 60 minutos fue similar en los cebos colocados cerca del nido así como en los cebos cercanos a la zona de forrajeo (Fig.5. T-student=1.29,  $gl=13$ ,  $p=0.22$ ). La hora



del día tampoco tuvo un efecto en la actividad de reclutamiento ( $F=0.87$ ,  $gl=2.15$ ,  $p=0.44$ ). Sin embargo, más hormigas fueron reclutadas durante 60 minutos en los cebos colocados a 50cm del trillo principal, tanto cerca del nido como cerca de la zona de forrajeo (Fig.5.  $T$ -student=3.17,  $gl=13$ ,  $p=0.007$ ). Hay que mencionar que en la mitad del trillo sólo se obtuvo una observación de reclutamiento a 50cm y otra a 100cm, de 17 hormigas en 60 minutos y 27 hormigas en 60 minutos respectivamente, las cuales no fueron incluidas en la Fig.5.

La actividad de forrajeo presentó dos picos de actividad a lo largo del día, uno a las 7 de la mañana y el otro a las 4 de la tarde (Fig.6), donde la cantidad de hormigas que se dirigían hacia el alimento fue mayor al de hormigas que regresaban con carga, en ambas horas. Sin embargo se observa que la cantidad de hormigas con cargas de hojas tendió a aumentar gradualmente hasta que en la noche la proporción se invirtió y la colonia comenzó a enviar menos trabajadoras hacia el alimento y más hormigas hacia el nido.

En cuanto a las cuadrículas, se encontraron 49 hormigas fuera del camino, 22 de las 144 cuadrículas presentaron al menos una hormiga (15%). Un 67% (33) del total de hormigas fueron obreras medianas, un 27% (12) mínimas y un 8% (4) obreras intermedias entre soldados y medianas. Por otro lado un 69% (34) de las hormigas se observaron en la noche y un 27% (13) en la mañana, mientras que en la tarde solo se observaron 2 de las 49 hormigas (4%). Por último se observó que la mayor cantidad de hormigas se observó en las cuadrículas que se encontraban a 0cm del camino (80%,  $n=39$ ) dentro de un área de 50x50cm; 14% (7) a 100cm y tan solo un 6% (3) a 200cm.

## Discusión

Las zompopas han sido ampliamente estudiadas desde varios puntos de vista, entre ellos como excelentes agentes de reciclaje de nutrientes o como plagas de cultivos (Della 2003). En este trabajo se trató el tema de la localización del alimento por parte de las exploradoras, aspecto vital del forrajeo, que a excepción del trabajo de Haward *et al.* (1996), ha sido poco estudiado.

Según modelos de forrajeo realizados por Shepherd (1982) el esfuerzo de forrajeo está centrado en el sistema extensivo de camino y la probabilidad de encontrar un recurso decrece con la distancia al camino principal, lo cual en el presente trabajo no se ve muy marcado de 50cm a 100cm. Además, este mismo autor observó que cuando una hormiga trabajadora llega a un cebo que está por acabarse, esta avanza más allá, descartando la presencia de más alimento. Este patrón coincide con el observado en el presente estudio: el alimento es detectado más rápidamente cuando esta cerca de la fuente de alimento y a poca distancia del sitio de alimentación actual. Aunque se puede decir que esto se da en un gradiente y no es tan marcado. Al igual que en el trabajo de Haward *et al.* (1996) las exploradoras no tomaron más de 30 minutos en detectar los cebos.

La hora del día no es un factor que influya en que tan rápido una hormiga exploradora detecta un cebo, pero sí se observó que la temperatura lo hace, pues cuando la luz incidió directamente sobre el camino las hormigas suspenden las actividades, cosa que no ocurre en colonias ubicadas a la sombra. Esto posiblemente por que se produce un estrés hídrico que las hormigas no toleran (Sánchez y Urcuqui 2006). Sin embargo no se tiene una correlación clara entre los factores físicos o climáticos que puedan afectar la actividad diaria de forrajeo, que varían inclusive dentro de colonias de la misma especie (Wirth *et al.* 1997).

Las hormigas *Atta colombica*, como otras especies de la familia Formicidae, presentan diferentes tamaños de trabajadoras y algunos trabajos mencionan que las castas pueden tener diferentes labores dentro de la colonia, y que la casta influye en la

probabilidad de realizar tareas específicas (Burd 2000, Wetterer 1995). En este trabajo se observó que la actividad de exploración es una tarea que realizan las obreras medianas, aunque como se menciona en el trabajo de Hart y Ratnieks (2001) las castas de muchos insectos pueden hacer un cambio de labores dependiendo de las necesidades del ambiente, razón por la cual en este trabajo se encontró que algunas mínimas lograron detectar cebos y realizar eficientemente el reclutamiento en al menos una ocasión durante el estudio. Otros autores como Hanson y Gauld (2006) mencionan que una colonia joven presenta menor polimorfismo de castas, y que las mismas son menos especializadas; conforme crece la colonia las diferentes castas se van especializando, de medianas (capaces de realizar todas las tareas básicas) hasta soldados. Ya que desde los inicios de la colonia es indispensable encontrar alimento, esto podría explicar que las medianas realicen esta labor.

La velocidad de reclutamiento estuvo influenciada por la distancia entre el cebo y el trillo principal, de modo que las hormigas son reclutadas más rápidamente cuando están cerca del trillo, probablemente por que la exploradora deposita más feromonas en una distancia más corta, mientras que a una mayor distancia el reclutamiento depende de que la concentración de feromonas aumenta más lento (Shepherd 1982). La hora del día no influyó en los patrones de reclutamiento, pues el reclutamiento tiene que ver más con la capacidad que tenga la exploradora en convencer otras trabajadoras, así como de la calidad y cantidad del recurso. Si bien se esperaba que a medio día no hubiera actividad ni de exploración ni de reclutamiento, en este trabajo se observó que sí ocurrieron ambas, lo cual probablemente se debió a que el cebo se encontraba a la sombra a esa hora (Haward 1996, Hanson y Gauld 2006).

En la Fig.6. se ve que las hormigas tuvieron dos picos de actividad, uno en la mañana y otro en la tarde, lo que coincide con la literatura, que dice que *Atta* spp. presentan actividad tanto diurna como nocturna (Hanson y Gauld 2006, Hölldobler y Wilson 1990). Pese a que la actividad de forrajeo no se hizo al mismo tiempo en que se colocaban los cebos, la Fig.6 pareciera coincidir con la Fig.4 en que si la actividad en el trillo es mayor, la actividad de exploración es mayor; aunque no se encontró un trabajo que relacionara estos aspectos. En la Fig.6 también se muestra una mayor cantidad de obreras que vienen con carga hacia el nido que de trabajadoras sin carga hacia el alimento en la noche, y lo contrario en la mañana. Esto último puede deberse a que ocurre una acumulación de hormigas durante el día en las plantas donde están forrajeando, las cuales se devuelven gradualmente, aumentando la cantidad de hormigas que se observan con carga en horas de la noche., En la literatura la actividad dentro del camino principal se ha relacionado más con aspectos de eficiencia del tamaño de los caminos, encuentros de frente entre hormigas y otros factores físicos (Burd y Aranwela 2003).

Se concluye que los recursos que se encuentran a mayor distancia del camino de forrajeo son más difíciles de detectar, pero que la división de labores permite a la colonia disponer de obreras que puedan invertir tiempo en encontrar nuevos recursos, a pesar de la distancia a la que se encuentren, ya que se ha visto que los caminos pueden alejarse hasta 100 metros del nido. Además que el avance del camino de forrajeo se puede dar principalmente en los extremos opuestos al nido, ya que es ahí donde el alimento fue detectado más rápidamente. Se debe mejorar la cantidad de observaciones para tener una mejor idea tanto de los patrones de reclutamiento como de la actividad de forrajeo en el camino principal.

## Bibliografía

- Arguedas, M. 2006. Diagnóstico de plagas y enfermedades forestales en Costa Rica. II Congreso Latinoamericano IUFO. La Serena, Chile. p1-10.
- Burd, M. 1996. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *American Naturalist* 148: 597-612.
- Burd, M. & N. Aranwela. 2003. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. *Insectes Sociaux*. 50:3-8.
- Burd, M. 2000. 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.
- Fowler, H. 1978. Foraging trails of leaf-cutting ants. *New York Entomological Society*. 86:132-136.
- Hart, A. & L. Ratnieks. 2001. Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job. *Animal Behaviour*. 62:227-234.
- Holdrige, L., W. Grenke, W. Hatheway, T. Liant & J. Tosi. 1971. Forest environments in Tropical Life Zones: A pilot study. Pergamon Press.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos. 732 p.
- Hansom, P. & Longino, J. 2006. En Hanson, P. & I. Gauld (Eds.). *Hymenoptera de la Región Neotropical*. *Memoirs of the American Entomological Institute*. Londres, Reino Unido. Vol 77. 997 pp.
- Howard, J., M. Henneman, G. Cronin, J. Fox. & G. Hormiga. 1996. Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. *Animal Behaviour*. 52:299-306.
- Riveros, A. & R. Srygley. 2008. Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass?. *Animal Behaviour*. 75:1273-1281.
- Sánchez J. y A., Urcuqui. 2006. Distancias de forrajeo de *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical del jardín botánico de Cali. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*. 7:1-9.
- Shepherd J. 1982. Trunk Trails and the Searching Strategy of a Leaf-Cutter Ant, *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 11: 77-84.
- Soley, F. 2003. Efecto de la especie de planta, forma de la hoja y presencia de epífilos sobre la recolección de hojas por *Atta colombica* (Attini, Formicidae). *Curso de Biología de Campo*. Enero-Febrero: 104-108.
- Wetterer, J. 1995. Forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant, *Atta colombica*. *Psyche*. 102:131-145.
- Wirth, R., W. Beyschlag, R. Ryel & B. Hölldobler. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*. 13:741-757.

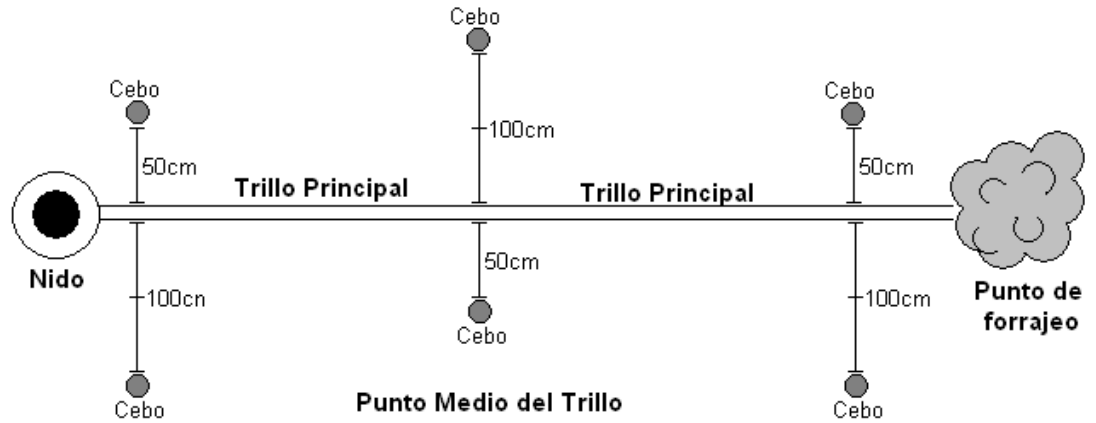


Fig.1. Diagrama básico de las posiciones en las que se colocaron los cebos respecto al nido y al trillo principal.

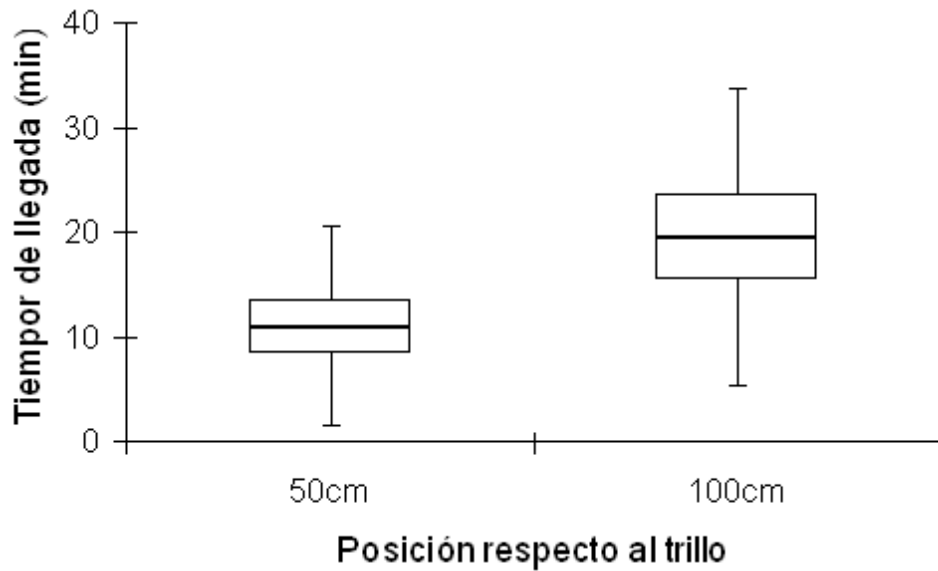


Fig.2. Tiempo promedio, desviación estándar y error estándar, de llegada de la primera hormiga al cebo según la distancia al camino principal de forrajeo. T-student=-1.76, gl=19, p=0.04. N=27.

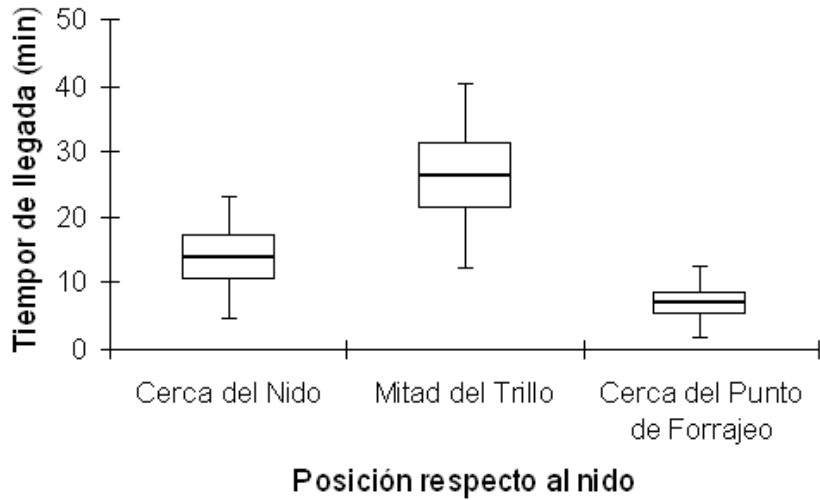


Fig.3. Tiempo promedio, desviación estándar y error estándar de llegada de la primera hormiga al cebo según la distancia al nido.  $F=9.15$ ,  $gl=2, 24$ ,  $p=0.001$ .  $N=27$ .

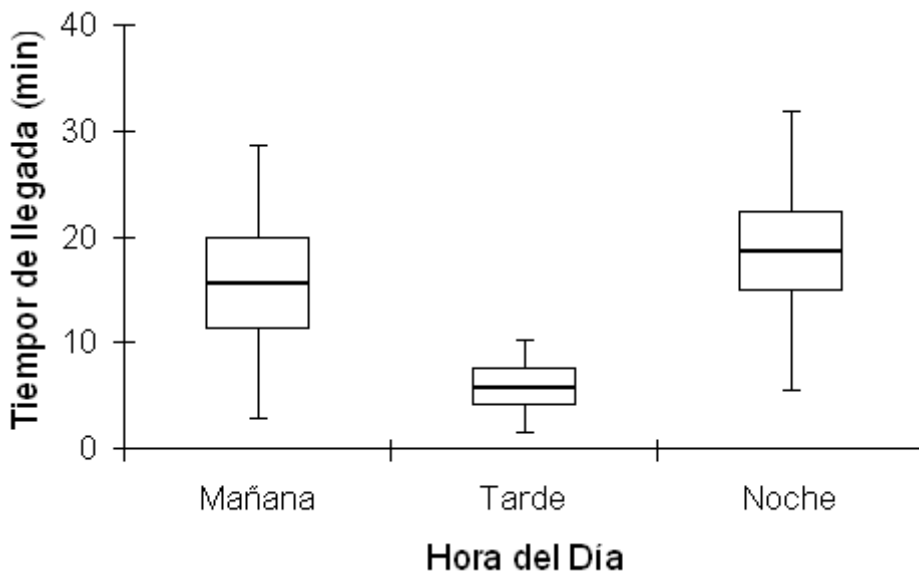


Fig.4. Tiempo promedio, desviación estándar y error estándar de llegada de la primera hormiga al cebo según la hora del día en que se colocó el cebo.  $F=2.35$ ,  $gl=2, 24$ ,  $p=0.12$ .  $N=27$ .

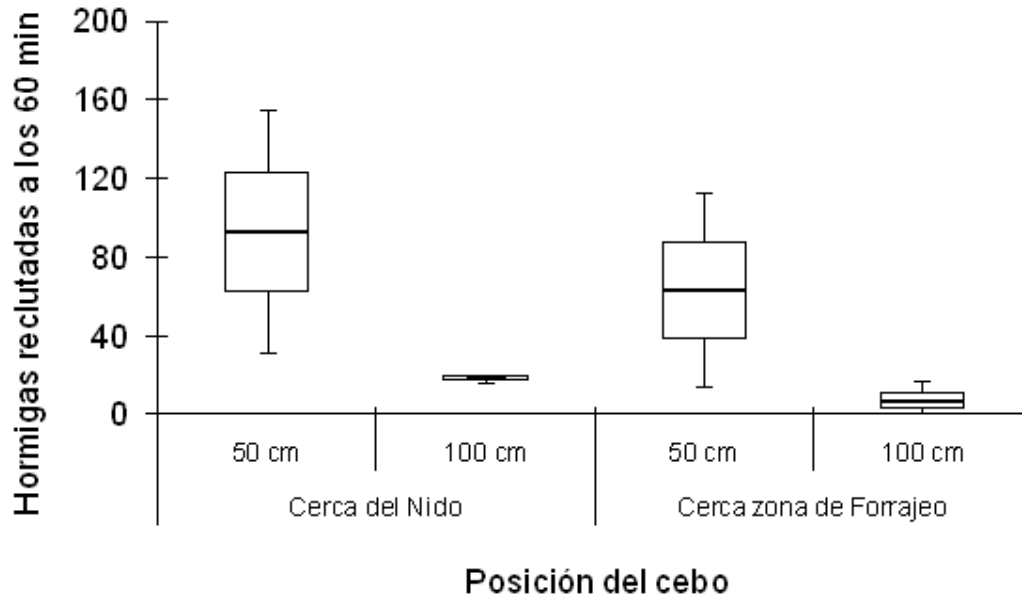


Fig.5. Número promedio, desviación estándar y error estándar, de hormigas reclutadas 60 minutos después de la llegada de la hormiga exploradora, según la posición del cebo con respecto al nido (Cerca del nido, Cerca zona de forrajeo) y al trillo (50 y 100cm); Respectivamente: T-student=1.29, gl=13, p=0.22 y Tstudent=3.17, gl=13, p=0.007\*\*. N=15.

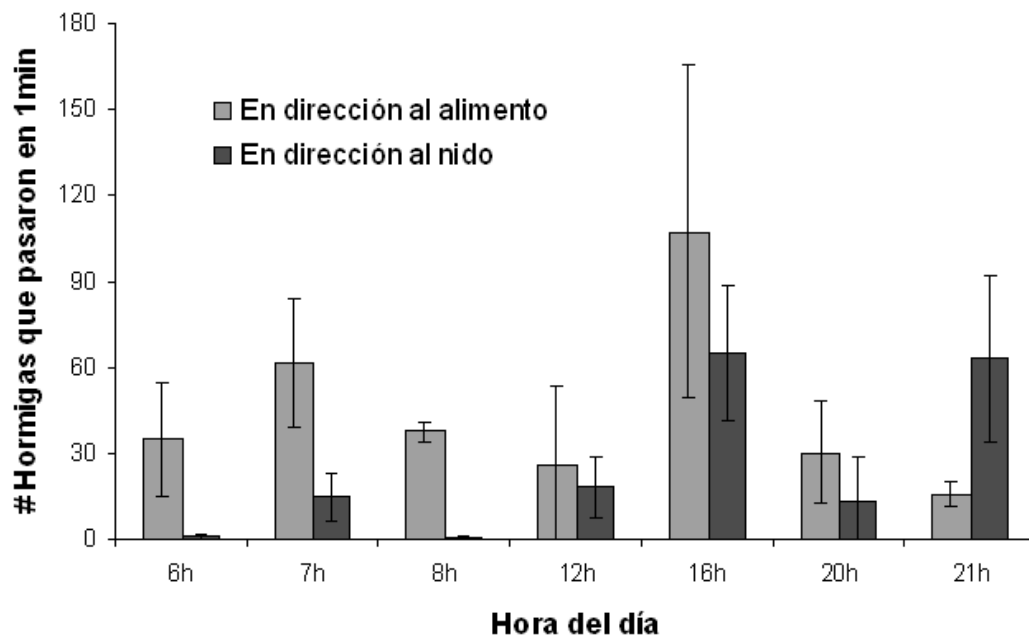


Fig.6. Actividad promedio del nido y desviación estándar, medida como la cantidad de hormigas pasando sobre el camino principal en 1 minuto. Las mediciones se obtuvieron a lo largo del día, 5 réplicas para cada hora del día. N=46.

## Ectoparásitos en los murciélagos *Carollia perspicillata* y *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae): tasas de parasitismo, especificidad y relaciones parasito-hospedero.

David Villalobos

Se realizó la recolecta de ectoparásitos de dos especies de murciélagos (*Carollia perspicillata* y *Glossophaga soricina*) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Para esto se realizaron muestreos diurnos y nocturnos. Los murciélagos se capturaron con redes de niebla y con redes de golpe. Los ectoparásitos se recolectaron del cuerpo del animal. Se capturaron 128 murciélagos y 473 ectoparásitos, los cuales fueron clasificados en 5 tipos: *Trichobius spp*, *Strebla spp*, *Paratrichobius spp*, *Morfo A (Acari)*, *Morfo B (Acari)*. *Trichobius spp* fue el más abundante, con un porcentaje de infección de más del 70% en ambas especies. La composición de ectoparásitos entre especies y entre sexos de murciélagos es semejante, sin embargo para *G. soricina*, la composición de ectoparásitos entre los sexos resultó diferente ( $F= 4.40$ ,  $g.l= 1/339$ ,  $p= 0.037$ ), donde *Trichobius spp* fue la especie más abundante en las hembras de esta especie, pudiendo ser causado por el estado reproductivo en que se encontraban la mayoría de las hembras. No hay diferencia entre los ectoparásitos por individuo de murciélago en la captura y en la recaptura ( $G=3.59$ ,  $g.l=3$ ,  $p=0.30$ ). La cantidad de *Trichobius spp* por individuo de *G. soricina* en la captura y en la recaptura es semejante ( $T=1.34$ ,  $g.l=7$ ,  $p=0.22$ ). La clasificación a nivel de especie de ectoparásito podría evidenciar relaciones parasito-hospedero específicas. En el experimento de captura-recaptura no se evidenciaron resultados significativos, lo que podría deberse a la alta variación en los datos provocada por el pequeño tamaño de la muestra.

**Palabras clave:** Streblidae, acari, dominancia, composición, infección, estado reproductivo, Costa Rica.

En la naturaleza las poblaciones y su dinámica pueden verse afectadas por diversos factores como depredadores, competencia y parasitismo, influyendo en aspectos como la abundancia, comportamiento, gasto energético, distribución y salud, de un individuo, de una comunidad o de una población (Lourenço & Palmeirim 2007, Patterson *et al.* 2008). Un parásito se puede definir como un organismo, por lo general mucho más pequeño que su hospedero, que se alimenta de este sin provocarle en la mayoría de los casos un daño grave (Whitaker 1988, Dick *et al.* 2003). En el mundo, alrededor de unas 6000 especies de insectos, en su fase adulta, se han descrito como ectoparásitos de vertebrados endotermos y aproximadamente 687 de estas, parasitan casi exclusivamente a los murciélagos (Marshall 1982).

Como grupo, los quirópteros representan el ~40% de las especies de mamíferos del mundo (Montiel *et al.* 2008). Actualmente, más de 900 especies de murciélagos son registradas en el mundo y solamente en las regiones tropicales de América existen 282 de ellas (Medina *et al.* 2007). Con excepción de 3 familias de murciélagos (Craseonycteridae, Mystacinidae y Myzopodidae) esta alta diversidad y abundancia de quirópteros alrededor del mundo es susceptible a ser parasitada externamente (Marshall 1982). A pesar de esto, muchos de los estudios sobre la ecología de los ectoparásitos han sido dirigidos a otros grupos taxonómicos como roedores y aves (Moura *et al.* 2003). En murciélagos, los insectos ectoparásitos son prácticamente exclusivos de estos mamíferos, ya que solamente una familia (Diptera:Cimicidae) de las 6 que han sido descritas, se conoce que parasita humanos y aves también (Marshall 1982). Los ectoparásitos de murciélagos dependen totalmente de su hospedero, ya que pasan su ciclo vital en el cuerpo del animal o en su refugio, alimentándose principalmente de sangre u otros fluidos corporales (Marshall 1982, Dick *et al.* 2003, Reckardt & Kerth 2007)

Algunos ectoparásitos presentan un cierto grado de especificidad, encontrándose en asociación con un hospedero en particular (Dick *et al.* 2003, Dick 2007, Dick & Patterson 2007). Este fenómeno es producido por relaciones biológicas, ecológicas, de comportamiento y evolutivas intrínsecas entre ambas partes, donde el grado de especificidad esta dado por las relaciones históricas entre las progenies tanto del parasito como del hospedero (ter Hofstede *et al.*2004, Dick & Patterson 2007, Patterson *et al.* 2007).

Estas relaciones constituyen un factor importante en la biología y el conocimiento de ciertos aspectos ecológicos de los murciélagos, a pesar de esto como ya se mencionó anteriormente, el estudio de los ectoparásitos de murciélagos es un tema poco abordado (Lourenço & Palmeirim 2007). Las intrínsecas relaciones e interacciones temporales y espaciales que presentan los murciélagos y sus ectoparásitos (Moura *et al.* 2003), proporcionan interesantes temas de investigación que podrían aclarar o evidenciar aspectos como competencia, coexistencia (Dick & Dick 2006), aspectos epidemiológicos de transmisión de patógenos, e inclusive relaciones taxonómicas entre el orden Chiroptera (Komeno & Linhares 1999). Los objetivos de este trabajo son determinar las asociaciones parasito-hospedero en dos especies de murciélagos: *Carollia perspicillata* y *Glossophaga soricina*, evaluar el grado de especificidad de los ectoparásitos y establecer cual o cuales ectoparásitos parasitan con mayor efectividad y en mayor cantidad su hospedero.

### **Materiales y Métodos**

El estudio se llevó a cabo los días 16, 22, 23, 29, 30, 31 de enero y el 1 de febrero del 2010 en los alrededores del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVS-G) ubicado en la provincia de Puntarenas, Costa Rica. Esta zona presenta bosque tropical húmedo ubicado entre los 5 y 190msnm, con una precipitación anual de entre los 3000-5000mm (Maldonado 2005)

La captura de murciélagos se llevó a cabo en dos lugares distintos, el primero de ellos se encuentra sobre el camino que conduce al bosque de La Gamba, en este lugar se muestrearon diferentes alcantarillas que atraviesan el camino principal, las cuales albergan colonias de la especie *G. soricina* (G.S). El segundo sitio se ubica en la pista de aterrizaje, este lugar posee varias alcantarillas donde residen colonias de la especie *C. perspicillata* (C.P).

Para la recolecta de ectoparásitos se realizaron muestreos tanto diurnos como nocturnos. Cinco muestreos diurnos fueron llevados a cabo en los refugios de *G. soricina* con horas de captura entre las 8:00 y las 14:00 h aproximadamente y cinco nocturnos en los refugios de *C. perspicillata* con horas de captura entre las 18: 00 y las 23:00 h. Para la captura de los murciélagos se utilizaron dos métodos distintos. Para la captura durante el día se procedió a utilizar una red de golpe de aproximadamente 50 centímetros de diámetro, y una red de niebla de alrededor de 5 m x 2.5 m, luz de maya = 2 x 2 cm la cual se colocó en la salida del refugio. En la noche se procedió a colocar dos redes de niebla de 12 m x 2,5 m, luz de maya = 2 x 2 cm cerca de la salida del refugio.

Los murciélagos capturados se colocaron en bolsas de tela para su posterior identificación y manipulación. Estos se identificaron con la ayuda de la clave taxonómica de Timm *et al* (1999) y la guía de campo de LaVal & Rodríguez (2002). A cada individuo se le extrajeron todos los ectoparásitos visibles, se buscó cuidadosamente por 5 minutos en todas las partes del cuerpo, las alas fueron abiertas varias veces para evidenciar los posibles ectoparásitos presentes, se sopló el pelaje a fondo para tratar de localizar algunos de ellos. Cuando se visualizó algún ectoparásito, este se atrapó con una pinza de



punta fina y se colocó en un tubo de microcentrífuga o eppendorf de 1.5 mL el cual contenía alcohol al 70%. Los ectoparásitos de cada individuo se preservaron por separado. Cada murciélago fue marcado con esmalte para uñas de varios colores (morado, rojo, blanco, papaya y verde) con un código que combinaba el color, el número de uña y el pie. Los ectoparásitos se identificaron a nivel de género mediante la clave taxonómica de Guerrero (1993) y la página electrónica de Miller & Tschapka (2009).

Para el análisis de las asociaciones parásito-hospedero se utilizaron las siguientes variables descritas por Santos *et al* (2009) y Whitaker (1988): incidencia = [(número de murciélagos infectados x 100) / (número de murciélagos examinados)], porcentaje de infección = [(número de individuos de cada ectoparásito x 100) / (número total de ectoparásitos por especie de murciélago)], abundancia media de infección = [(número de ectoparásitos) / (número de murciélagos examinados)], intensidad media de infección = [(número de ectoparásitos) / (número de murciélagos infectados)].

Las diferencias entre las proporciones de ectoparásitos por especie y por sexo se determinaron con la ayuda de un análisis de varianza con comparación *a posteriori* de Tukey, utilizando el programa InfoStat/Profesional 1.1. Además, se realizó una prueba G para evidenciar la diferencia entre las proporciones de especies de ectoparásitos en *Glossophaga soricina* en la captura y recaptura. También se llevó a cabo una prueba t para medias de dos muestras emparejadas para comparar la cantidad de ectoparásitos, del género *Trichobius spp*, por individuo de *G. soricina* en la captura y en la recaptura. Cabe destacar la no realización de pruebas estadísticas para otros ectoparásitos de murciélagos recapturados, ya que los datos obtenidos no son suficientes para llevar a cabo este procedimiento.

## Resultados

Se encontraron 5 tipos diferentes de ectoparásitos, de los cuales 3 corresponden a moscas ectoparásitas de la familia Streblidae (*Trichobius spp*, *Paratrachobius spp*, *Strebla spp*) y 2 a ácaros (Acarina) (Cuadro 1, Fig 1). De un total de 473 ectoparásitos recolectados, 243 estuvieron en *G. soricina* y 230 en *C. perspicillata*. Los ectoparásitos más abundantes para ambas especies pertenecen al género *Trichobius spp* (G.S: 72.83%, C.P: 76.08%) y al ácaro del morfo B (G.S: 10.28%, C.P: 14.34%) (Cuadro 1, Fig. 2). En cuanto a murciélagos, un total de 128 individuos fueron atrapados, 69 de *G. soricina* y 59 de *C. perspicillata*. La proporción de sexos por especie fue de 47.82% hembras y 52.17% machos en *G. soricina* y 64.40% hembras y 35.59% machos en *C. perspicillata*.

Las moscas parásitas del género *Trichobius spp* fueron las más abundantes, tanto en la cantidad de individuos como en las otras variables mencionadas (promedio por individuo, Ne, Pi%, Am, Im) (Cuadro 1). Hay una diferencia en la cantidad de individuos de cada tipo de ectoparásito por murciélago (G.S: F= 50.74, g.l= 4/340, p< 0.001), (C.P: F= 76.56, g.l= 4/339, p< 0.001) (Cuadro 1, Figs. 2 y 3). El número de individuos de *Trichobius spp* fue mayor que el número de individuos de los otros tipos (p≤ 0.05) (Figs. 2 y 3).

La composición de los ectoparásitos de ambas especies es similar (F= 0.12, g.l= 1/629, p= 0.728), aunque el ácaro denominado *Morfo A* no se haya encontrado en la especie *C. perspicillata* (Cuadro 1, Figs. 2, 3 y 4). En cuanto a las proporciones de ectoparásitos por sexo en las distintas especies, se puede notar como *Trichobius spp* es la especie dominante tanto en machos como en hembras de ambas especies (Figs. 4 y 5). No existe diferencia significativa entre la composición de los ectoparásitos de los diferentes sexos de la especie *C. perspicillata* (F= 0.28, g.l= 1/294, p= 0.6), sin embargo

sucede lo contrario en *G. soricina*, donde existe una dominancia de *Trichobius spp* en las hembras de esta especie ( $F= 4.40$ ,  $g.l.= 1/339$ ,  $P= 0.037$ ) (Fig. 5).

La prueba G no mostró diferencia significativa en la cantidad y composición de especies de ectoparásitos en la captura y en la recaptura de murciélagos de la especie *G. soricina* ( $G=3.59$ ,  $g.l.=3$ ,  $p= 0.30$ ) (Fig 7). Tampoco se encontró diferencias entre la cantidad del ectoparásito más abundante (*Trichobius spp*) antes y después de desparasitar a los individuos de esta misma especie ( $T=1.34$ ,  $g.l.=7$ ,  $p= 0.22$ ) (Fig 7).

## Discusión

Las moscas de la familia Streblidae son parásitos obligados de murciélagos, tienen una distribución mundial con representantes en todas las regiones biogeográficas del mundo, fundamentalmente en las regiones tropicales (Komeno & Linhares 1999, Dick & Graciolli 2008). Dentro de esta familia se encuentra el género *Trichobius* Gervais, 1844, el cual es el más diverso de toda la familia (Dick 2006). La gran cantidad registrada de Estréblidos en este trabajo y especialmente de *Trichobius spp* puede deberse a la mayor distribución y abundancia de este grupo en las regiones ecuatoriales (Cuadro 1, Figs. 2, 3 y 4). Este resultado también concuerda con los descritos por Komeno & Linhares (1999), Santos *et al.* (2009) y Dick & Patterson (2008), los cuales encontraron altas densidades de individuos de este género en sus respectivos estudios. La abundancia de este ectoparásito y la dominancia que presenta sobre otros tipos en *C. perspicillata* (Figs. 2, 3 y 4) es descrita también por Wenzel (1976), Fritz (1983) y Komeno & Linhares (1999) los cuales detallan la especificidad y ocurrencia de *Trichobius joblingi* en este murciélago, mencionando que en Centro América y Venezuela existe una alta densidad de las poblaciones de esta especie. No podemos asegurar los ectoparásitos recolectados en *C. perspicillata* pertenezcan a esta especie, sin embargo esto es muy probable. La alta densidad y dominancia de *Trichobius spp* observada también en *G. soricina* (Cuadro 1, Figs. 2 y 3) concuerdan con lo descrito por Dick (2006) el cual menciona que en Venezuela *Trichobius dugesii* y *Trichobius uniformis* son ectoparásitos altamente específicos y abundantes de esta especie de murciélago. Un mayor esfuerzo en la identificación a nivel de especie podría aclarar las especulaciones al respecto.

No hubo diferencia significativa ( $P>0.05$ ) en la cantidad ni en la diversidad de ectoparásitos encontrada en los diferentes sexos de *C. perspicillata*, tanto machos como hembras son parasitados de manera similar (Fig. 4), aún y cuando la cantidad de hembras capturadas en esta especie fue mucho mayor (H: 38, M: 21). Por el contrario se puede notar como en *G. soricina* si existe una diferencia significativa ( $P= 0.037$ ) entre la proporción de ectoparásitos por sexo, aún y cuando los machos fueron capturados en mayor abundancia (H: 33, M: 36) (Fig 5). Los resultados obtenidos no concuerdan con lo descrito por Presley & Willig (2008) el cual menciona que en general los machos de los animales vertebrados endotérmicos como aves y mamíferos poseen una mayor densidad de ectoparásitos debido a relaciones de tamaño corporal, inmunocompetencia y tamaño del rango de acción. No obstante, en quirópteros esta relación no siempre se da, ya que en muchas de las especies las hembras poseen un mayor tamaño y masa corporal que los machos favoreciendo directamente el recurso disponible para los ectoparásitos y proporcionando diversidad y abundancia de nichos y de espacio donde habitar, además de garantizar un mayor consumo de alimento, un rango más amplio de movimiento y una vida más larga (Patterson *et al.* 2008). En general se ha descrito un mayor tamaño corporal en las hembras de las especies estudiadas (Álvarez *et al.* 1991, Cloutier & Thomas 1992), lo que podría explicar la mayor cantidad de ectoparásitos del género *Trichobius spp* en *G. soricina*. Sin embargo, esto no sucedió en *C. perspicillata*, una de las posibles razones es el estado sexual en el cual se encontraban los individuos de ambas

especies, ya que en *G. soricina* muchas de las hembras (30 de 33) se encontraban lactando (L), con hijos (H) o eran juveniles (J) (L: 20, H: 5, J: 5) lo que podría indicar que algunos de los refugios estudiados podrían funcionar como sitios de reproducción o para la crianza de los descendientes, favoreciendo la abundancia de ectoparásitos mediante una epidermis muy delgada y suave que facilita la alimentación, una menor actividad que minimiza las molestias a los ectoparásitos (Juveniles) o una madurez sexual que facilita la propagación de ectoparásitos mediante la dispersión a nuevas colonias por parte del murciélago (Komeno & Linhares 1999). La baja proporción de hembras en algún estado reproductivo o juveniles en *C. perspicillata* (aprox. 15 de 38) pudo haber provocado que no se hallarán diferencias entre ambos sexos de esta especie.

Aunque se puede observar una mayor cantidad de ectoparásitos en la captura que en la recaptura (Fig 7), esta diferencia no es significativa ( $P= 0.30$ ) evidenciándonos que los individuos de *G. soricina* se re-parasitan de manera similar a la originalmente hallada, con una dominancia de *Trichobius spp* sobre los demás ectoparásitos (Fig 7). El tiempo de infección (días que pasaron entre la captura y la recaptura) parece no afectar la tasa de infestación, sin embargo para validar esta idea se necesitarían una mayor cantidad de datos y un mayor tiempo de muestreo. En cuanto a la diferencia entre la cantidad de ectoparásitos de este género encontrada antes y después de ser desparasitado, parece no haber una diferencia significativa ( $P=0.22$ ), sin embargo la variación en los datos es muy alta ( $3.87\pm 11.55$  ectoparásitos por murciélago en las capturas y  $1.87\pm 1.26$  ectoparásitos por murciélago en las recapturas) indicándonos que probablemente se pudo haber subestimado la cantidad de ectoparásitos en alguno de los casos o en ambos. Además del error humano y el entrenamiento que se tenga en la captura de ectoparásitos, otro factor que pudo haber influido es que la metodología de captura de ectoparásitos usada en este trabajo causó que algunas de las moscas ectoparásitas aladas escaparan volando (Komeno & Linhares 1999).

Es de esperar que con un mayor esfuerzo en la identificación a nivel de especie de los ectoparásitos capturados se logren evidenciar muchas más relaciones parásito-hospedero necesarias y sumamente útiles para comprender un poco más la ecología de estos invertebrados tan peculiares y específicos de los murciélagos, contribuyendo así directamente en el aporte de información ecológica de estos mamíferos tan importantes, diversos y abundantes en todo el mundo. El llegar a interpretar de manera acertada y correcta muchas de las relaciones evolutivas y ecológicas entre los murciélagos o cualquier otro grupo que se vea expuesto a ectoparásitos, es un paso importante que podría contribuir en la conservación, salud y entendimiento, entre otras cosas, de alguna especie de interés o algún *taxa* en general.

### **Agradecimientos**

Quisiera agradecer a todos los involucrados en que por primera vez dentro del curso de Biología de Campo se les diera la oportunidad a estudiantes de Biología de la Universidad Nacional (UNA). A los coordinadores del curso Federico Bolaños, Jorge Lobo y Eduardo Chacón por sus consejos y comentarios. A Lalo nuevamente por su disponibilidad y asesoría en asuntos estadísticos. Por último a Pablo Gutiérrez por su ayuda en la identificación de los ectoparásitos.

### **Bibliografía**

- Álvarez J., M. Willig, J. Jones. JR & D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. Mammalian species. 379: 1-7.
- Cloutier, D & D. Thomas. 1992. *Carollia perspicillata*. Mammalian Species. 417: 1-9.

- Dick, C., M. Gannon., W. Little & M. Patrick. 2003. Ectoparasite associations of bats from Central Pennsylvania. *Journal of Medical Entomology*. 40(6): 813-819.
- Dick, C. 2006. The streblid bat flies (Diptera: Streblidae) of Guatemala. pp. 441- 452. In (E.B. Cano, ed.). *Biodiversidad de Guatemala (Vol 1)*. Guatemala, Guatemala. Universidad del Valle de Guatemala. 625p.
- Dick, C. & S. C. Dick. 2006. Effects of Prior Infestation on Host Choice of Bat Flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Medical Entomology*. 43(2): 433-436.
- Dick, C. 2007. High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecological Entomology*. 32: 446–450.
- Dick, C. & B. Patterson. 2007. Against all odds: Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *International Journal for Parasitology*. 37: 871–876.
- Dick, C. & B. Patterson. 2008. An excess of males: skewed sex ratios in bat flies (Diptera: Streblidae). *Evolution Ecology*. 22:757–769.
- Dick, C. & G. Graciolli. 2008. Checklist of world Streblidae (Diptera: Hippoboscoidea). National Science Foundation. (Consultada el 23 de febrero 2010, [http://fm1.fieldmuseum.org/aa/Files/cdick/Streblidae\\_Checklist\\_18sep08.pdf](http://fm1.fieldmuseum.org/aa/Files/cdick/Streblidae_Checklist_18sep08.pdf)).
- Fritz, G. 1983. Biology and ecology of batflies (Diptera: Streblidae) on bats in the genus *Carollia*. *Journal of Medical Entomology*. 20: 1-10.
- Guerrero, R. 1993. Catalogo de los Streblidae (Díptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. I. Clave para los géneros y Nycterophiliinae. *Acta Biológica Venezolana*. 14(4): 61-75.
- Komeno, C & A. Linhares. 1999. Batflies parasitic on some phyllostomid bats in southeastern Brazil: parasitism rates and host-parasite relationships. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 94(2): 151-156.
- Laval, R & B. Rodríguez. 2002. Murciélagos de Costa Rica. 1 ed. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Editorial INBio. 320p.
- Lourenço, S & J. Palmeirim. 2007. Can mite parasitism affect the condition of bat hosts? Implications for the social structure of colonial bats. *Journal of Zoology*. 273: 161–168.
- Maldonado, T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. pp. 19- 23. In: J. Lobo & F. Bolaños (eds.). *Historia natural de Golfito-Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Editorial INBio. 261p.
- Marshall, A. 1982. Ecology of insects ectoparasitic on bats. pp. 369-401. In: T.H. Kunz, (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, Nueva York. 425p.
- Medina A., C. Harvey., D. Sánchez., S. Vilchez & B. Hernández. 2007. Diversidad y composición de chiropteros en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. *Revista Encuentro*. 68: 1-17.
- Miller, J & M. Tschapka. 2009. The bat flies of La Selva (Diptera: Nictერიბიidae, Streblidae). (Consultado el 20 de febrero 2010, <http://www.biologie.uni-ulm.de/bio3/Batfly/index.html>).
- Montiel S., P. León & A. Estrada. 2008. Riqueza y Diversidad de Quirópteros en Hábitats-Isla en una Región Naturalmente Fragmentada de Mesoamérica. pp. 372-391. In C. A. Harvey & J.C. Sáenz (eds.). *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. 1 ed. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Editorial INBio. 620p.
- Moura M., M. Bordignon & G. Graciolli. 2003. Host characteristics do not affect community structure of ectoparasites on the fishing bat *Noctilio leporinus* (L., 1758) (Mammalia: Chiroptera). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 98: 811-815.
- Ter Hofstede H., M. B. Fenton & J. O. Whitaker, JR. 2004. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology*. 82: 616–626.

- Timm R., R. Laval & B. Rodríguez. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia*. 52:1-32.
- Patterson B., C. Dick & K. Dittmar. 2007. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Tropical Ecology*. 23:177–189.
- Patterson B., C. Dick & K. Dittmar. 2008. Parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae) on neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. *Parasitology Research*. 103:1091–1100.
- Presley, S & M. Willig. 2008. Intraspecific patterns of ectoparasite abundances on Paraguayan bats: effects of host sex and body size. *Journal of Tropical Ecology*. 24:75–83.
- Reckardt, K & G. Kerth. 2007. Roost selection and roost switching of female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) as a strategy of parasite avoidance. *Oecologia* 154:581–588.
- Santos C., P. Dias, F. Rodrigues, K. Lobato, L. Rosa, T. Oliveira & J. Rebêl. 2009. Moscas ectoparasitas (Diptera: Streblidae) de morcegos (Mammalia: Chiroptera) do Município de São Luís, MA: Taxas de infestação e associações parasito-hospedeiro. *Neotropical Entomology*. 38(5):595-601.
- Wenzel, R. 1976. The Streblidae Batflies of Venezuela (Diptera: Streblidae), *Bringham Young University Science Bulletin*, 172 pp.
- Whitaker, J.O. Jr. 1988. Collecting and preserving ectoparasities for ecological study. pp. 459-474. In: T.H. Kunz (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, Smithsonian Institution Press. 533p.

Cuadro 1. Variables implicadas en las relaciones parasito-hospedero entre las especies de murciélagos y sus diferentes ectoparásitos. Nm: número de murciélagos capturados, Ni: número de murciélagos infectados, I: incidencia, Ne: número de ectoparásitos recolectados, Pi: porcentaje de infección, Am: abundancia media de infección, Im: intensidad media de infección.

Especie de murciélago	Nm	Ni	I%	Ectoparásitos	Ne	Pi%	Am	Im
<b><i>Glossophaga soricina</i></b>	69	64	92.75	<i>Trichobius spp</i>	177	72.83	2.56	2.76
				<i>Strebla spp</i>	12	4.93	0.17	0.18
				<i>Paratrichobius spp</i>	8	3.29	0.11	0.12
				<i>Morfo A (Acari)</i>	21	8.64	0.30	0.32
				<i>Morfo B (Acari)</i>	25	10.28	0.36	0.39
<b><i>Carollia perspicillata</i></b>	59	52	88.13	<i>Trichobius spp</i>	175	76.08	2.96	3.36
				<i>Strebla spp</i>	18	7.82	0.30	0.34
				<i>Paratrichobius spp</i>	4	1.73	0.06	0.07
				<i>Morfo A (Acari)</i>	0	0.00	0.00	0.00
				<i>Morfo B (Acari)</i>	33	14.34	0.55	0.63
<b>Total</b>	128	116	-	-	473	-	-	-

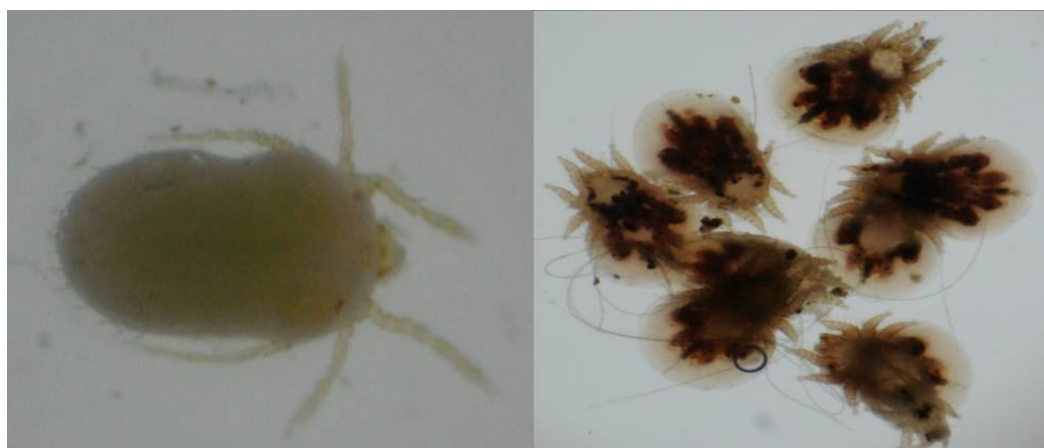


Fig 1. Fotografías del Morfo B (Izquierda) y del Morfo A (Derecha), Acarina.

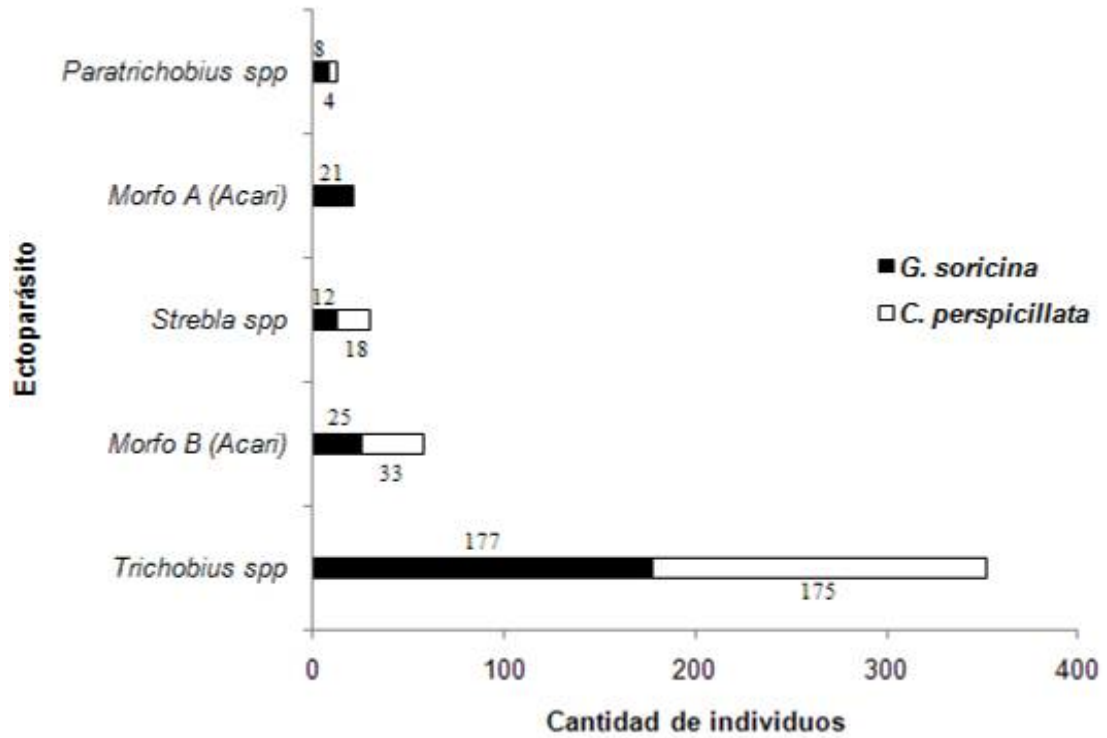


Fig 2. Número de individuos de cada ectoparásito recolectados en los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Carollia perspicillata*, Golfito 2010.

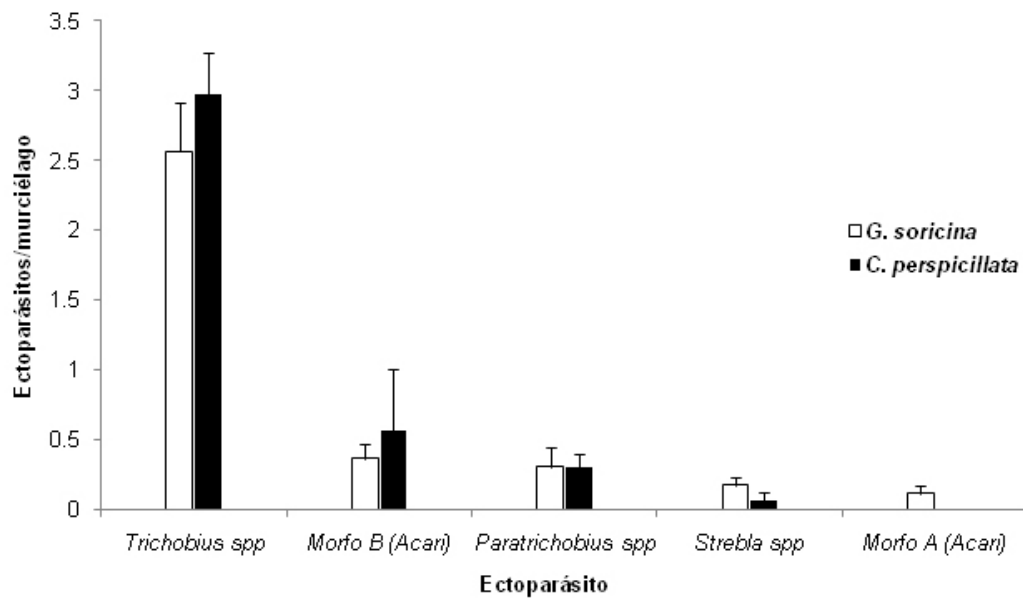


Fig 3. Promedio ( $\pm$  e. e) del número de individuos por ectoparásito en los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Carollia perspicillata*, Golfito, 2010.

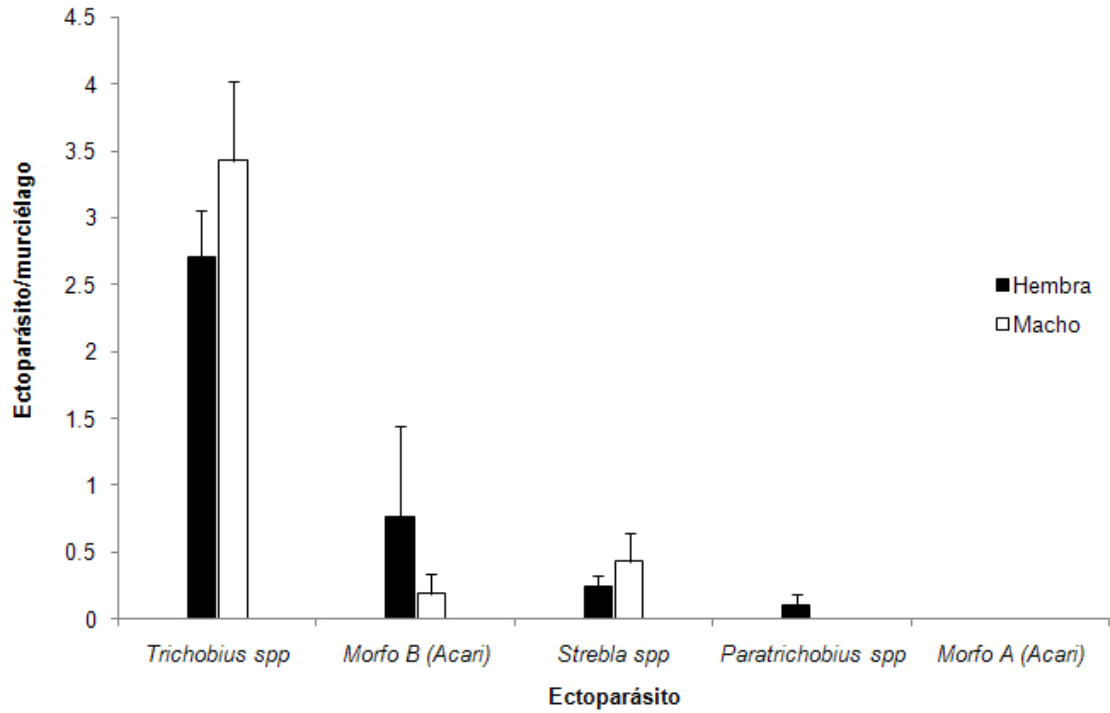


Fig 4. Promedio ( $\pm$  e.e) del número de individuos por ectoparásito y por sexo en *Carollia perspicillata*, Golfito, 2010.

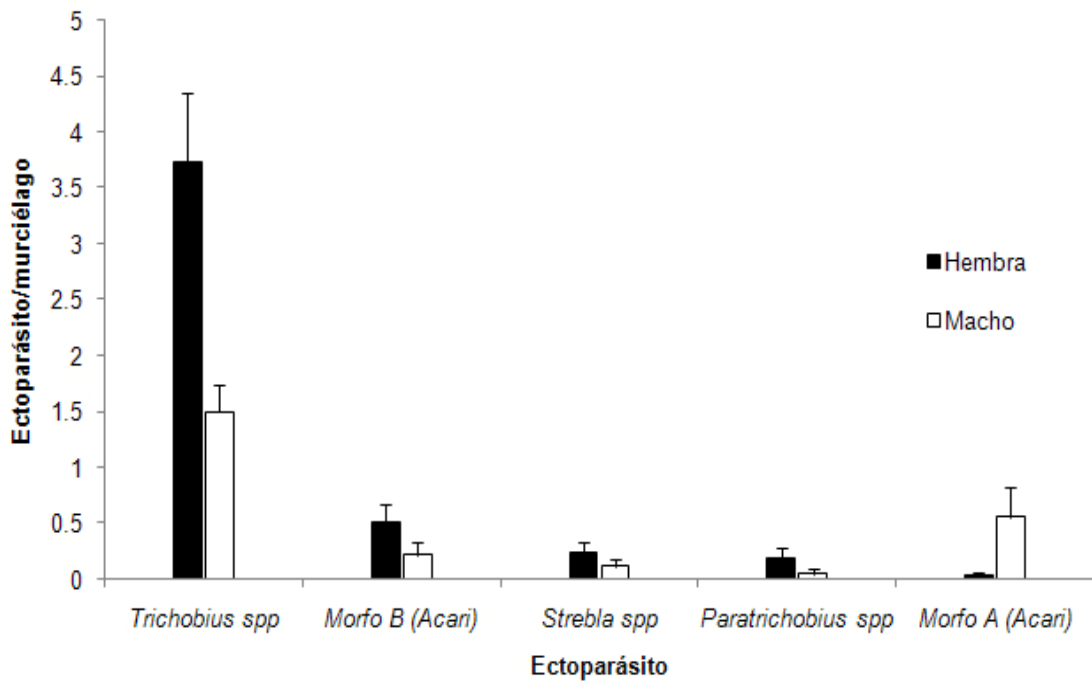


Fig 5. Promedio ( $\pm$  e.e) del número de individuos por ectoparásito y por sexo en *Glossophaga soricina*, Golfito, 2010.



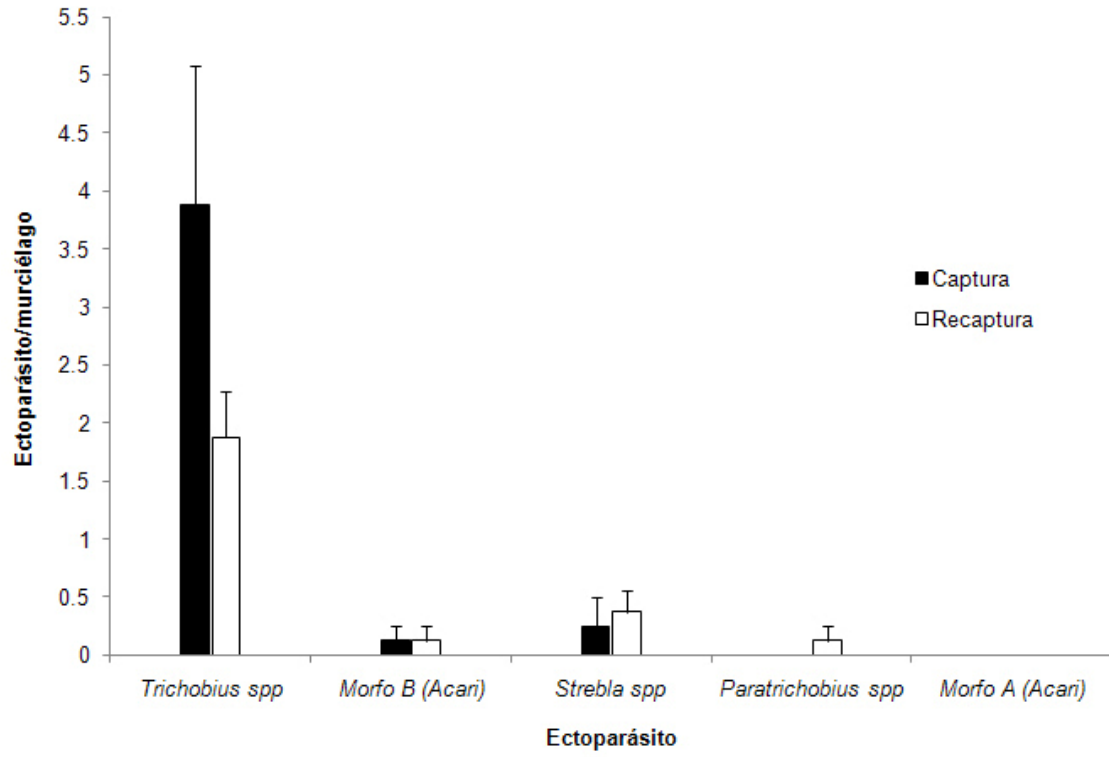


Fig 6. Promedio  $\pm$  e.e del número de individuos por ectoparásito en los murciélagos

## **Distribución, diversidad y abundancia de peces a lo largo del gradiente manglar-río costero en la Quebrada Corozal, Golfito.**

Carlos Garita Alvarado

Los factores físicos y de estructura del hábitat en los ríos son clave para establecer patrones de distribución, diversidad y abundancia de peces. Se realizaron 21 trayectos desde la desembocadura hacia río arriba en la quebrada Corozal, Golfito. Por medio de buceo a pulmón se determinaron la diversidad y abundancia de peces; también se realizaron mediciones de la profundidad, el ancho del río, la velocidad de la corriente, se determinó la vegetación adyacente y los sustratos de cada trayecto. Además de determinó las tallas de *Gobiomorus maculatus* en los trayectos. Se observaron un total de 3688 individuos de 19 especies y 11 familias, se observó más individuos río arriba y una tendencia a mayor diversidad en la desembocadura. Además, se observaron dos grupos de especies: uno asociado a áreas con manglar, al helecho *Acrosticum*, arcilla y grava; y otro a guijarro, canto rodado y charral. Se observaron un total de 246 individuos de *G. maculatus*, los individuos más grandes se encontraron río arriba.

Las distribuciones de especies encontradas a lo largo de los trayectos se pueden explicar basados en aspectos característicos de cada especie, con especies asociadas a ambientes de desembocadura y otras a agua dulce. El patrón diferencial de distribución de tallas de *G. maculatus* concuerda de con lo observado para eleótridos en general y se logra presentar evidencia de la diferenciación de hábitat. El conocimiento de la ecología de estos ríos es de suma importancia en conservación de estas zonas que ya además están alteradas.

**Palabras claves:** estructura del hábitat, *Gobiomorus maculatus*, diferencias de hábitat

Los ríos costeros han sido considerados como ambientes que presentan una gran cantidad de gradientes físicos y los organismos que los habitan tienen que hacer frente a esta complejidad biológica y física (Winemiller y Leslie 1992, Winemiller y Ponwith 1998, Little 2000, Rueda y Defeo 2003). Se ha determinado que factores físicos como la salinidad, la turbidez del agua y la estructura del hábitat son clave para establecer patrones de distribución, diversidad y abundancia de peces a lo largo de estos ríos costeros (Peterson y Ross 1991, Chicas 2001, Wagner y Austin 2002). A pesar de esto y de la importancia que tienen las áreas de manglar y sus estuarios como zonas de cría de peces, muchos de importancia económica (Bulger *et al.* 1993, Chicas 1995, Gillanders 2002), los aspectos ecológicos de estos hábitats tropicales han sido poco estudiados y las historias de vida de las especies presentes poco documentadas (Winemiller y Ponwith 1998, Picado 2008).

Además, otro factor importante es que la alteración del hábitat, contaminación, deforestación, y la introducción de especies de peces exóticos son algunos de los principales factores que ponen en riesgo la diversidad íctica autóctona. Esto es importante ya que según Picado (2008) actualmente en Costa Rica son muy pocas las cuencas que conservan algunas de sus características originales y lo más preocupante es que aún se desconoce muchos aspectos de la biología de los peces (Bussing 1998, Picado 2008). Particularmente la quebrada Corozal de la zona de estudio presenta un impacto antropogénico importante y es poco lo que se conoce sobre la dinámica de los peces presentes.

Dentro de estos aspectos poco conocidos, el tamaño de los individuos, y la distribución espacial de las diferentes tallas de la población, es un atributo importante por las implicaciones en sus requerimientos energéticos, su potencial para ser explotado como recurso y la susceptibilidad a depredadores naturales. En peces los cambios en el uso de hábitat por los diferentes estadios de las especies han sido documentados, y se ha

argumentado principalmente que constituye un mecanismo para evitar el traslape en el uso de recursos en general (Werner y Gilliam 1984).

Basado en lo anterior, los objetivos de este trabajo son determinar patrones de distribución, diversidad y abundancia de especies a lo largo de un gradiente manglar-río costero en Golfito. También determinar si factores de la estructura del hábitat como la profundidad del cauce, la velocidad de la corriente, el ancho del río, el sustrato y la vegetación adyacente influyen en la diversidad y abundancia de especies en la quebrada Corozal; además, determinar si los diferentes estadios de *Gobiomorus maculatus* (Eleotridae) se encuentran en diferentes lugares a lo largo del cauce del río.

### **Materiales y métodos**

El estudio se realizó durante enero y febrero del 2010 en la quebrada Corozal, Golfito, Puntarenas. La quebrada se encuentra rodeada de pastizales y pequeños fragmentos de bosque secundario, es un río pequeño de aproximadamente tres kilómetros de extensión desde su nacimiento hasta la desembocadura y en general de poca profundidad.

Se realizaron 21 trayectos de 100 m continuos desde la desembocadura del río en la zona de manglar hacia río arriba siguiendo la trayectoria del río. En cada trayecto se realizaron observaciones de las especies de peces presentes y la cantidad de individuos por medio de buceo a pulmón y mascarilla. Cada trayecto se iniciaba en la parte río abajo y se recorría hacia río arriba, abarcando todos los tipos de microambientes presentes. Además, se determinó la longitud total de los individuos de *Gobiomorus maculatus* que se observaron; esto fue posible debido a que su comportamiento pasivo y de estar al acecho de presas lo que permite aproximar una regla bajo el agua lo suficiente para estimar la longitud total.

En cada trayecto se establecieron seis puntos separados por 15 m. y en cada punto se realizaron mediciones de la profundidad, el ancho del río, la velocidad de la corriente por el método de la "naranja" (se colocó una naranja en el río y se midió el tiempo que duró en recorrer 1,5 m.). Además, se determinó la vegetación adyacente (bosque, charral, pastizal, manglar o parches del helecho *Acrosticum* sp.) y los sustratos (grava, guijarro, arena, arcilla, hojarasca o canto rodado) presentes en cada uno de los seis puntos de cada trayecto y se expresaron en proporciones para cada trayecto.

Se realizaron dos pruebas de Kruskal-Wallis: una para determinar diferencias en la riqueza de especies y otra para determinar diferencias en las abundancias totales de individuos a lo largo del río; para esto los 21 trayectos se unieron en tres grupos de siete trayectos continuos llamados arriba, medio y abajo según la zona de la quebrada y se analizó la variación en el número de especies y en el número de individuos.

Se realizó un análisis de correspondencia canónica utilizando las variables físicas (profundidad, velocidad y ancho del cauce), la vegetación adyacente y los sustratos para explicar la diversidad y abundancia de todas las especies en los 21 trayectos. Para este análisis los valores de velocidad, ancho del río y profundidad se transformaron utilizando  $\text{Log}_{10}(x+1)$ ; las proporciones de vegetación adyacente y sustrato con  $\text{arccoseno}\sqrt{p}$ , y las abundancias de especies con  $\sqrt{(x+1)}$  (Zar 1999).

Para determinar si se presentan diferencias en el uso de hábitat en los diferentes estadios de *G. maculatus* se realizó un análisis de variancia. Los 21 trayectos se unieron en tres grupos de siete trayectos continuos: arriba, medio y abajo y se analizó la variación de tallas.

## Resultados

Se observaron un total de 3688 individuos de 19 especies y 11 familias, que se distribuyeron longitudinalmente según un patrón a lo largo del río hasta la desembocadura, con 11 especies presentes a lo largo de todo el trayecto del río o restringidas a pocos trayectos río arriba (Fig. 1); y 8 especies presentes solo en zonas cercanas a la desembocadura (Fig. 2). La especie *Astyanax aeneus* fue la más abundante representando el 56% de las observaciones totales; otras como *Agonostomus monticola*, *Poeciliopsis turrubarensis*, *Sycidium salvini* y *G. maculatus* presentaron abundancias intermedias (Fig. 1, 2, 3). Se observó un mayor número de individuos en las zonas río arriba ( $H=8.29$ ,  $p=0.01$ ) (Fig. 4), pero también una tendencia a encontrar una mayor diversidad de especies en las zonas próximas a la desembocadura (Fig. 5), sin embargo las diferencias no fueron significativas ( $H=1.17$ ,  $p= 0.55$ ).

Basados en el análisis de correspondencia canónica, se observó dos grupos de asociaciones de especies: un grupo (Fig. 6A) asociadas a áreas con manglar, al helecho *Acrosticum*, arcilla y grava; y otro (Fig. 6B) asociado a guijarro, canto rodado y charral. El primer eje fue significativo ( $p= 0.009$ ) y explicó el 9% de la variación (Cuadro 1).

Se observaron un total de 246 individuos de *G. maculatus* que presentaron un patrón en la distribución de tallas a lo largo del río, los individuos más grandes se encontraron río arriba ( $F_{(2, 244)}= 4.93$ ,  $p=0.008$ ) (Fig. 7).

## Discusión

Las distribuciones de especies encontradas a lo largo de los trayectos y los resultados del análisis de correspondencia canónica se pueden explicar basados de aspectos característicos de cada especie. La sardina *Astyanax aeneus*, la especie más abundante, se ha reconocido como uno de los peces dulceacuícolas de mayor distribución en Costa Rica y con gran adaptabilidad a muchas variables ambientales desde aguas estancadas hasta rápidos y desde ríos grandes hasta riachuelos (Mora *et al.* 1997, Bussing 1998); esto, además de reproducirse durante todo el año, puede explicar que esta especie sea la de mayor abundancia.

Otras especies que también presentaron abundancias importantes como *A. monticola*, *P. turrubarensis*, *S. salvini* y *G. maculatus* son especies propias de agua dulce pero que también resisten las condiciones de los estuarios (Bussing 1998), esto permite explicar también su abundancia y su asociación en el análisis canónico a variables como charral, guijarro y canto rodado propias de río arriba junto con *A. aeneus*. Por otro lado, especies como los pargos (*Lutjanus argentiventris* y *L. novemfasciatus*), *Eucinostomus currani*, *Bathygobius ramosus*, *Sphaerodes anulatus* y *Halichoeres aestuaricola* pertenecen a familias típicamente marinas y que habitan ocasionalmente los estuarios y manglares, como el caso de los pargos que utilizan los estuarios como áreas de cría (Chicas 1995). Esto determina también la asociación de estas especies a manglar, al helecho *Acrosticum*, arcilla y grava en el análisis canónico que son las características típicas de las desembocaduras.

Según Bussing (1998) factores como profundidad, velocidad de corriente y ancho del río son importantes para determinar las distribuciones de las diferentes especies de peces. En el presente estudio estas variables no contribuyeron a explicar los patrones de diversidad, abundancia y de distribución; esto se puede deber a que al ser la quebrada Corozal un río pequeño, los peces deben adecuarse a los hábitat disponibles y no se puede presentar tanta diferenciación como ríos de mayor tamaño y que presentan muchas variaciones en estas características (Cotta 2006).

Peterson y Ross (1991) y Picado (2008) encontraron una diversidad mayor en las desembocaduras al comparar con zonas río arriba, esto concuerda con lo observado en el presente estudio y se debe a la influencia que tienen las especies marinas que presentan cierta tolerancia a agua dulce y aumentan la diversidad de especies en las bocas (Picado 2008). La mayor abundancia de individuos río arriba se puede deber a que este ambiente es más homogéneo y no presenta fluctuaciones rápidas en sus características físico-químicas. Por el contrario, las zonas de estuarios y manglar presentan cambios drásticos a lo largo del día debido a los ciclos de marea y esto dificulta el establecimiento de grandes poblaciones permanentes (Peterson y Ross 1991, Chicas 1995).

El patrón diferencial de distribución de tallas concuerda con lo observado para peces en general (Werner y Gilliam 1984), esto se puede explicar ya que según Winemiller y Ponwith (1998) los eleótridos (y la especie *Gobiomorus dormitor* presente en el Caribe, muy relacionada a *G. maculatus*) se reproducen en estuarios y generalmente los individuos jóvenes permanecen cierto tiempo aguas abajo para después subir hacia agua dulce donde se desarrolla la mayor parte de su vida. A pesar de que en el presente estudio no se determinó competencia entre las diferentes tallas, se logra presentar evidencia de la diferenciación de hábitats. Estudios futuros deberán enfocarse en esclarecer si efectivamente esta diferenciación sirve para evitar competencia.

En conclusión, los ríos costeros son ambientes complejos ya que se ven afectados por una gran cantidad de variables físicas, donde se presenta además un conjunto de especies propias tanto de agua dulce como de influencia marina. El conocimiento de la ecología de estos ambientes es de suma importancia en conservación de estas zonas que ya además están alteradas.

### **Agradecimientos**

Un agradecimiento a Lalo por su ayuda en los análisis estadísticos y a todos los demás entes y personas que de una u otra forma hicieron extraños pero interesantes aportes a este trabajo en Golfito.

### **Bibliografía**

- Bussing, W. A. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 478 pp.
- Chicas, F. 1995. Distribución, diversidad y dinámica poblacional de la ictiofauna comercial de la Reserva Forestal Térraba-Sierpe, Puntarenas, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 115 p.
- Chicas, F. 2001. Peces juveniles en una poza de marea, Reserva Forestal Térraba-Sierpe, Puntarenas, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 49 (2): 307-314.
- Cotta, T. 2006. Estudio sobre la ecología reproductiva, alimentar, comportamental y evolutiva del *Agonostomus monticola* (Mugilidae) y *Brycon behreae* (Characidae), en la cuenca del Río Térraba, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 67 p.
- Gillanders, B. 2002. Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries? Mar Ecol Prog Ser. 240: 215-223.
- Little, C. 2000. The biology of soft shores and estuaries. Universidad de Oxford, Oxford. 252p.
- Mora, M., J. Cabrera y W. Alvarado. 1997. Crecimiento y maduración sexual de *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae) en el embalse Arenal, Guanacaste, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 45(2): 855-859.

- Peterson, M y S. Ross. 1991. Dynamics of littoral fishes and decapods along a coastal river-estuarine gradient. *Estuarine, Coastal, and Shelf Science*. 33: 467-483.
- Picado, J. 2008. Composición y estructura de las comunidades de peces y macroinvertebrados acuáticos en la cuenca del Río Pacuare, Vertiente Caribe, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San Jose, Costa Rica. 156p.
- Rueda, M. y O. Defeo. 2003. Spatial structure of fish assemblages in a tropical estuarine lagoon: combining multivariate and geostatistical techniques *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 296: 93–112.
- Wagner, C. y H. Austin. 2002. Correspondence between environmental gradients and summer littoral fish assemblages in low salinity reaches of the Chesapeake Bay, USA. *Mar Ecol Prog Ser.* 177: 197-212.
- Werner, E. y J. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:393-425.
- Winemiller, K. y B. Ponwith. 1998. Comparative ecology of eleotrid fishes in Central America coastal streams. *Env. Biol. Fishes.* 53:373-384.
- Winemiller, K. y M. Leslie. 1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Env. Biol. Fishes.* 34: 29-50.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Cuarta Edición. Prentice Hall, New Jersey. 663 pp.

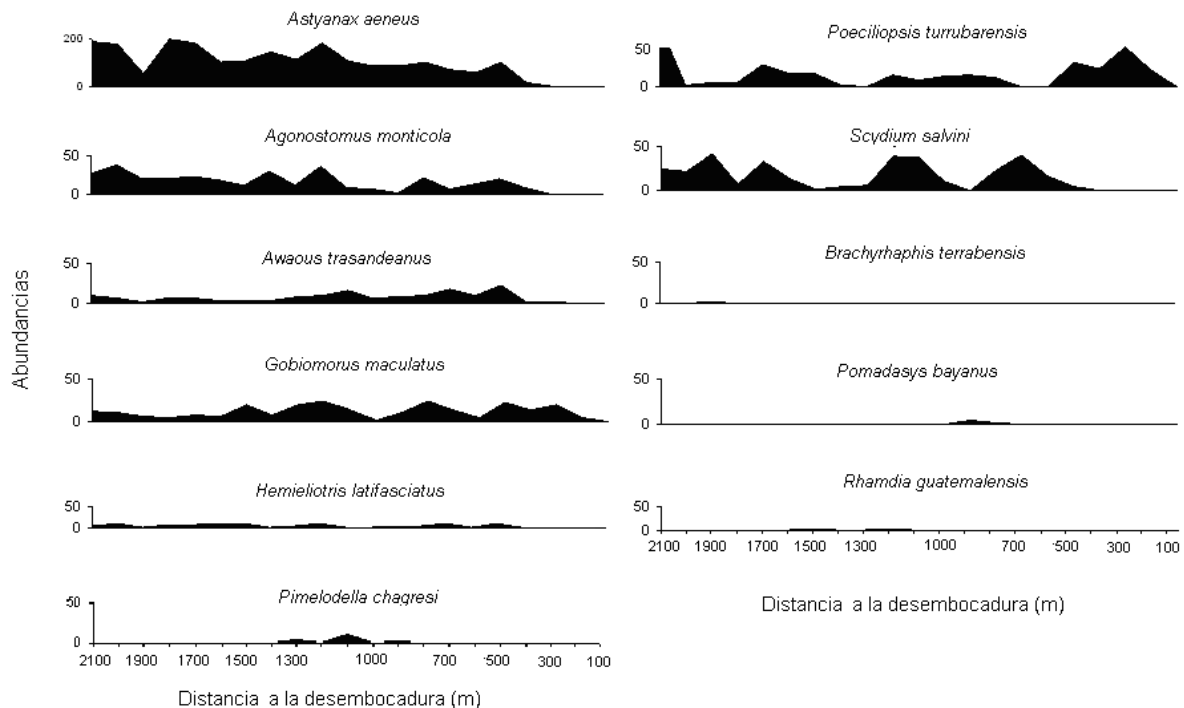


Fig. 1. Distribución y abundancias de peces presentes a lo largo de toda la Quebrada Corozal o restringidas a pocos trayectos quebrada arriba, Golfito, 2010.

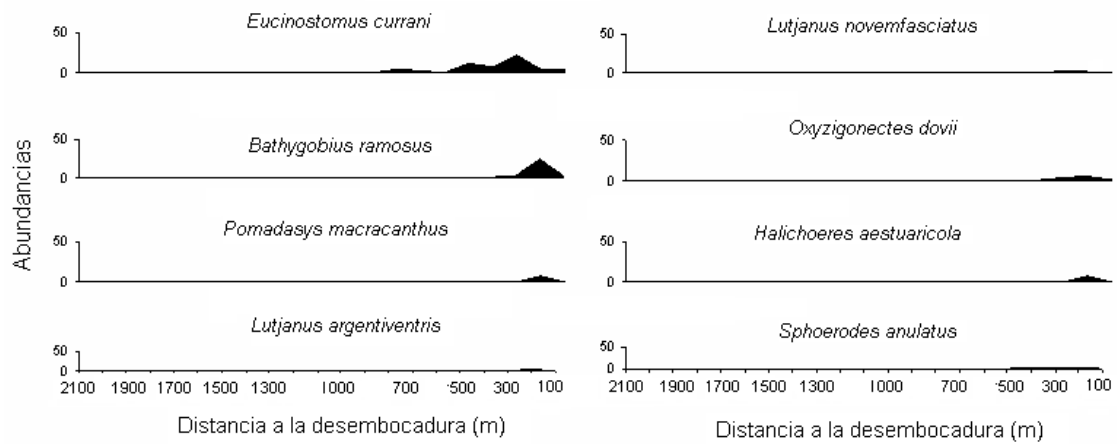


Fig. 2. Distribución y abundancias de peces restringidos a la desembocadura de la Quebrada Corozal, Golfito, 2010.

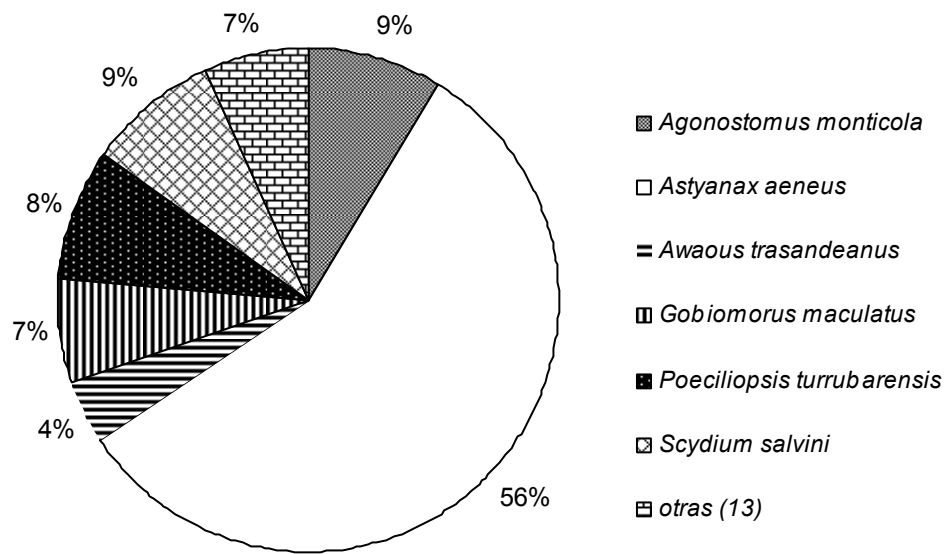


Fig. 3. Abundancias relativas de las especies de peces en 21 trayectos en la Quebrada Corozal, Golfito. 2010.

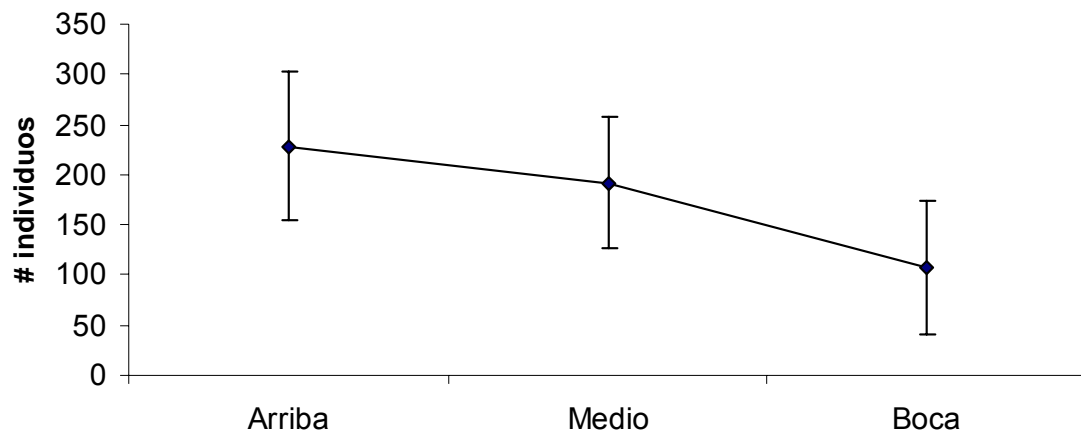


Fig. 4. Promedios ( $\pm$  desv. estandar) de las abundancias de peces según categorías de sitios a lo largo de la Quebrada Corozal, Golfito 2010.

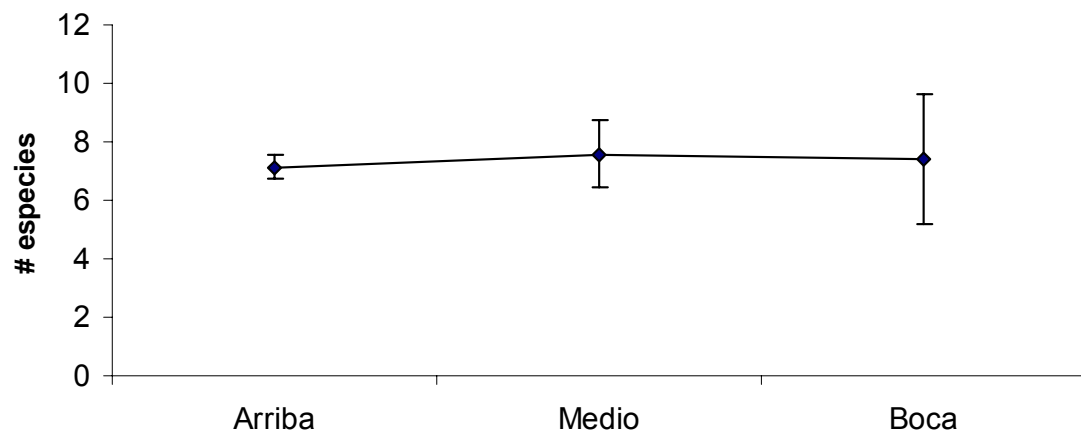


Fig. 5. Promedios ( $\pm$  desv. estandar) de la cantidad de especies de peces según categorías de sitios a lo largo de la Quebrada Corozal, Golfito 2010.



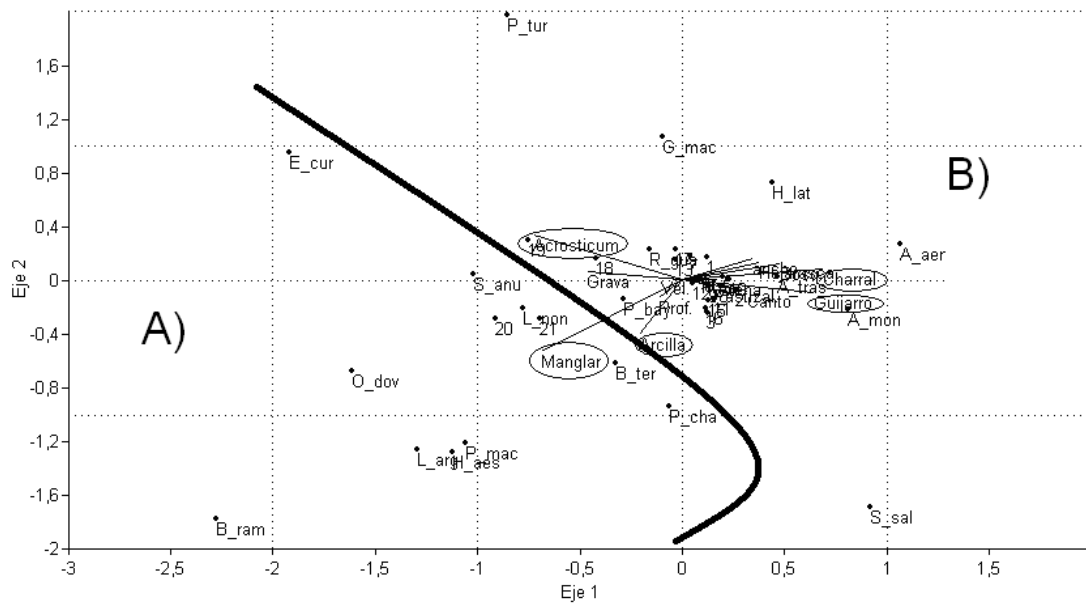


Fig. 6. Autovectores de los 2 ejes principales del análisis de correspondencia canónico de la abundancia de peces por trayecto según las características del hábitat medidas en la Quebrada Corozal, Golfito, 2010. Las abreviaciones representan los nombres de peces, los números los trayectos y las variables físicas que explican más están encerradas entre óvalos

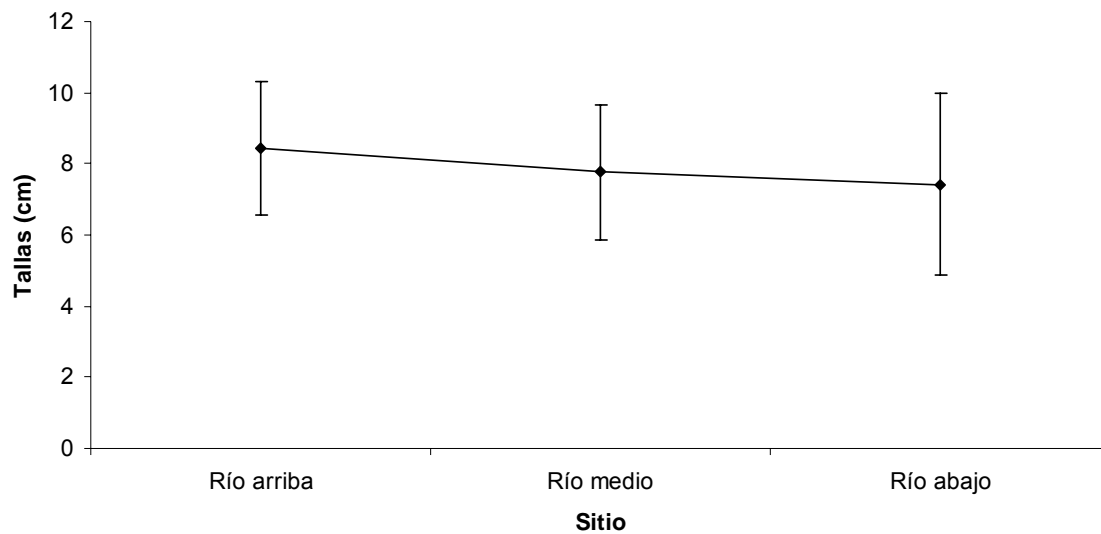


Fig. 7. Promedio ( $\pm$  desv. estándar) de la longitud total (cm) para *Gobiomorus maculatus* según categorías de sitios en la Quebrada Corozal, Golfito, 2010.

Cuadro 1. Autovalores y probabilidades para los tres primeros ejes del análisis de correspondencia canónica entre variables físicas y abundancias de peces en la Quebrada Corozal, Golfito, 2010.

Eje	Autovalor	Probabilidad
1	0,096	0,009
2	0,021	0,158
3	0,014	0,069

## Morfoecología, estructura y relaciones tróficas entre las comunidades de peces y macroinvertebrados acuáticos en la quebrada Corozal

Arturo Angulo-Sibaja

Los estudios sobre alimentación en peces proporcionan información clave para estimar el funcionamiento trófico del ecosistema y constituyen una herramienta útil para el desarrollo de planes de manejo. Los peces, al igual que otros organismos, presentan regímenes alimenticios distintos de acuerdo a una serie de parámetros anatómo-funcionales, físico-ambientales y ecológicos. En el presente estudio se evalúa el efecto de tales parámetros sobre la selección cuantitativa hacia el alimento por parte de las principales comunidades de peces de la quebrada Corozal, Golfito, Puntarenas. Se capturó un total de 129 ejemplares, 11 especies, en 4 puntos de muestreo a lo largo de la cuenca. *A. aeneus* fue la más abundante (49), seguida por *G. maculatus* (32), *P. turrubarensis* (27) y *A. monticola* (9). Tras el análisis de contenidos estomacales, se determinó la categoría trófica de cada especie y al comparar con la abundancia relativa de potenciales presas en el medio, el grado de selectividad: Omnívoro generalista, Insectívoro generalista, Detritívoro y Omnívoro generalista, respectivamente, para cada una de estas 4 especies. Se encontró qué variables morfológicas tales como la longitud del tracto digestivo y el peso, se relacionan con el hábito alimenticio. En *A. monticola*, se observaron cambios en la dieta y en la proporción Longitud del intestino/Longitud total según la talla. A su mismo, variables físico-ambientales tales como cercanía al mar, tipo de sustrato y apertura boscosa, afectando la composición, disponibilidad y abundancia de potenciales recursos alimenticios, según sitio, determinaron cambios en la composición dietaria de estas especies.

**Palabras Clave:** Contenidos estomacales, Estructura trófica, Ictiofauna, Morfometría, Preferencias alimenticias, Variables físicas.

Estudios sobre alimentación en peces, particularmente aquellos enfocados en su dieta y hábitos alimenticios, proporcionan información clave para estimar el funcionamiento trófico de los ecosistemas acuáticos, dado el conjunto de interacciones (depredación y competencia) entre sus organismos componentes (Pereira *et. al.* 2004). Al mismo tiempo, constituyen una herramienta útil para el desarrollo de estrategias o planes de manejo sustentable (Segatti & Luciana 2003).

Al igual que otros organismos, los peces presentan regímenes alimenticios distintos, de acuerdo con la estructura y morfología de los órganos que participan en la detección y captura del alimento, la biología propia de las especies y la disponibilidad de recursos en el medio (Encina & Granado-Lorencio 1990). Numerosos estudios han discutido el papel que juegan las diferencias morfológicas en la composición cualitativa de la alimentación de distintas especies coexistentes, ya sea correlacionadas con divergencias en el hábito alimenticio (Van Oijen 1982, Encina & Granado-Lorencio 1990), con la capacidad de detección, selección y captura de sus presas (Laur & Ebeling 1983, Walsh & Fitzgerald 1984) o con ambas, lo cual resalta la importancia que tienen tales interacciones en la organización de la comunidad (Encina & Granado-Lorencio 1990).

La descripción cuantitativa de la selección hacia el alimento por parte de las poblaciones de peces está generalmente fundamentada en la comparación de la abundancia relativa, en número, masa y/o volumen, de presas consumidas, con su abundancia relativa en el ambiente (Wootton 1992). Se sabe que los ambientes lóticos son sistemas típicamente complejos, que involucran gran cantidad de procesos físicos y químicos dentro de una intrincada dinámica espacial y temporal, y que determinan los patrones de distribución y afectan la abundancia y composición de especies (Allan 1995). La evaluación de los parámetros físico-químicos que afectan la disponibilidad de presas,

constituye, por tanto, un factor a considerar a la hora de describir cuantitativamente la selección hacia el alimento por parte de las poblaciones ícticas.

Estudios en la zona, han mostrado patrones de distribución, zonificación, abundancia de especies, preferencias de hábitat y hábitos alimenticios (Soley 2003, Espinoza 2005; Ramírez-Sánchez 2008). El presente estudio, no obstante, tiene como objetivo evaluar la posible variación en la dieta de los peces de la quebrada Corozal, a nivel intra e interespecífico, de acuerdo a una serie de parámetros morfológicos, ambientales y ecológicos (diversidad y abundancia de potenciales presas en el medio), como complemento a tales esfuerzos, contribuyendo a un mejor entendimiento de la ictiofauna local.

## **Materiales y Métodos**

El presente estudio fue realizado durante el mes de enero de 2010, en la quebrada Corozal (Lechería), Golfito, Puntarenas. A lo largo de la cuenca, excluyendo el área de influencia marina, se establecieron 4 puntos de muestreo, separados entre si una distancia promedio de 700 m (Fig. 1). En cada sitio se realizó un transecto de 50 m de largo, dividido en segmentos de 10 m; en cada segmento se midió el ancho y la profundidad máxima del cauce, la cobertura del dosel, utilizando el método del densiómetro, la temperatura del agua, la composición del sustrato (como porcentaje de Hojarasca, Limo-Arcilla, Grava, Guijarro, Canto rodado y/o Bloque) y la cobertura de perifiton (estimación visual por porcentajes). Por medio de un aparato GPS se determinó la altura del sitio y la distancia en metros a la desembocadura. Por cada sitio y para cada variable, se tomaron 6 mediciones, las cuales fueron promediadas y utilizadas como variables descriptoras del hábitat y composición de taxa.

Los peces fueron capturados utilizando atarraya (red de mano) de 1.5 m de diámetro y chinchorro (red de arrastre) de 1.25 m de alto por 4 m de largo y 1 cm de luz de malla. Se realizó un esfuerzo de muestreo de 1h por sitio, tiempo en el cual se realizaron 40 lances de atarraya y 2 arrastres con chinchorro, esto para capturar individuos de todas las tallas. Los ejemplares capturados fueron preservados en Alcohol al 95% y trasladados al laboratorio para su identificación, utilizando bibliografía especializada (Bussing 1998), medición y análisis del contenido estomacal e intestinal.

Utilizando un vernier análogo marca Spi, con precisión de 0.05 mm, se determinó la Longitud Total (LT), La Longitud Estandar (LE), la Longitud de la Cola (LC), la Profundidad Máxima (PM), el Diámetro Máximo (DM), la Longitud del Hocico (LH), el Ancho (AB) y Alto de la Boca (HB), la Máxima Apertura Bucal (AM) (Fig. 2) y la Longitud del Tracto Digestivo (TD), todas las variables expresadas en cm. El Peso Total (PT) y el Peso del Estomago Lleno (PE), en gramos (g), fueron medidos con una balanza electrónica marca Ohaus, +/- 0.001 g. Medidas como determinantes del hábito alimenticio.

Los componentes alimenticios se identificaron a nivel de familia (Insectos acuáticos, terrestres, Crustáceos y Moluscos) o se agruparon en categorías (Detrito, incluyendo cieno; Material Vegetal, incluyendo algas filamentosas, hojas, frutas y partes florales; Semillas; Material Animal no identificado y Otros, i.e. escamas) según el grado de digestión y con base en bibliografía especializada (Merrit & Cummins 1984; Roldán 1996; Springer 2006). Se uso un estereoscopio marca Olympus con aumento de 10-20x. El contenido estomacal se disperso, uniformemente, en una placa petri, de vidrio, con cuadrículas de 0.5 x 0.5 cm, por medio de la cual se determinó la composición porcentual de cada ítem alimenticio, según el área ocupada y el numero de individuos animales, por grupo taxonómico, por cada ejemplar examinado.

Los macroinvertebrados acuáticos fueron colectados utilizando un colador convencional (de cocina) de 16 cm de diámetro y ~0.5 mm de ancho de poro. Esto para determinar disponibilidad de potenciales presas en el medio. Por cada sitio, se realizó un esfuerzo de muestreo de 1h, estandarizado según la proporción de microambientes (microhábitats) presentes, con la finalidad de que la muestra fuese representativa, en cuanto a diversidad y abundancia de taxa. El material colectado se transfirió a una bandeja plástica blanca, para su separación. Los especímenes colectados, fueron, posteriormente, depositados utilizando pinzas entomológicas, en viales de vidrio con Alcohol al 70%, para su traslado e identificación en el laboratorio (a nivel de familia, cuando fuese posible) utilizando bibliografía especializada (Merrit & Cummins 1984; Roldán 1996; Springer 2006).

La relación entre las variables físico-ambientales y la diversidad y abundancia de especies se midió mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP), utilizando las diferentes variables morfológicas medidas para determinar la formación de grupos o categorías tróficas. Las medidas se expresaron como una proporción, respecto a la longitud total, con el propósito de reducir el factor alométrico causado por la diferencia en el tamaño de los ejemplares (Crisci y López-Armengol 1983). Las variables continuas fueron transformadas utilizando  $\text{Log}_{10}(x+1)$ ; las proporciones con  $\arcsen\sqrt{p}$ , y las abundancias por taxa con  $\sqrt{x+1}$  (Zar 1999). Ambos análisis fueron realizados utilizando el programa Past. Se realizó una prueba de Chi-cuadrado para comparar la abundancia de macroinvertebrados acuáticos en el medio (presas disponibles) y en los estómagos de los peces, en términos de abundancia relativa.

## Resultados

El cuadro 1 muestra los valores promedio para cada una de las variables físico-ambientales medidas por sitio. La figura 3 muestra la composición, en cuanto a diferentes tipos de sustrato, por sitio de muestreo. En cuanto al componente íctico; se capturó un total de 129 ejemplares, en 11 especies. La más abundante fue *A. aeneus*, con 49 individuos, seguida por *G. maculatus* (32), *P. turrubarensis* (27) y *A. monticola* (9) (Cuadro 2). En cuanto al componente macroinvertebrados acuáticos; se capturó un total de 1155 ejemplares, en 46 taxa (Cuadro 3). El orden Ephemeroptera presentó la mayor abundancia, con un 28% del total de capturas, en 4 familias, seguido por Trichoptera, con un 19%, presentando a su vez la mayor diversidad con 8 familias, Hemiptera 15% y 5 familias, Diptera 11% y 5 familias; entre otros. La menor abundancia la presentaron los taxa Collembola (3 individuos) y Annelida, Blatodea y Megaloptera (1 indiv.).

El ACC determinó dos grupos de macroinvertebrados acuáticos asociados a diferentes condiciones físico-ambientales. El primer eje fue significativo ( $p= 0.0089$ ) y explicó el 11,9% de la inercia. Un grupo asociado a mayores temperaturas del agua, mayor apertura del dosel, mayor cercanía al mar y mayor proporción de limo-arcilla y grava, compuesto por Decápodos y Gastrópodos, esencialmente; y otro asociado a temperaturas bajas, mayor cobertura de dosel, mayor altura, mayor proporción de guijarro y canto rodado, mayor profundidad y mayor cobertura de perifiton, representado por grupos tales como Trichoptera, Plecoptera y Ephemeroptera, entre otros (Fig. 4).

En la figura 5 se muestra la composición relativa de ítems (en grupos) alimenticios por especie y el número de ejemplares examinados. *P. turrubarensis* mostró un hábito mayoritariamente Herbívoro, consumiendo principalmente Algas filamentosas. *A. aeneus* mostró gran diversidad de ítems alimenticios, 17 en total, dominando, no obstante, material de origen vegetal (algas filamentosas, hojas, frutas, semillas y partes florales) y detrito (Cuadro 4), esta especie fue clasificada, en términos generales, como Omnívora-

Herbívora. *G. maculatus* consumió una gran proporción de material de origen animal, principalmente insectos, para un total de 24 ítems alimenticios (Cuadro 5). *A. monticola*, consumió tanto insectos como materia vegetal, 10 ítems en total, lo cual le valió el hábito Omnívoro-Herbívoro (Cuadro 6). Los juveniles (LT<11cm) mostraron un hábito fundamentalmente insectívoro y tras aumentar la talla la proporción de materia vegetal (restos vegetales y algas filamentosas) aumentó, siendo esta dominante en su dieta en estadios adultos (LT>11cm). En esta especie el intestino mostró ser proporcionalmente más largo en individuos adultos que en juveniles (Fig. 6). En otras especies no se encontraron diferencias significativas entre la proporción de materia vegetal y animal ni en la proporción TD/LT entre estadios.

De un total de 50 categorías o grupos constituyéndose como potenciales recursos alimenticios (46 taxa de macroinvertebrados acuáticos e insectos terrestres, Detrito, Material Vegetal, Semillas, Material Animal no identificado y Otros, i.e. escamas), tras el análisis de contenidos estomacales, se reconocieron 33 categorías o grupos utilizados, en mayor o menor grado, como recurso alimenticio. El cuadro 7 muestra las primeras 10 categorías, en cuanto a su uso como recurso alimenticio, por parte de las poblaciones ícticas de la quebrada, así como su abundancia relativa en el medio (abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos). Para especies insectívoras la prueba de  $\chi^2$  ( $\chi^2=15.3297$ ; g.l.= 26,  $p=0.9510$ ) no halló diferencias entre la abundancia relativa de presas en los estómagos y su abundancia relativa en el medio (solo aquellas utilizadas como tal), lo cual supone que las especies de peces utilizan los recursos alimenticios de acuerdo a su disponibilidad en el medio, evidencia que refuta cualquier criterio de selectividad.

Los primeros dos componentes del ACP explicaron un 98.09% de la variación observada, siendo en ambos casos las variables Peso y Longitud del intestino las que explican en mayor grado la estructura, en grupos tróficos, observada (Fig. 7; Cuadro 8). De esta forma Detritívoros y Herbívoros presentan intestinos largos y una baja relación PT/LT, contrario a lo observado en Omnívoros e Insectívoros, donde la relación TD/LT es baja y PT/LT alta.

## Discusión

Varios estudios sugieren que la heterogeneidad estructural del hábitat constituye uno de los componentes más importantes en moldear la estructura de las comunidades de peces tropicales (Ault & Johnson 1998). Los ríos de orden inferior, como el del presente estudio, mantienen una baja diversidad y comunidades menos estructuradas, debido a su poca complejidad y a la alta variabilidad en su ambiente (Castro & Sánchez. 1994). La dominancia de algunas familias, de peces, en cuanto a la abundancia y la riqueza de especies, así como las principales preferencias de hábitat y categoría trófica, por especie, en términos generales, concuerdan, con las observaciones de Han *et. al.* (1997), Bussing (1998), Gonzo *et. al.* (1998), Barros (2004), Espinoza (2005), Rojas & Rodríguez (2008) y Cotta-Ribeiro y Molina-Ureña (2009). Asimismo, la dominancia de algunos ordenes, de macroinvertebrados acuáticos, en cuanto a la abundancia y riqueza de taxa, así como las principales preferencias de hábitat, por familia, concuerdan, con las observaciones de Merritt y Cummins (1984), Ward (1992) y Roldán (1996).

En general, la mayoría de especies de peces de agua dulce no presentan un régimen alimentario estricto, debido a que los recursos alimenticios disponibles pueden variar en un ámbito temporal y/o espacial, encontrándose un grado importante de generalismo en sus dietas (Castro & Sánchez 1994, Sánchez *et. al.* 2003). Tales variaciones en la oferta alimentaria pueden estar dadas por diferentes aspectos, como cambios climáticos, ciclos biológicos, relaciones interespecíficas, cambios en las variables

fisicoquímicas del sistema y la biología propia de las especies, tanto presas como predadores, entre otros (Laur & Ebeling 1983, Hahn *et. al* 1997).

El uso de ciertos grupos de macroinvertebrados acuáticos, como recurso alimenticio, de forma preferencial, por sobre otros cuya abundancia en el medio es similar o mayor, puede deberse a variaciones en su calidad como fuente energética, a su facilidad de captura (mecanismos de defensa, escape y/o camuflaje, que evitan el ser presa) y al hábito y biología propia de los diferentes grupos, tanto presa como predador, (distribución vertical en la columna de agua, distribución horizontal a lo largo del cauce, velocidad de corriente, entre otros), entre otros factores (Laur & Ebeling 1983). De esta forma grupos tales como los patinadores (Familias Gerridae y Vellidae), Glososomatidos, Nerítidos y Palaemónidos, entre otros, pese a ser abundantes en el medio, son poco comunes en la dieta de estos peces.

El patrón encontrado en *A. monticola*, en cuanto al uso diferencial de recursos de acuerdo a la fase de desarrollo fue descrito por Cotta-Ribeiro y Molina-Ureña (2009) en peces del río Térraba. Esto surge como una adaptación con miras a reducir la competencia intraespecífica, en cuanto al uso de recursos alimenticios (Molina-Ureña & Cotta-Ribeiro 2009).

En varios trabajos se ha demostrado que especies con hábitos alimentarios similares tienen una morfología externa y del tracto digestivo semejante (Lagler *et al.* 1977, Sánchez *et. al.* 2003). Gatz (1979) llega incluso a concluir que cualquier característica morfológica que aparezca con diferencia significativa entre dos especies, puede asumirse para indicar patrones óptimos de utilización de recursos. En otros estudios se observa que la mayor variación morfológica asociada a la dieta se relaciona con características como la longitud estándar, longitud y altura de la cabeza, longitud del tracto digestivo y la altura y ancho de la boca, asimismo, características del aparato faríngeo de los peces, como el tamaño de los dientes, longitud de los arcos branquiales y el número, longitud y distancia de las branquiespinas son relevantes (Van Oijen 1982, Encina & Granado-Lorencio 1990, Barón 2006). Las diferencias observadas en cuanto a caracteres morfológicos, entre las especies analizadas, teniendo estas significancia alguna en la selección y utilización de determinado recurso alimenticio concuerdan con las observaciones realizadas por Gatz (1979), Wikramanayake (1990), Wootton (1992), Sánchez *et. al.* (2003) y Barón (2006).

En conclusión, factores morfo-anatómicos (peso y longitud del intestino, principalmente), físicos (determinando patrones de distribución, tanto de presas como predadores), ecológicos (disponibilidad de potenciales presas en el medio, acceso y uso) y ontogénicos (en el caso de *A. monticola*) determinan cambios en la selección cuantitativa hacia el alimento por parte de las principales comunidades de peces de la quebrada Corozal.

### **Agradecimientos**

A Jorge Lobo, Eduardo Chacón y Marcelo Araya por su ayuda en el análisis estadístico y aportes varios en la mejora del escrito, a Carlos Garita por su ayuda en la colecta de especímenes, al Museo de Zoología (UCR) por el espacio brindado para el análisis, medición y determinación de muestras y a todos aquellos que de una u otra forma colaboraron en la consecución de este proyecto.

### **Bibliografía**

Allan J. 1995. Stream ecology structure and function of running waters. Chapman & Hall. Londres.

- Ault, T. R. & C. Johnson. 1998. Spatial variation in fish species richness on coral reefs: habitat fragmentation and stochastic structuring processes. *Oikos* 82: 354-364.
- Barón, M.B. 2006. Relaciones ecomorfológicas y de dieta en siete especies de peces (Characidae) en afluentes de la quebrada Yahuaraca (amazonia colombiana) capturados en un periodo de época seca. Para el título de biólogo. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.
- Barros, S. E. 2004. Alimentación de *Astyanax abramis* (Characiformes: Characidae) en el Embalse Cabra Corral, Salta, Noroeste de Argentina. *Rev. AquaTIC* 20: 88-96.
- Bussing, W. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Ed. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Castro, W. & R. M. Sánchez. 1994. Estudio íctico comparativo entre dos ambientes del río Yucao, Departamento del Meta. Tesis M.Sc. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Cotta-Ribeiro, T. & H. Molina-Ureña. 2009. Ontogenic changes in the feeding habits of the fishes *Agonostomus monticola* (Mugilidae) and *Brycon behreae* (Characidae), Térraba river, Costa Rica. *Rev. Biol. Tropical*, 57: 285-290.
- Crisci, J. y M. López-Armengol. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la taxonomía numérica. Organización de Estados Americanos (OEA). Washington.
- Encina, L. & C. Granado-Lorencio. 1990. Morfoecología trófica en el género *Barbus* (Pisces, Cyprinidae). *Limnética*, 6: 35-46.
- Espinoza, M. 2005. Efectos en la composición y estructura de peces desde la desembocadura hasta una catarata en uno de los afluentes del Río Cañaza. En: Bolaños, F. y R. Cordero (eds.). 2005. Curso Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado.
- Gatz, A. J. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60: 711-718.
- Gonzo, G. M., V. Martínez, R. Vera & D. Santos. 1998. Utilización de recursos y estructura en gremios de comunidades de peces en ríos de bajo orden. *Bol. Soc. Biol.*, 69: 131-140.
- Hahn, N. S., I. de Fatima Andrian, R. Fugi & V. L. L. de Almeida. 1997. Ecología Trófica. In A.E.A. Vazzoler, A.A. Agostinho y N.S. Hahn. A Planicie de Inundação do Alto Río Paraná. Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos.. EDUEM- Nupelia, Maringá.
- Laur, D. R. & A. W. Ebeling, 1983. Predator-prey relationships in surfperches. *Env. Biol. Fish.* 8 (314): 217-229 pp.
- Merritt, R. W. & K. W. Cummins. 1984. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. U.S.A.
- Pereira, C., W. Smith & E. Espíndola. 2004. Hábitos alimenticios de nueve especies de peces del embalse De Três Irmãos, São Paulo, Brasil. *Rev. Universidad y Ciencia. Número Especial I*: 33-38.
- Ramírez-Sánchez, A. 2008. Evaluación del efecto antropogénico sobre la preferencia de recursos de cuatro géneros de peces de agua dulce. 286-296 pp. En: Bolaños, F., J. Lobo y E. Chacón (eds.). 2008. Biología de Campo. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado.
- Rojas, J. R. & O. Rodríguez. 2008. Diversidad y abundancia ictiofaunística del río Grande de Térraba, sur de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56: 1429-1447.
- Roldán, G. 1996. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia. Fondo FEN Colombia, Colciencias. Universidad de Antioquia. Medellín.



- Sánchez, R., G. Galvis & P. Victoriano. 2003. Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del río Yucao, sistema del río Meta (Colombia). *Rev. Gayana* 67: 75-86.
- Segatti, N. H. & R. D. Luciana. 2003. Métodos para la evaluación de la alimentación natural de peces: ¿Qué estamos usando? *Interciencia* 28: 100-104.
- Soley, M. 2003. Comparación de la ictiofauna y evaluación del estado de salud de tres quebradas de Golfito, Costa Rica. 109-117 pp. En: Bolaños, F. y J. Lobo (eds.). 2003. *Curso Biología de Campo*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. Mimeografiado.
- Springer, M. 2006. Clave taxonómica para larvas de las familias del orden Trichoptera (Insecta) de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 54: 273-286.
- Van Oijen, M. J. P., 1982. Ecological differentiation among the piscivorous haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Neth. Zool.* 32: 336-363.
- Ward, J. V. 1992. *Aquatic Insect Ecology*. John Wiley & Sons, Inc.
- Walsh, G. & G. Fitzgerald, 1984. Resource utilization and coexistence of three species of sticklebacks (Gasterosteidae) in tidal salt-marsh pools. *J. Fish. Biol.* 25: 420-429.
- Wikramanayake, D. E. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, 7:1756-1764.
- Wootton, R. J. 1992. *Ecology of teleost fishes*. 2 ed. Chapman y Hall, Londres.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.



Fig. 1. Área de estudio: Quebrada La Lechería (Corozal), Golfito, Puntarenas. 1=Cuenca Baja, 2=Cuenca Media-Baja, 3=Cuenca Media-Alta, 4=Cuenca Alta.

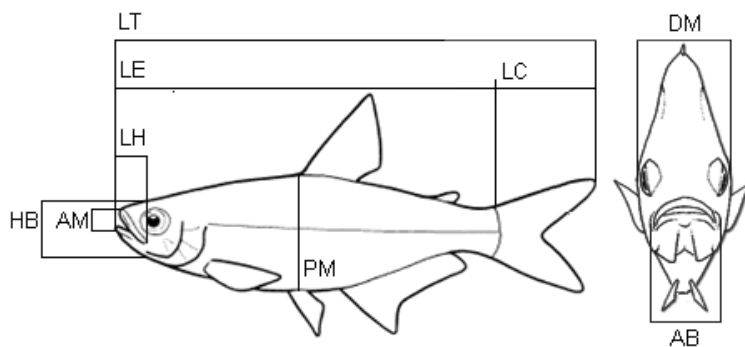


Fig. 2. Longitud Total (LT), Longitud Estandar (LE), Profundidad Máxima (PM), Diámetro Máximo (DM), Longitud del Hocico (LH), Ancho (AB) y Alto de la Boca (HB), Máxima Apertura Bucal (AM), Longitud de la Cola (LC).

Cuadro 1. Promedio y desviación estándar de las mediciones físico-ambientales, por sitio de muestreo.

Sitio (Cuenca)	Dist. al mar (m)	Altura (msnm)	Ancho (m)	Profundidad (cm)	Perifiton (%)	Apertura	Temp. (C°)
Alta	3150	80	4,46(0,88)	48,70(21,01)	25,83(18,00)	17,50(3,83)	22,90
Media-Alta	2300	32	4,23(1,13)	50,80(33,95)	30,00(22,14)	27,17(11,62)	23,50
Media-Baja	1230	19	5,67(0,93)	43,45(18,05)	60,00(15,16)	39,50(13,25)	24,60
Baja	695	8	5,38(2,42)	41,52(23,27)	22,50(14,40)	60,00(17,48)	26,10

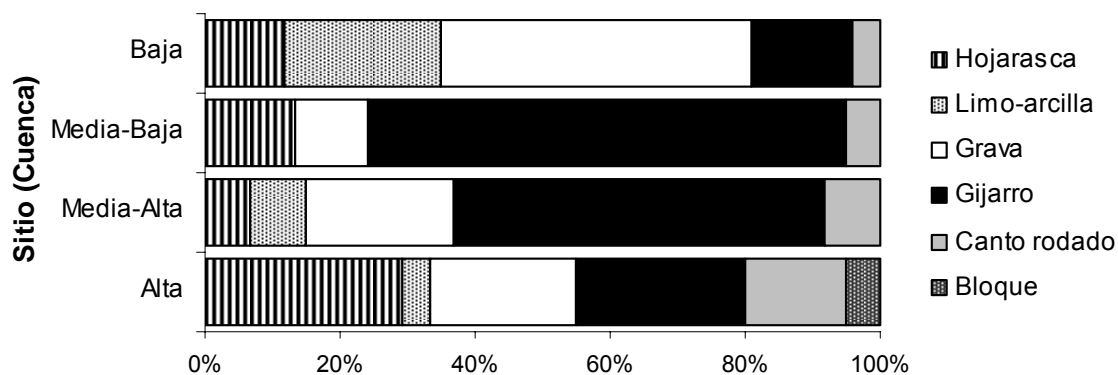


Fig. 3. Tipo de sustrato (composición porcentual promedio), según sitio de muestreo.

Cuadro 2. Peces. Número de individuos por especie por sitio (localización en la cuenca). Abundancia relativa (%) por especie.

Especie (Familia)	Alta	Media- Alta	Media- Baja	Baja	Total	Ab. Relativa
<i>Astyanax aeneus</i> (Characidae)	9	12	22	6	49	37.98
<i>Gobiomorus maculatus</i> (Eleotridae)	3	7	10	12	32	24.81
<i>Poeciliopsis turrubarensis</i> (Poeciliidae)	0	0	5	22	27	20.93
<i>Agonostomus monticola</i> (Mugilidae)	2	2	2	3	9	6.98
<i>Oxizigonectes dovii</i> (Anablepidae)	0	0	0	3	3	2.33
<i>Poecilia gillii</i> (Poeciliidae)	1	1	0	0	2	1.55
<i>Sicydium salvini</i> (Gobiidae)	0	0	2	0	2	1.55
<i>Awaous transandeanus</i> (Gobiidae)	0	0	1	0	1	0.78
<i>Bryconamericus terrabensis</i> (Characidae)	1	0	0	0	1	0.78
<i>Eleotris picta</i> (Eleotridae)	0	0	0	1	1	0.78
<i>Eucinostomus currani</i> (Gerreidae)	0	0	0	1	1	0.78
<i>Hemieleotris latifasciatus</i> (Eleotridae)	0	0	1	0	1	0.78
Total	16	22	43	48	129	

Cuadro 3. Macroinvertebrados acuáticos. Numero de individuos por taxa y abundancia relativa, por sitio y total.

Familia	Cuenca		Cuenca		Cuenca		Cuenca		Total	
	Alta		Media-Alta		Media-Baja		Baja			
Leptophlebiidae	25	7.74	41	14.86	36	13.14	12	4.26	114	9.87
Leptohyphidae	20	6.19	38	13.77	38	13.87	11	3.9	107	9.26
Chironomidae	21	6.5	24	8.7	33	12.04	29	10.28	107	9.26
Gerridae	26	8.05	16	5.8	38	13.87	25	8.87	105	9.09
Baetidae	37	11.46	32	11.59	30	10.95	1	0.35	100	8.66
Glossomatidae	69	21.36	7	2.54	3	1.09	0	0	79	6.84
Grapsidae-Larva	0	0	0	0	0	0	66	23.4	66	5.71
Veliidae	14	4.33	8	2.9	27	9.85	13	4.61	62	5.37
Neritidae	0	0	0	0	0	0	59	20.92	59	5.11
Hydropsychidae	26	8.05	19	6.88	4	1.46	9	3.19	58	5.02
Palaemonidae	4	1.24	14	5.07	18	6.57	7	2.48	43	3.72
Calamoceratidae	10	3.1	6	2.17	7	2.55	7	2.48	30	2.6
Philopotamidae	21	6.5	5	1.81	0	0	0	0	26	2.25
Elmidae	7	2.17	19	6.88	0	0	0	0	26	2.25
Psephenidae	5	1.55	6	2.17	0	0	10	3.55	21	1.82
Leptoceridae	6	1.86	0	0	6	2.19	4	1.42	16	1.39
Crambidae	6	1.86	4	1.45	3	1.09	2	0.71	15	1.3
Gastropoda1-Indet.	0	0	2	0.72	11	4.01	0	0	13	1.13
Planariidae	2	0.62	5	1.81	4	1.46	0	0	11	0.95
Otros	24	7.44	30	10.85	16	5.83	27	9.56	97	8.43
<b>Total indiv.</b>	323		276		274		282		<b>1155</b>	

**Otros:** Con menos de 10 capturas: Calopterygidae, Grapsidae-adulto, Xiphocentronidae, Gastropoda, Simuliidae, Hydroptilidae, Tipulidae, Perlidae, Caenidae, Culicidae, Coenagrionidae, Ptilodactylidae, Libellulidae, Collembola, Polycentropodidae, Megapodagrionidae, Dytisticidae, Notonectidae, Hydrometridae, Gelastocoridae, Dixidae, Blatodea, Gomphidae, Corydalidae, Nepidae, Dryopidae y Annelida.

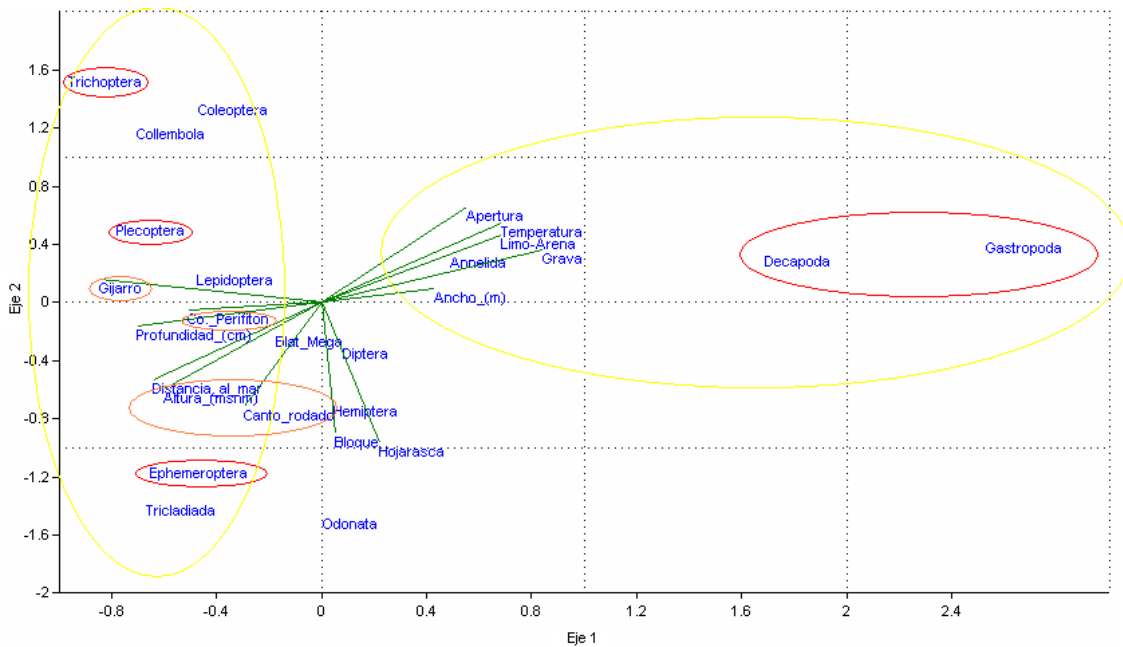


Figura 4. Autovectores de los 2 ejes principales del ACC de la abundancia de macroinvertebrados acuáticos por sitio según las características del hábitat medidas. La longitud del vector (verde), correspondiente a cada variable físico-ambiental, se corresponde con el aporte total a la inercia en cada uno de los componentes principales. En amarillo se observan los 2 grupos de asociaciones, en rojo los principales taxa dentro de cada grupo.

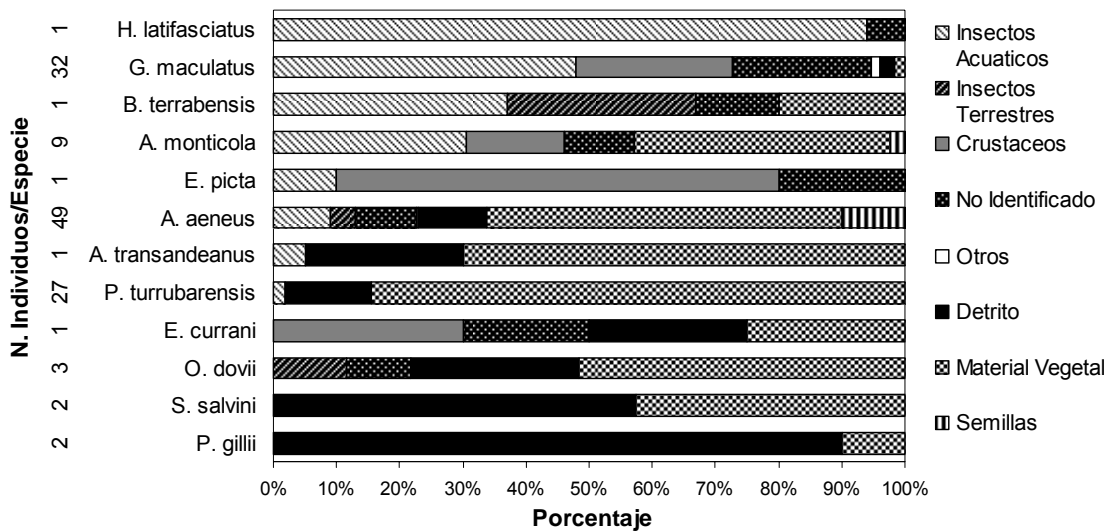


Fig. 5. Composición relativa promedio de ítems alimenticios, según especie y número de ejemplares examinados por especie.

Cuadro 4. Ítems alimenticios encontrados en estómagos de *A. aeneus*, abundancia relativa y proporción de biomasa.

Item	Ab. Numérica	Proporción Biomasa
Material Vegetal	-	0.561
Detrito	-	0.109
Semillas	-	0.100
No Identificado	-	0.096
Formicidae	0.132	0.039
Leptophlebiidae	0.199	0.029
Baetidae	0.192	0.018
Chironomidae	0.232	0.015
Leptohiphidae	0.053	0.007
Apidae	0.026	0.005
Hydropsychidae	0.053	0.005
Otros	0.112	0.016

Otros: Elmidae (0.026;0.004), Escamas (0.033;0.004), Naucoridae (0.007; 0.003), Xiphocentronidae (0.026; 0.003), Coleoptera (0.013;0.001) e Hymenoptera (0.007,0.001)

Cuadro 5. Ítems alimenticios encontrados en estómagos de *G. maculatus*, abundancia relativa y proporción de biomasa.

Item	Ab. Numérica	Proporción Biomasa
Grapsidae-larva	0.482	0.241
No Identificado	-	0.219
Calopterygidae	0.012	0.076
Leptophlebiidae	0.093	0.074
Hydropsychidae	0.055	0.073
Baetidae	0.090	0.052
Chironomidae	0.171	0.050
Libellulidae	0.009	0.039
Leptohiphidae	0.034	0.028
Detrito	-	0.025
Coenagrionidae	0.001	0.023
Hydrometridae	0.012	0.022
Otros	0.041	0.079

Otros: Leptoceridae (0.007; 0,019), Material Vegetal (-; 0.015), Neritidae (0.012; 0.014), Gomphidae (0.001; 0.006), Palaemonidae (0.004; 0.006), Megapodagrionidae (0.001; 0,005), Caenidae (0.003; 0.004), Calamoceratidae (0.003; 0.003), Tipulidae (0.001; 0.003), Elmidae (0.003; 0.002), Hydroptilidae (0.003; 0.001) y Simuliidae (0.001; <0.001)

Cuadro 6. Ítems alimenticios encontrados en estómagos de *A. monticola*, abundancia relativa y proporción de biomasa.

Ítem	Abundancia Numérica	Proporción Biomasa
Material Vegetal	-	0.406
Grapsidae-larva	0.320	0.156
No Identificado	-	0.111
Leptophlebiidae	0.206	0.089
Leptohiphidae	0.144	0.072
Baetidae	0.155	0.058
Elmidae	0.082	0.050
Hydropsychidae	0.031	0.028
Semillas	-	0.022
Chironomidae	0.062	0.009

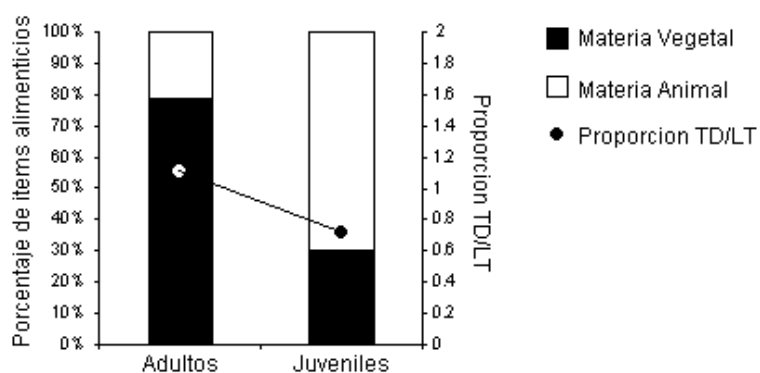


Fig. 6. Proporción de Materia Vegetal y Animal en estómagos de *A. monticola* según estadio de desarrollo. Proporción TD/LT en individuos de *A. monticola* según estadio.

Cuadro 7. Importancia relativa, como recurso alimenticio, según %biomasa y número de presas consumidas (proporción relativa) e identificadas en estómagos y en el medio.

Categoría/Taxa	% Biomasa	Taxa	Ab. Numérica	Ab. Numérica
			Estómago	Medio
Material Vegetal	45.2	Grapsidae-Larva	0.357	0.057
Detrito	10.8	Chironomidae	0.219	0.093
No Identificado	10.5	Leptophlebiidae	0.110	0.099
Grapsidae-Larva	7.6	Baetidae	0.102	0.087
Semillas	4	Hydropsychidae	0.046	0.050
Leptophlebiidae	3.6	Leptohyphidae	0.044	0.093
Chironomidae	3	Formicidae	0.031	-
Baetidae	2.4	Elmidae	0.015	0.022
Hydropsychidae	2.2	Leptoceridae	0.009	0.014
Calopterygidae	1.9	Calopterygidae	0.008	0.008

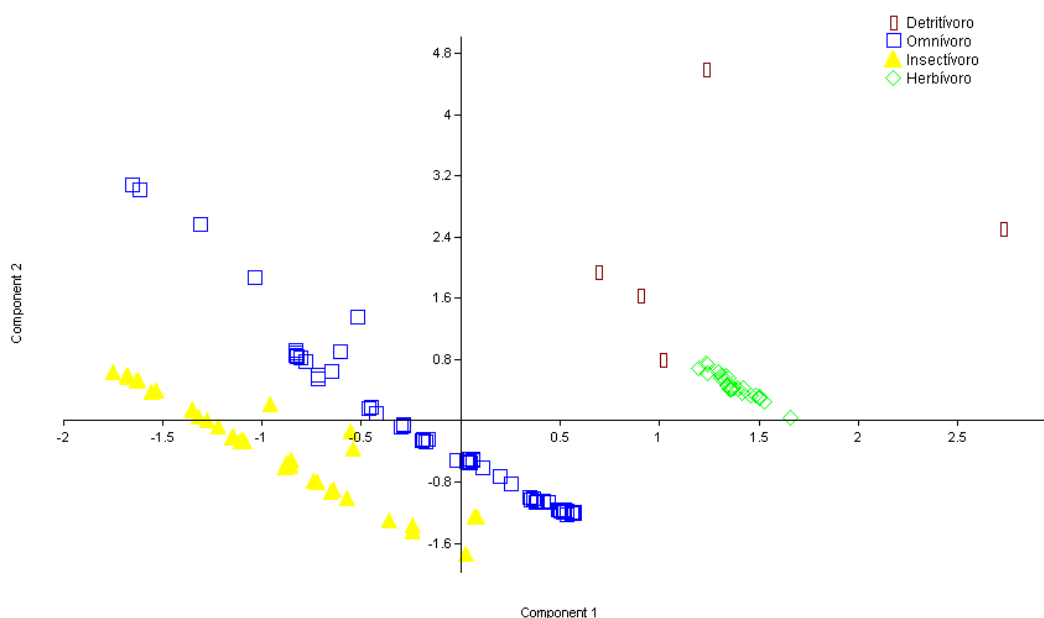


Fig. 7. Análisis de componentes principales. Variables morfométricas determinando categorías tróficas.

Cuadro 8. Resultados ACP.

Componente	Eigenvalor	%Varianza	PT	TD	LH	PM	DM
1	0.286	64.217	-0.705	0.703	-0.050	0.023	-0.009
2	0.151	33.881	0.699	0.708	-0.005	-0.030	0.034



## **Efecto de la concentración del insecticida cipermetrina en el desarrollo y comportamiento de renacuajos de *Smilisca sordida* (Peters, 1863) (Fam: HYLIDAE)**

Carolina Salas\_Rojas

La cipermetrina es un insecticida piretroide ampliamente utilizado para control de plagas y un uso indebido puede causar mortalidad en organismos acuáticos. Con este trabajo se determinó la toxicidad producida por cipermetrina a 48 h de exposición (LC5048h), la concentración que no causa ningún efecto (NOEC) y efectos subletales sobre el peso y en el comportamiento de los renacuajos de rana *Smilisca sordida* expuestos a diferentes concentraciones de cipermetrina. El LC5048h fue de 14.8 µg/L, mientras que el EC50 fue de 4.11 µg/L, el peso de los renacuajos no varió entre los tratamientos en el primer día, mientras que en el cuarto día fue diferente con respecto al control. Los renacuajos expuestos a las concentraciones alta y media respondieron menos al estímulo comparado con los renacuajos que no poseían ninguna concentración de cipermetrina ( $\chi^2=6.124$ , gl:1,  $p=0.03$ ). La cipermetrina a una concentración baja causó alteraciones en el comportamiento y fisiología de los renacuajos por lo que se considera relativamente tóxica para renacuajos.

**Palabras clave:** Cipermetrina, contaminación del agua, anfibios, efectos subletales.

Los anfibios están sufriendo fuertes disminuciones en sus poblaciones en varias partes del mundo (Houlahan *et al.* 2000, Blaustein y Kiesecker 2002) y están asociadas principalmente a actividades humanas y alteraciones en ambiente, aunque el uso de sustancias tóxicas ha tomado gran importancia en los últimos años (Blaustein y Wake 1990, Sparling *et al.* 2001).

Los plaguicidas son ampliamente utilizados en la agricultura para el control de plagas, entre ellos la cipermetrina, es muy eficiente en el control de plagas de insectos tanto a nivel agrícola como forestal (NPIC 1998), ubicado dentro del grupo de los piretroides presenta un mecanismo de acción basado en depolarización de la membrana nerviosa y causa síntomas como movimiento constante de las extremidades, alteraciones en la vista y en última instancia, la muerte.

En Costa Rica hay poco conocimiento sobre el efecto de los plaguicidas en los anfibios, se sabe que la principal fuente de exposición se da en los cultivos agrícolas pues estos que ofrecen una variedad de hábitat para muchas especies de ranas (Salas 2003), sin embargo, el uso de estas sustancias no es necesariamente para control de plagas, si no, se usan en prácticas de capturas de camarones de río, en Costa Rica esta práctica es común en zonas rivereñas y consiste en aplicar algún tóxico a un río o quebrada para hacer más fácil la captura de los camarones. Este tipo de contaminación es puntual se aplican plaguicidas como la cipermetrina, donde se utiliza una alta concentración de la sustancia para lograr un efecto rápido.

En el caso de organismos acuáticos como peces, en condiciones ambientales, no se encontró ningún efecto a concentraciones de 2.6 g/L de cipermetrina y para estados de vida tempranos en peces a concentraciones de 0.09 a 0.03 g/l no hay efectos observables (Greulich y Pflugmacher 2004). Dado que no hay información sobre el efecto en el desarrollo de las ranas de Costa Rica, es necesario la utilización de bioensayos que permitan evaluar bajo condiciones controladas el efecto de las sustancias tóxicas sobre diferentes organismos y especialmente sobre especies nativas. Para este estudio se utilizó larvas de la rana *Smilisca sordida*, una especie muy común a lo largo de Costa Rica, se les encuentra en quebradas rocosas de bajo caudal y poca profundidad donde deposita los huevos en nidos que realiza dentro del agua, las larvas son bentónicas y

viven en sitios poco profundos y aguas claras (Savage 2002). Su medio de vida hace a esta especie que este en constante contacto con contaminantes en ambientes acuáticos.

Ante las fuertes mortalidades por invertebrados acuáticos por adición de cipermetrina al río Colosal, en este estudio se determinó una concentración letal, concentraciones subletal y efectos en el comportamiento de renacuajos de *S. sordida* expuestos a diferentes concentraciones de este compuesto.

### **Materiales y métodos**

Los renacuajos de *S. sordida* fueron colectados en la quebrada Colosal, Golfito, Puntarenas, Costa Rica. Los renacuajos fueron mantenidos en condiciones ambientales temperatura promedio de 28°C, periodo de luz-oscuridad aproximadamente 12h: 12h, en un recipiente plástico de 5 L con agua del tubo declorada. En el laboratorio se determinó el desarrollo embrionario de los renacuajos por la presencia de características morfológicas distintivas según la tabla de desarrollo cronológico (Gosner 1960). Los renacuajos fueron alimentados con lechuga hervida *at libitum* cada 48 h. Los renacuajos fueron recolectados 24 h antes de iniciar las pruebas para garantizar que no hubiera ninguno afectado durante el transporte hasta el laboratorio y no alterara el bioensayo con alguna mortalidad. Las soluciones de exposición fueron preparadas disolviendo el plaguicida piretroide cipermetrina de uso veterinario (40 % de pureza, CYNOFF<sub>40WP</sub><sup>®</sup>) en agua declorada para obtener concentraciones nominales: 16, 8, 4 y 4, 2, 1 µg/L. Para cada experimento fueron colocados 10 renacuajos de condiciones corporales similares en estado 25 (Gosner 1960) en envases de 400 ml, con tres repeticiones para cada concentración. Para mantener la concentración nominal constante se realizó un cambio de agua a las 48 h utilizando el sistema estático de renovación. Para determinar si la concentración de cipermetrina afecta la sobrevivencia de los renacuajos se analizó la proporción de individuos que murieran a concentraciones desde 300 hasta 4 µg/L y así obtener una concentración que produjera la mortalidad del 50 % de la población a las 48 h (LC<sub>50</sub><sub>48h</sub>), se observó mortalidad a las 24 y 48 horas. Además se obtuvo la concentración más baja que se observe un efecto (NOEC). A partir de NOEC se formularon concentraciones de 4, 2, 1, 0 µg/L, conocidas como concentración alta, media, baja y control, para observar efectos subletales como variaciones en el peso, este se midió utilizando una balanza analítica durante el primer y último día de exposición. Además, se observaron efectos en el comportamiento por medio de una prueba de estímulo que se realizó el último día de exposición, esta prueba se hizo a 15 renacuajos por cada concentración y el control. Los renacuajos fueron colocados en cajas petri de 10 cm de diámetro que contenían agua del tubo declorada, se les dejó por un minuto para que se aclimataran. Cada uno de los renacuajos se les presentó un estímulo con una paleta de madera acercándosela al frente, esto se repitió 6 veces cada 10 segundos para completar un minuto por renacuajo. Para observar la respuesta al estímulo los renacuajos fueron grabados con una cámara Ipod nano Apple<sup>®</sup>, 7 pixels y se contabilizó como respuesta positiva el número de veces que el renacuajo realizaba algún movimiento o desplazamiento dentro de la caja de petri.

Se utilizó el programa SPSS versión 17.0 para el análisis de los datos. Para el cálculo de CL<sub>50</sub> se utilizó el análisis Probit que depende de: concentración de la sustancia o dosis (*d*), número de individuos (*n*), número de organismos muertos o afectados (*r*), Porcentaje de efecto (*p*)  $p = (r/n) \times 100$ . Al representar la gráfica relación dosis –respuesta (*p* vs. *d*) se genera una curva parabólica que no se ajusta a un modelo lineal, por lo que se transforma *d* a una escala logarítmica ( $X = \log_{10}(d)$ ). De esta forma la distribución *p* vs. *X* es normal. Se utilizan tablas Probit para transformar *p* a unidades Probit y se obtiene una distribución en un sistema bivariado. El Probit es una transformación sobre la tasa de

efecto ( $p$ ), y la ecuación generada es de la forma:  $y = a + bx$ ;  $y$  (expresado en unidades Probit) =  $z+5$ ;  $z$  = variable normal estándar =  $z_0$  tal que la  $\text{Prob}(z < z_0) = p$  a y  $b$  son estimadores de la recta de regresión. Así cuando  $p = 50\%$  entonces  $y = 5$  por lo tanto  $x_5 = \log_{10} CL_{50}$  entonces  $CL_{50} = 10^{x_5}$  (Díaz\_Baez *et al.* 2004).

Para ver si había un efecto en el peso de los renacuajos se aplicó una ANDEVA de una vía y una prueba *a posteriori* de Tukey para el día uno y el día cuatro y así determinar diferencias en el peso según la concentración. Para determinar si había diferencias en el comportamiento por efecto de la concentración se utilizó una  $\chi^2$  para ver diferencias en la respuesta al estímulo entre todos los tratamientos aplicados y entre las concentraciones control y alta (Zar 1999).

## Resultados

EL  $LC_{50_{48h}}$  de cipermetrina para los renacuajos de *S. sordida* fue de 14.8  $\mu\text{g/L}$  (límites de confianza: 3.924-36.344  $\mu\text{g/L}$ ), mientras que el  $EC_{50}$  fue de 4.11  $\mu\text{g/L}$  (Fig. 1). En el caso de el peso, los renacuajos en el primer día no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos aplicados ( $F = 0.406_{gl:3,116}$   $p = 0.749$ ) (Fig. 2), mientras que en el último día de exposición a la cipermetrina, los renacuajos presentaron diferencias en el peso ( $F = 4.59_{gl:3,116}$   $p = 0.04$ ), en la prueba a posterior no se observan diferencias entre el control y la concentración baja ( $p = 0.09$ ), aunque si se presentaron diferencias entre el control y las concentraciones media y alta ( $p = 0.03$ ) (Fig. 3). Al realizar el análisis en el comportamiento, si se observaron diferencias en la respuesta ante un estímulo entre los tratamientos ( $\chi^2 = 18.37$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.001$ ) y los renacuajos del control respondieron diferente a los de la concentración media ( $\chi^2 = 6.124$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.03$ ) y alta ( $\chi^2 = 8.29$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.04$ ; Fig. 4)

## Discusión

En este estudio el  $LC_{50}$  48 h para cipermetrina en renacuajos de *S. sordida* fue de 14.8  $\mu\text{g/L}$ , esta es una concentración mucho más baja que la reportada por Greulich y Pflugmacher (2004) en la que encontró que a 1.0 g/L de cipermetrina después de 24 h de exposición, el 38 % de los renacuajos de *Rana arvalis* murió. En caso de otros organismos, se encontró que es altamente tóxica principalmente para peces, el  $LC_{50_{96h}}$  de cipermetrina para trucha arcoíris es de 8.2  $\mu\text{g/L}$  y para las mojarra es de 1.8  $\mu\text{g/L}$  (Cox 1996) y en la tilapia *Oreochromis niloticus* el  $LC_{50_{96h}}$  para este compuesto es de 5.99  $\mu\text{g/L}$  (Rabia 2009), concentraciones que fueron similares a las presentadas en este estudio. Incluso para invertebrados acuáticos como dafnia y pequeños invertebrados las concentraciones de 0.2  $\mu\text{g/L}$  de cipermetrina causan mortalidad, lo que se considera altamente tóxica ya que son concentraciones bajas que causan un efecto drástico en las poblaciones a diferentes niveles tróficos.

A concentraciones bajas, entre 4 a 1  $\mu\text{g/L}$  de cipermetrina no hubo mortalidad, sin embargo, sí se observaron cambios en la fisiología de los renacuajos, los que sufrieron una reducción en el peso después del cuarto día de exposición, condición que se encontró en concentraciones menores 0.05 ppm, donde se ha visto que los renacuajos de *Bombina variagata* redujeron su alimentación después de dos semanas de exposición (Cox 1998).

Otro de los efectos observados en los renacuajos a concentraciones que no causaron mortalidad, fue en el comportamiento, los que estaban expuestos a las concentración media y alta, respondieron menos veces cuando se les presentó un estímulo, el efecto de la cipermetrina sobre el sistema nervioso puede alterar su conducta, ya que generan una alteración de la transmisión del impulso nervioso y provoca una modificación en el canal del sodio de la membrana nerviosa (ASTDR 2003). Renacuajos

de *Rana arvalis* desarrollaron anomalías físicas y en el comportamiento, a una concentración de 0.1 g/L cipermetrin en 24 h de exposición, 40 % de estos renacuajos presentaron claras indicaciones de una disminución en la respuesta de reacción, tanto como espasmos, convulsiones y torsión, contracción del cuerpo y de la cola cuando se aplicó un estímulo (Greulich y Pflugmacher 2004). Y aún a concentraciones mucho menores (1 µg/L) se han observado comportamientos anormales en los renacuajos de *Rana temporaria* como nado descoordinado y pérdida de balance, además se produjeron tanto respuestas lentas como hiperactividad sin dirección lo que a nivel de vida silvestre puede afectar la forma que se evite la depredación (Johansson *et al.* 2006).

La exposición a cipermetrina causó efectos indirectos sobre los renacuajos durante el tiempo de exposición, aún a concentraciones bajas, y puede darse un efecto retardado al finalizar la exposición al plaguicida causando mortalidad en días posteriores a la exposición (Jones *et al.* 2009). La cipermetrina es metabolizada y eliminada más lento en los peces que los mamíferos o aves, tiene potencial moderado de acumularse en organismos acuáticos, en el caso de la trucha la bioacumulación fue 1200 veces más que la concentración de cipermetrina del agua ambiente (Cox 1996).

Es necesario aplicar métodos de pruebas toxicológicas en estadios tempranos de vida de los anfibios, a nivel embrional para detectar daños teratogénicos que puedan afectar el desarrollo normal del anfibio adulto y también evaluar durante la etapa larval cambios o alteraciones producidas ya que en estas etapas los anfibios son mucho más sensibles y a diferencia de los peces poseen condiciones limitadas en su hábitat lo que les dificulta moverse hacia lugares menos afectados (Rowe *et al.* 2001).

### **Agradecimientos**

Quiero agradecer a Federico Bolaños, Eduardo Chacón y Jorge Lobo por sus comentarios en el desarrollo de esta investigación y asesoría en el análisis estadístico. A Yelma Pinto y Beatriz Willink por acompañarme al campo y al resto de integrantes del curso de Biología de Campo por la donación del material para la ejecución de las pruebas.

### **Bibliografía**

- ASTDR. 2003. Pyrethrinin and pyrethroids. Agency for toxic Substances and disease registry. <http://www.atsdr.cdc.gov/es/>
- Blaustein, A. y D. B. Wake. 1990. Declining amphibian populations: a global phenomenon? Trends in Ecology and Evolution 5: 203–204.
- Blaustein, A. y J. Kiesecker. 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. Ecology Letters 5:597–608.
- Cox, C. 1996. Insecticide factsheet: cypermethrin. Journal of Pesticide Reform 16: 15-20
- Cox, C. 1998. Insecticide factsheet: cypermethrin. Journal of Pesticide Reform 18: 30-36
- Díaz\_Baez, M., G, Bulus\_Rossini y Y. Pica\_Granados. 2004. Métodos Estadísticos para el Análisis de Resultados de Toxicidad. 45-76 p. *In*: L. Castillo. Ensayos Toxicológicos y Métodos para la Evaluación de Calidad de Aguas: Estandarización, intercalibración, resultados y aplicaciones. México.
- Gosner, K. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica 16: 183-190.
- Greulich, K y S. Pflugmacher. 2004. Uptake and effects on detoxication enzymes of cypermethrin in embryos and tadpoles of amphibians. Archives of Environmental Contamination and Toxicology 47: 489–495.

- Houlahan, J., C. Findlay, B. Schmidt, A. Meyer y S. Kuzmin. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population decline. *Nature* 404: 752–755.
- Johansson, M., H. Piha, H. Kylin y J. Merila. 2006. Toxicity of six pesticides to common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25: 3164–3170
- Jones, K., J. Hammond y R. Relyea. 2009. Very Highly toxic effects of endosulfan across nine species of tadpoles: lag effects and family-level sensitivity. *Environmental Toxicology and Chemistry* 28: 1939–1945.
- NPIC. 1998. National Pesticide Information Center. Environmental Protection Agency. <http://ace.orst.edu/info/extoxnet/>
- Rabia, S. 2009. Investigation of Acute Toxicity of Alpha-Cypermethrin on Adult Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 9: 85-89.
- Rowe, C., W Hopkins y C. Bridges. 2001. Physiological ecology of amphibians in relation to susceptibility to natural and anthropogenic factors. *In*: Linder *et al.* 2001. *Amphibian Decline: An integrated analysis of multiple stressor effects*. Society of Environmental Toxicology and Chemistry. Estados Unidos. 450 pp.
- Salas R. 2003. Diversidad y abundancia de anfibios en dos fincas bananeras con diferente manejo agrícola en la zona Caribe de Costa Rica. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional, Costa Rica.
- Savage, J. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. The University of Chicago, Estados Unidos. 934 p.
- Sparling, D., G. Fellers y L. McConnell. 2001. Pesticides and Amphibian population declines in California, USA. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 20: 1591-1595
- Zar. J. H. 1999. *Bioestadistical Analysis*. 4° ed. Prentice Hall. Estados Unidos. 663 p

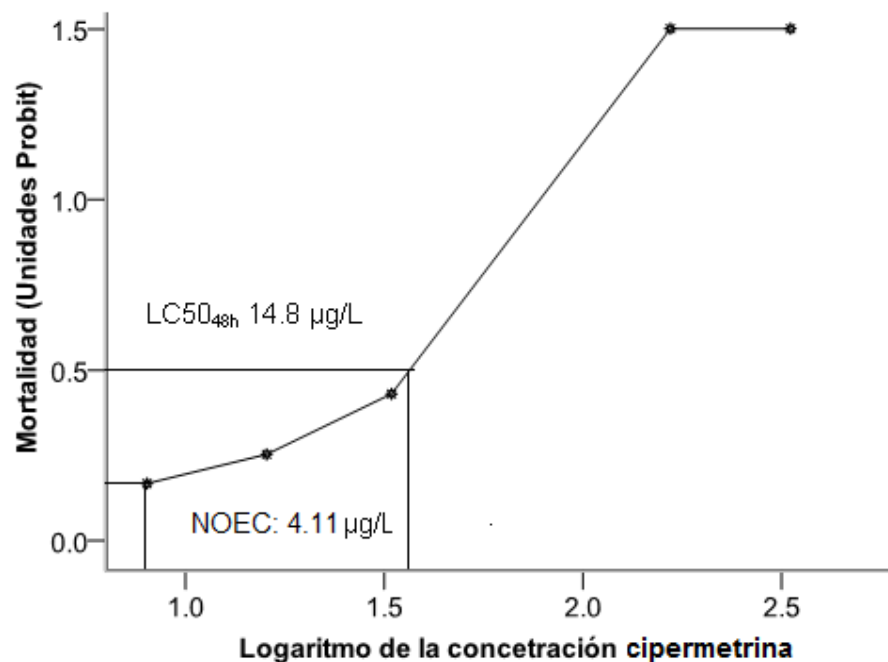


Figura.1. Mortalidad (unidades Probit) de renacuajos de *S. sordida* expuestas a diferentes concentraciones de cipermetrina (40% pureza).

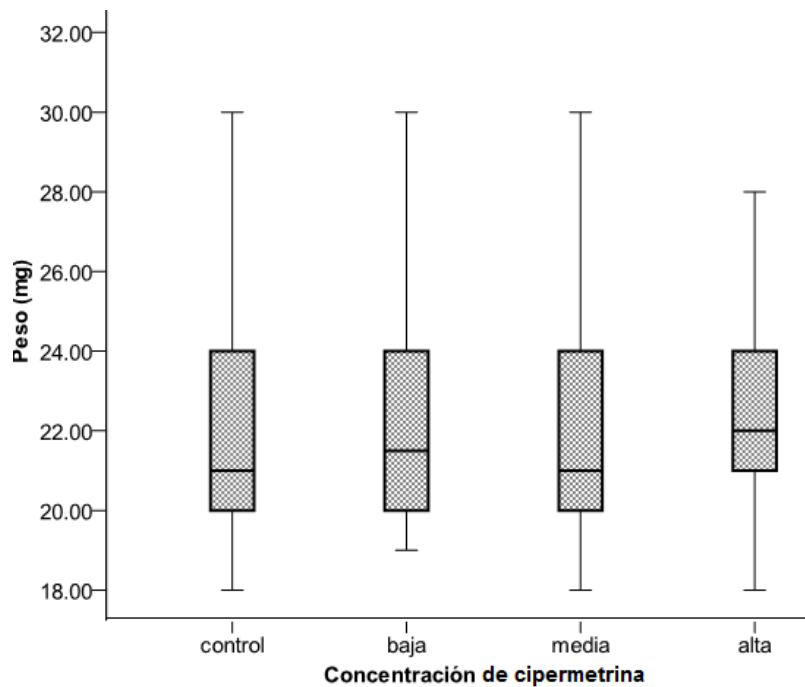


Fig 2. Peso promedio en mg (+ 1 DE) de los renacuajos expuestos a diferentes concentraciones (baja 1 µg/L, media 2 µg/L y alta 4 µg/L) de cipermetrina en el primer día de exposición.

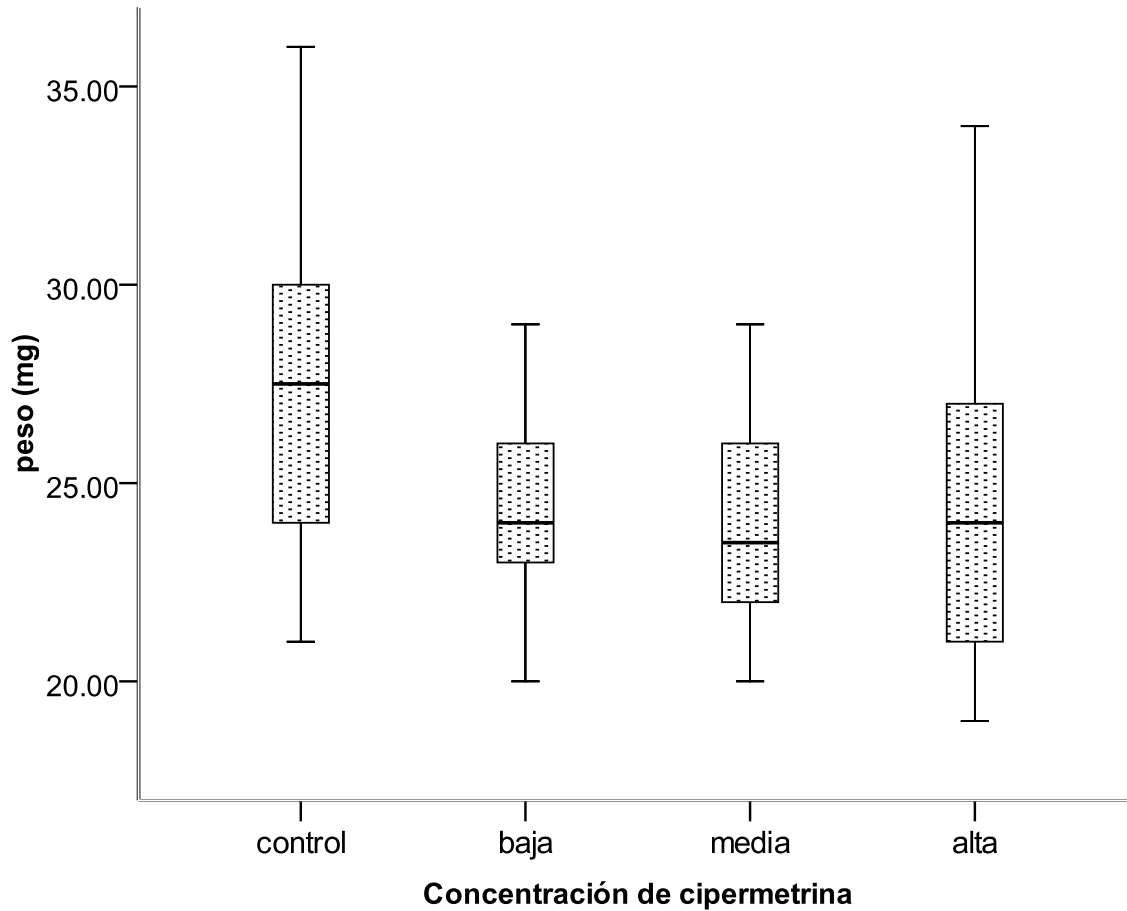


Fig. 3. Peso promedio en mg (+ 1 DE) de los renacuajos de *S. sordida* expuestos a diferentes concentraciones (control 0  $\mu\text{g/L}$  y baja 1  $\mu\text{g/L}$ , media 2  $\mu\text{g/L}$  y alta 4  $\mu\text{g/L}$ ) de cipermetrina en el cuarto día de exposición.

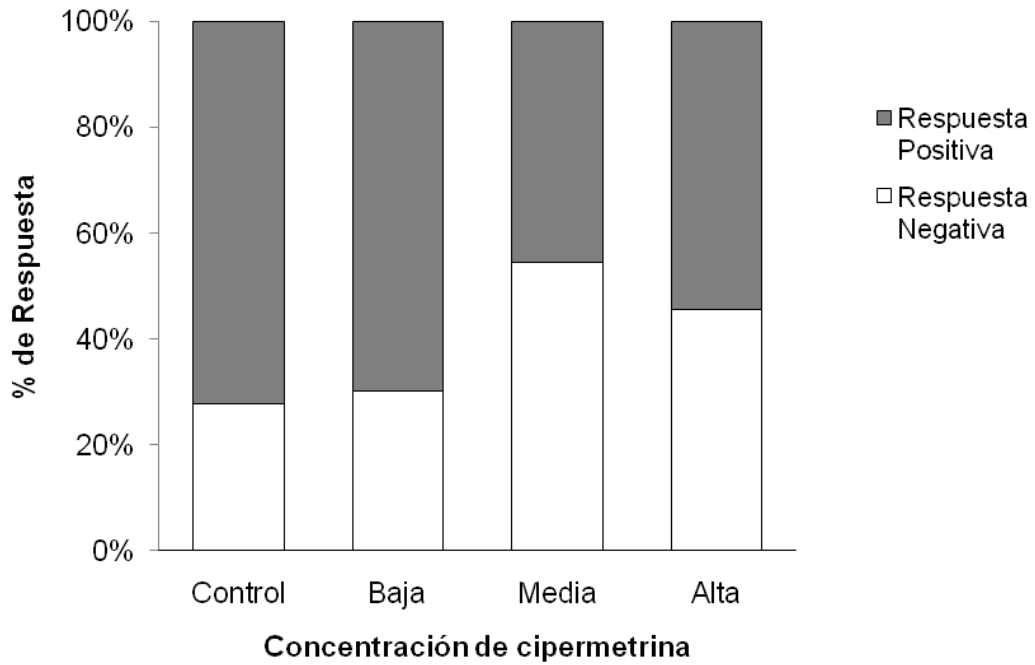


Fig. 4. Porcentaje de respuestas positivas y negativas ante un estímulo de los renacuajos expuestos a diferentes concentraciones (control, baja 1  $\mu\text{g/L}$ , media 2  $\mu\text{g/L}$  y alta 4  $\mu\text{g/L}$ ).



## Distribución espacial en sitios reproductivos y escogencia de la percha por machos de *Smilisca sordida* (Anura: Hylidae)

Yelma Pinto-Valerín

Los anuros son influenciados por la heterogeneidad espacial, respondiendo principalmente a la estructura del hábitat en lugar de la presencia o ausencia de otras especies. El objetivo del estudio es determinar la distribución espacial de los machos de *Smilisca sordida* en los sitios reproductivos, además se pretende determinar la relación entre el tamaño del individuo y la escogencia de la percha. Se realizaron 37 transectos de 10 m de largo por 1 m de ancho cada uno, donde se contó el número de individuos y se calculó el coeficiente de dispersión para determinar la distribución espacial. Para la selección de la percha se utilizaron 68 individuos, se midieron las siguientes variables: Longitud hocico-ano, longitud del sitio de percha al agua, la distancia mínima de la percha a la vegetación y la distancia máxima a la vegetación, altura de la piedra y área de la piedra. Los datos presentaron una distribución de Poisson, los machos están distribuidos al azar en los sitios de percha. El tamaño del macho no explica la distancia mínima a la orilla, ni el área y altura de la piedra. Sin embargo al aumentar el tamaño del macho aumenta la distancia máxima del sitio de percha a la orilla de la quebrada.

**Palabras clave:** percha, distribución espacial, La Cañaza, Hylidos, *Smilisca sordida*

La investigación y cuantificación de la diversidad de especies y la estructura de las comunidades ha sido una meta en común tanto para los ecólogos de comunidades como para los biólogos evolutivos, especialmente en regiones tropicales que tienden a tener una biodiversidad muy alta (Blair y Doan 2009). En diversos trabajos se ha encontrado que muchos grupos animales son influenciados por la heterogeneidad espacial, respondiendo principalmente a la estructura del hábitat en lugar de la presencia o ausencia de otras especies (García-R. *et al.* 2005).

La forma en que las diversas comunidades utilizan los recursos espacio, dieta y tiempo es de suma importancia para la estructura de las comunidades de anfibios, ya que las interacciones competitivas ayudan a moldear su estructura (Muñoz-Guerrero *et al.* 2007, Woolbright 1985). La disponibilidad del hábitat así como las características físicas y de comportamiento son las que van a dictar el tipo de hábitat que una especie puede utilizar (Zorro 2007), que en muchos casos dependen de la humedad, temperatura y otras características del microhábitat (Ojeda 2007).

El comportamiento de territorialidad ha sido observado en muchos grupos animales, incluyendo anfibios tanto en zonas templadas como tropicales (Robertson, 1986; Lutz, 1960), donde el territorio es parte del ambiente de cada individuo y de donde tiene prioridad sobre los recursos presentes en esa área (Pröhl 2005, Martin *et al.* 1986). Se ha sugerido que el canto en los machos puede ser bifuncional, siendo utilizado para atraer hembras y para defender el territorio (van Wijngaarden y van Gol 1994, Bernal *et al.* 2004, Lozano *et al.* 2005, Pröhl 2005, Kadadevaru y Kanamadi 2001). Los machos que son territoriales utilizan las vocalizaciones y el combate físico para defender su territorio (Given 1988) y principalmente para establecerlo, al igual que los sitios donde se perchan (Kadadevaru y Kanamadi 2001). El éxito reproductivo de los machos depende de su habilidad para atraer hembras a los sitios de percha y de evitar interferencias con otros machos (Given 1988).

*S. sordida* es una especie que se encuentra cerca de riachuelos en tierras bajas y bosques húmedos, siendo de hábitos nocturnos, pudiéndose encontrar en vegetaciones bajas si es que no se encuentran en la quebrada sobre piedras (Savage 2002). Los machos cantan durante la época seca, puede ser un solo canto o darse en una rápida

sucesión de varios machos que puede durar de 5 a 10 segundos (Guyer y Donnelly 2005). Las hembras construyen los nidos mientras se encuentran en amplexo con el macho, y pueden adoptar varios métodos cuando ponen los huevos, los pueden enterrar, ponerlos pegados al sustrato o sobre la superficie del agua (Malone 2006).

El objetivo del estudio es determinar la distribución espacial de los machos de *Smilisca sordida* en los sitios reproductivos. Además se pretende determinar la relación entre el tamaño del individuo y la escogencia de la percha tomando en cuenta factores como la distancia al agua, ambas orillas del río y el área y altura de la piedra en que se perchaban.

## **Materiales y Métodos**

Se muestreo durante 10 días en el mes de enero en la Quebrada La Cañaza en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, durante las noches. Para así poder determinar la distribución espacial de los machos de *S. sordida* en los sitios reproductivos así como la selección de la percha por parte de los machos.

*Distribución espacial.*- Se realizaron 37 transectos de 10 m de largo por 1 m de ancho cada uno, donde se contó el número de individuos presentes. Se calculó el coeficiente de dispersión y se realizó un chi cuadrado ( $X^2$ ) de dos colas para determinar si el valor obtenido es significativamente diferente de 1. Se vio el ajuste a una distribución de Poisson, donde las frecuencias esperadas y observadas fueron comparadas con un  $X^2$ .

*Selección de la percha.*-El estudio se realizó con 68 machos de *S. sordida*, que se encontraron perchados sobre piedras a la orilla de la quebrada La Cañaza. A cada uno de los individuos se les tomó en cuenta las siguientes variables: Longitud hocico-ano, longitud del sitio de percha al agua, distancia mínima a la orilla y distancia máxima a la orilla, altura de la piedra y área de la piedra.

La longitud hocico-ano se midió con una regla metálica de 20 cm, la longitud a ambas orillas del río y al agua se realizó con una cinta métrica de 30 m. Para determinar el área y la altura de la piedra se tomaron fotografías de estas y luego se calcularon por medio del programa Image tool 3.0. Los individuos se marcaron mediante la corta de dedos.

Los datos fueron analizados por medio de regresiones simples. En X se colocó el tamaño hocico-ano, mientras que en Y se colocaron la distancia al agua, distancia a la vegetación más cercana y a la más lejana, tamaño de la piedra, altura y además se agregaron dos interacciones una entre altura y área de la piedra y la otra entre las dos distancias de la vegetación.

## **Resultados**

*Distribución espacial.* -Para los 37 transectos realizados se obtuvo un promedio de 1.94, con una desviación estándar de 1.40 individuos. El coeficiente de dispersión obtenido es de: 0.72, sin embargo no es significativamente diferente de 1 ( $X^2= 25.94$ ,  $gl= 36$ ,  $p= 0.2158$ ). Los machos se distribuyen al azar en los sitios de percha. La frecuencia de ranas esperada por transecto es muy similar a la esperada (Fig. 1), y no hay diferencias significativas entre ellas ( $X^2= 3.47$ ,  $gl= 4$ ,  $p= 0.4824$ ).

*Selección de la percha.*-El tamaño del macho no explica la distancia de la percha al agua (Fig. 2a) ( $t= 1.13$ ,  $p=0.2642$ ), tampoco explica la distancia mínima de la percha a la orilla (Fig. 2b) ( $t= 1.08$ ,  $p= 0.2827$ ), ni el área de la piedra (Fig. 2c) ( $t= -0.20$ ,  $p= 0.8458$ ), así como tampoco la altura de la piedra (Fig. 2d) ( $t=0.57$ ,  $p= 0.5717$ ). Sin embargo al

umentar el tamaño del macho se explica la distancia máxima de la percha a la orilla (Fig. 2e) ( $t= 2.06$ ,  $p= 0.0440$ ).

Además se pudo observar que los machos prefieren percharse sobre piedras que sobre guijarros o arena ( $X^2= 20.07$ ,  $gl= 1$ ,  $p= < 0.0001$ ) (Fig. 3). La distancia promedio entre machos fue de 2.99 con una desviación estándar de 2.05 m., con una distancia mínima de 0.34 m y una máxima de 6.60 m.

## Discusión

Las ranas en general pueden presentar diferentes modos reproductivos, refiriéndose no solamente al sitio reproductivo si no también a la morfología de nido y la ovoposición entre otros (Malone 2004). Por lo que las hembras pueden estar seleccionando a los machos por otras características y no precisamente por el sitio donde se encontraban perchados, lo cual explica porque no había relación con los factores estudiados y es una posible explicación para la distribución al azar que presentan los individuos. Esto ya que si no importa la percha sobre la que se encuentran les es indiferente colocarse en un lugar o en otro. También puede deberse a que no se cuantificaron todas las posibles perchas de la quebrada por lo que tal vez las mejores perchas tomando otros factores en cuenta se encuentran distribuidas al azar, lo que explica la distribución de los individuos.

Generalmente los machos defienden territorios que ayudan a la propagación de sus llamadas (Given 1988); además que machos más grandes son los que tienen mayor éxito con la hembras y presentan cantos mas graves (Márquez y Bosch 1997), por lo que se esperaba que si había relación entre el tamaño del macho y los factores estudiados, se podría decir que la calidad de esas perchas era superior. Se sabe que la calidad del territorio en el que se perchen aumenta su acceso a hembras (Caldeira *et al.* 2006). Sin embargo no pudimos relacionar el hecho de que los machos más grandes tengan preferencias por ciertas condiciones de la percha como lo es la distancia al cuerpo de agua, la altura y área de la piedra sobre la que se perchán y la distancia mínima a la orilla. Esta última es la que podría afectar la propagación del sonido por encontrarse más cerca del individuo.

Sin embargo el hábitat es mucho más que la vegetación, es la suma de todos los recursos específicos que un organismo necesita como lo es la dieta, la cobertura vegetal y el agua (Zorro 2007). A pesar que se midió la distancia al agua no se tomó en cuenta que hay otros factores acerca del cuerpo de agua que pueden afectar la escogencia de la percha como puede ser la corriente del agua. No se midió ni se hizo ninguna observación acerca de la dieta ni de cobertura vegetal, pero *S. sordida* es nocturna por lo cual no se espera que la cobertura tenga ningún efecto sobre la escogencia de la percha. Sin embargo Vitt y Pianka (2005) en Blair y Doan (2009) sugieren que en la mayoría de los casos los recursos utilizados por la herpetofauna esta más ligada a la historia filogenética del grupo en particular y no a interacciones ecológicas. Lo cual podría explicar porque no se encontró una relación en la mayoría de los factores estudiados.

Las ranas son capaces de cantar desde una gran variedad de sustratos y muchas especies tienen preferencias por algún tipo de sustrato en particular (Wells y Schwartz 1982). En este caso las ranas prefieren percharse sobre piedras que sobre arena, es probable que al estar sobre una piedra se encuentren a una mayor altura del suelo, lo cual les ayude a propagar el sonido. Si se posan sobre la arena o guijarros quedan a la altura del suelo lo que puede atenuar el sonido (Wells y Schwartz 1982).

Se ha comentado que existe una distancia mínima entre dos perchas de canto entre las cuales los machos no admiten la presencia de otro macho de la misma especie

(Restrepo y Naranjo 1999; Given 1988). El comportamiento territorial es proporcional a la densidad de ranas en el lugar, al incrementarse la densidad aumenta la probabilidad de encuentros entre los machos, lo cual puede llevar a diversas interacciones (Duellman y Savitzky 1976). Sin embargo la distancia entre individuos no permaneció constante en muchos casos ni en un mismo transecto, al haber tal variedad se podría considerar que la especie no es muy territorial, ya que habían individuos perchados a apenas 0.34 m uno del otro. La densidad también varía mucho de un transecto a otro, pero toda la variabilidad que se puede observar entre las distancias y la densidad puede deberse a que la especie presenta una distribución al azar. Entonces quedan orillas de la quebrada con más individuos que otras partes.

### **Agradecimientos**

Un gran agradecimiento a todas las personas que colaboraron en este estudio, en particular a Federico Bolaños por su guía y ayuda en el planteamiento de la metodología. Así como a Juan Manuel, Marcelo, Arturo, Carolina y Betty quienes me acompañaron a muestrear durante las noches. A Lalo quien no solo me acompañó a muestrear si no que colaboró con el manejo de los datos.

### **Bibliografía**

- Bernal, M. H., D. P. Montealegre y C. A. Páez. 2004. Estudio de la vocalización de trece especies de anuros del Municipio de Ibagué, Colombia. *Revista Académica Colombiana de Ciencias* 28 (108): 385-390.
- Blair, C. y T. M. Doan. 2009. Patterns of community structure and microhabitat usage in peruvian *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Copeia* (2): 303-312.
- Caldeira, R., K. Gomes y A. Giaretta. 2006. Courtship, vocalization, and tadpole description of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in southern Goias, Brazil. *Biota Neotropica* 6 (1): 1-9.
- Duellman, W. E. y A. Savitzky. 1976. Aggressive behaviour in a centrolenid frog, with comments on territoriality in Anurans. *Herpetologica* 32: 401-404.
- García-R, J. C., F. Castro-H y H. Cárdenas-H. 2005. Relación entre la distribución de anuros y variables del hábitat en el sector La Romelia del Parque Nacional Natural Munchique (Cauca, Colombia). *Caldasia* 27 (2): 299-310.
- Given, M. F. 1988. Territoriality and aggressive interactions of male Carpenter frogs, *Rana virgatipes*. *Copeia* 2: 411-421.
- Guyer, C., y M. A. Donnelly. 2005. Amphibians and Reptiles of the Selva, Costa Rica and the Caribbean Slope: a comprehensive guide. University of California Press, Berkeley. 299 pp.
- Kadadevaru, G. G. y R. D. Kanamadi. 2001. Vocal interactions, territoriality and fighting behaviour of the rhacophorid frog, *Philautus variabilis* (Gunther, 1858). *Current Science* 80 (12): 1486-1488.
- Lozano, J. S., J. G. Flores, L. N. Moreno y M. A. Pardo. 2005. Evolución en los patrones de comunicación entre ranas. *Ecotono* 1(1): 1-7.
- Lutz, B. 1960. Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. *Copeia* (1): 61-63.
- Malone, J. H. 2004. Reproduction in three species of *Smilisca sordida* from Costa Rica. *Journal of herpetology* 38 (1): 27-35.
- Malone, J. H. 2006. Ecology of the basin construction reproductive mode in *Smilisca sordida* (Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology* 40 (2): 230-239.
- Márquez, R. y J. Bosch. 1997. Male advertisement call and female preference in sympatric and allopatric midwife toads. *Animal Behaviour* 57: 1333-1345.

- Martin, D. L., R. G. Jaeger y C. P. Labat. 1986. Territoriality in an *Ambystoma* Salamander? Support for the null hypothesis. *Copeia* (3): 725-730.
- Muñoz-Guerrero, J., V. H. Serrano y M. P. Ramírez-Pinilla. 2007. Uso del microhabitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hylidas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia* 29 (2): 413-245.
- Ojeda, L. 2007. Microhabitats utilizados por las ranas *Craugastor* (Familia: Brachycephalidae) en la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil, Izabal. Tesis para optar por e título de Bióloga. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala, 67 pp.
- Pröhl, H. 2005. Territorial behavior in dendrobatid frogs. *Journal of Herpetology* 39 (3): 354-365.
- Restrepo, J. H. y L. G. Naranjo. 1999. Ecología reproductiva de una población de *Cochranella ignota* (Anura: Centrolenidae). *Revista Académica Colombiana de Ciencias* 23 (86): 50-59.
- Robertson, J. G. M. 1986. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour* 34: 763-772.
- Savaje, J. M. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. The University of Chicago Press, China. 934 pp.
- Van Wijngaarden, R. y S. van Gol. 1994. Site fidelity and territoriality in dendrobatid frog *Dendrobates granuliferus*. *Amphibia-Reptilia* 15: 171-181.
- Wells, K. D. y J. J. Schwartz. 1982. The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica* 38 (4): 449-455
- Woolbright, L. L. 1985. Patterns of nocturnal movement and calling by the neotropical frog *Eleutherodactylus coqui*. *Herpetologica* 41 (1): 1-9.
- Zorro, J. 2007. Anuros de piedemonte llanero: Diversidad y preferencias de microhabitat. Tesis de grado para optar por el título de biólogo. Pontificia Universidad Javeriana. Bogota, 101 pp.

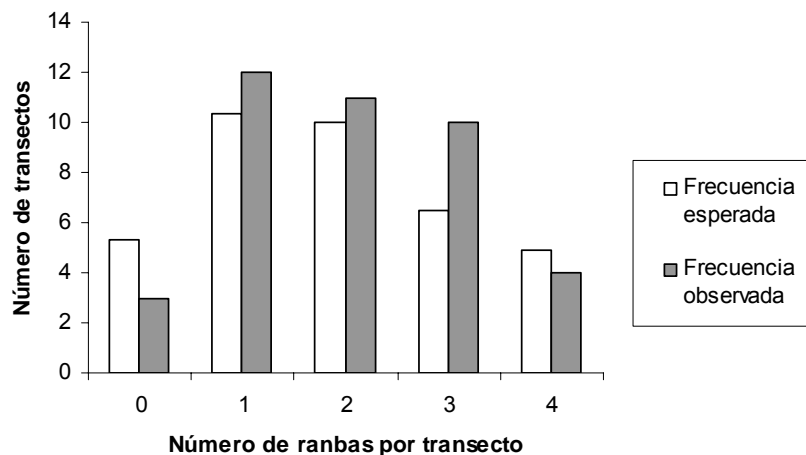


Fig. 1. Número de transectos esperados y observados según Poisson

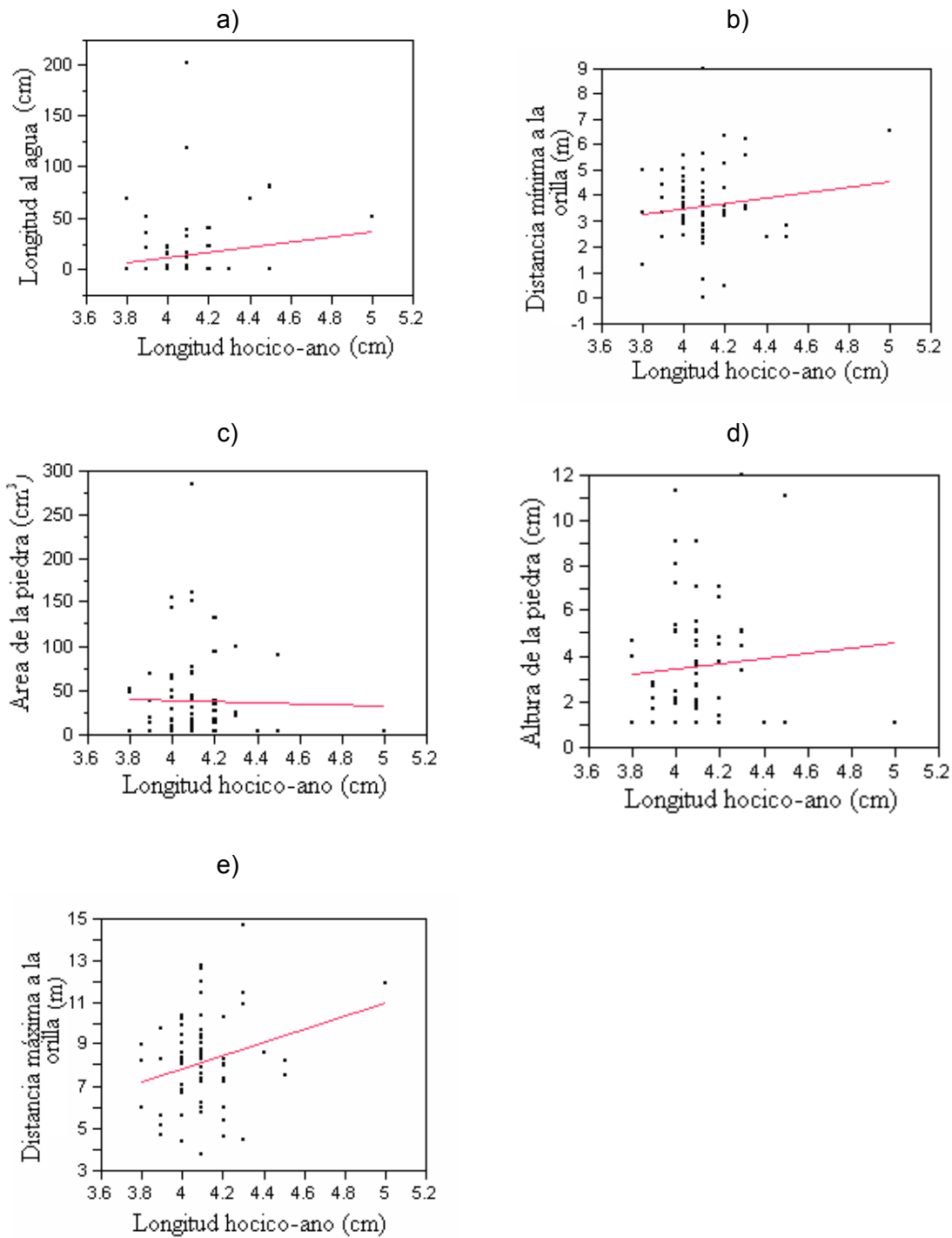


Fig. 2. Relación entre el tamaño del macho y a) la longitud de la percha al agua, b) la distancia mínima de la percha a la orilla, c) el área de la piedra, d) la altura de la piedra y con e) la distancia máxima de la percha a la orilla.

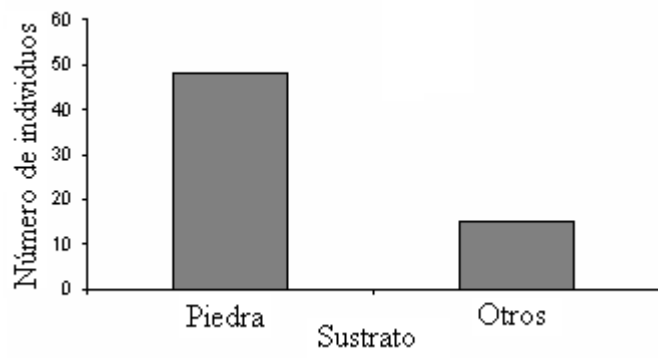


Fig. 3. Cantidad de individuos que se perchán sobre una piedra y los que lo hacen sobre otro sustrato (Arena, guijarros).

## Patrones en la abundancia de *Craugastor stejnegerianus* durante la estación seca: humedad, hojarasca e interacciones con otras especies

Beatriz Willink

Varios autores han observado que las poblaciones de anfibios del mantillo se vuelven más abundantes alrededor de las quebradas durante la estación seca. Esto puede deberse a un aumento en el reclutamiento de larvas acuáticas a juveniles o a que los individuos se agrupan en las quebradas para evitar la desecación. Para probar la segunda hipótesis, medí la abundancia de *Craugastor stejnegerianus*, una especie de rana de desarrollo directo, durante la estación seca, en una quebrada, en la ladera y en la fila del bosque adyacente, suponiendo que esto representa un gradiente de humedad. Además consideré otras variables que podían estar influyendo en la abundancia en los tres sitios. Obtuve que *C. stejnegerianus* es más abundante en la quebrada que en los otros sitios del bosque. Este patrón se observa sólo en adultos y es posible que se vaya haciendo más marcado conforme las condiciones de humedad en el bosque se vuelven más críticas. El aumento en la quebrada es independiente de la profundidad de la hojarasca. Otras especies simpátricas con *C. stejnegerianus* también parecen estar modificando su uso del hábitat en respuesta a la desecación, pero las respuestas varían según la fisiología e historia natural de cada especie.

**Palabras clave:** abundancia, agrupación de anfibios, parcelas de mantillo, quebrada, *Craugastor crassidigitus*, *Craugastor fitzingeri*

Los anfibios son habitantes comunes del mantillo de los bosques tropicales, donde cumplen funciones importantes en las cadenas tróficas, como depredadores de artrópodos y presas de otros vertebrados e invertebrados más grandes. Varios autores han encontrado que la abundancia de este grupo se relaciona con factores como el estado de sucesión del bosque (Lieberman 1986; Heinen 1992; Vonesh 2001); la altitud (Scott 1976, Fauth *et al.* 1989, Giaretta *et al.* 1999), el tipo de vegetación (Brown y Alcalá 1961, Heatwole y Sexton 1966), y los patrones estacionales (Scott 1976, Martin y Freeland 1988, Toft *et al.* 1990, Allmon 1991, Giaretta *et al.* 1999, Vonesh 2001). Una observación generalizada es que las poblaciones de anfibios fluctúan estacionalmente y son más abundantes en la estación seca (Toft 1980, Martin y Freeland 1988, Toft *et al.* 1990).

Toft y colaboradores (1990) estudiaron la dinámica poblacional de dos especies de ranas en Panamá, y concluyeron que la abundancia de estas poblaciones se incrementaba alrededor de una quebrada durante la época seca, debido a que en ese momento aumentaba el reclutamiento de juveniles que emergían del ambiente acuático. Sin embargo, otros autores sugieren que durante la estación seca los individuos se agrupan en lugares donde se conserva la humedad (Scott 1976, Martin y Freeland 1988), por lo que podrían ser más fáciles de detectar si se muestrea en estos sitios.

En los bosques estacionales de Costa Rica algunas de las especies más abundantes son de desarrollo directo. Si durante la estación seca se encuentra un mayor número de individuos de estas especies alrededor de las quebradas que en sitios menos húmedos del bosque, se podría pensar que no sólo el reclutamiento es importante en los patrones estacionales de los anuros del mantillo, ya que la disponibilidad de sustratos con suficiente humedad también afectaría su abundancia. *Craugastor stejnegerianus* es probablemente la rana más común en el mantillo de los bosques del Pacífico Sur de Costa Rica. El objetivo de este trabajo fue comprobar si esta especie es más abundante sobre una quebrada que en la ladera y en la fila del bosque adyacente. En caso de que exista tal diferencia pretendo determinar si la agrupación de los individuos sobre la



quebrada aumenta a medida que progresa la estación seca, y si depende de la profundidad de la hojarasca y de la interacción con otras especies.

### **Materiales y Métodos**

Realicé el estudio del 15 de enero al 1 de Febrero de 2010, en la zona conocida como El Naranjal del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (8° 39' N, 83° 9' O). Este es un bosque poco alterado con una pendiente muy pronunciada y una quebrada en la región más baja. El caudal de la quebrada se va reduciendo a medida que progresa la estación seca, por lo que hay una sección de la quebrada sin agua superficial cada vez mayor. Durante el periodo de estudio llovió algunos días, sin embargo el caudal de la quebrada se iba reduciendo cada semana. Definí tres sitios de muestreo: la fila, en la parte más alta del bosque, la quebrada y la ladera, que comprende el bosque de pendiente fuerte entre la fila y la quebrada. En cada sitio coloqué 8 parcelas de 3x10m formando un transecto. Un transecto iba sobre la quebrada y en los otros dos sitios los transectos eran paralelos a ésta. En la quebrada, coloqué las primeras 6 parcelas en la sección de la quebrada sin agua superficial y las otras dos donde sí había agua. Hice tres muestreos por transecto, uno cada semana, de manera que en total revisé 72 parcelas, 24 en cada sitio.

En todas las parcelas, excepto en las de la fila y la ladera de la primera semana, clasifiqué la profundidad de la hojarasca en una de cinco categorías. La categoría sin hojarasca corresponde a las parcelas donde el suelo estaba prácticamente limpio. Esto sólo ocurrió una vez en la quebrada. Apliqué la categoría de muy poca hojarasca a las parcelas donde se podía ver parches grandes de suelo sin hojas. Usé la categoría de poca hojarasca donde apenas se podía ver el suelo y la de mucha hojarasca donde había una capa de hojarasca continua que cubría todo el suelo. La categoría de muchísima hojarasca se refería a una capa de hojarasca muy profunda que observé sólo en la fila, en parcelas cercanas a árboles de *Brosimum* sp (Moraceae). Además, registré si había árboles con gambas en cada parcela, ya que éstas se pueden influir en la abundancia de anuros del mantillo (Heyer y Berven 1973). Identifiqué a especie a todos los anuros encontrados dentro de la parcelas. Medí la longitud hocico cloaca (LHC) de todos los individuos de *C. stejnegerianus* que pude capturar (71% del total). De acuerdo con Savage (2002), los individuos de menos de 12 mm de LHC son considerados como juveniles y los demás como adultos.

Utilicé un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías y mediciones repetidas para evaluar el efecto de la semana y el sitio sobre la abundancia de los adultos y juveniles de *C. stejnegerianus*. Realicé pruebas a posteriori de Tukey para determinar cómo cambiaba la abundancia de adultos y juveniles de la fila hacia la quebrada y de una semana a la siguiente. Debido a que no registré la profundidad del mantillo en las primeras parcelas muestreadas y a que dos de los niveles de profundidad se encontraron en un solo sitio, investigué el efecto de la profundidad de la hojarasca con un ANDEVA de mediciones repetidas aparte. En este análisis consideré el efecto de la hojarasca junto con el sitio, para las parcelas que tenían de muy poca a mucha hojarasca. Excluí a los individuos escapados de los dos análisis ya que no era posible determinar con certeza si eran adultos o juveniles. Además, consideré solamente las parcelas de la quebrada donde no había agua, porque sólo en éstas el área disponible para *C. stejnegerianus* era comparable con la de los otros sitios. Como realicé los dos análisis con el mismo conjunto de datos, utilicé el método de Bonferroni para corregir los  $\alpha$ , por lo que en estas pruebas la probabilidad de rechazo es de 0.025.

Usé una prueba de chi-cuadrado para determinar si la presencia de gambas afecta la abundancia de *C. stejnegerianus*. Para esto, clasifiqué las parcelas de la ladera y la fila

en tres categorías de abundancia y comparé las frecuencias de cada una con las frecuencias esperadas, suponiendo que es igualmente probable encontrar individuos de *C. stejnegerianus* en parcelas con y sin gambas. Por último, evalué el efecto que podía tener la presencia de otras especies de anuros del mantillo sobre la abundancia de *C. stejnegerianus*, mediante una prueba t.

## Resultados

En total encontré 499 individuos de 8 especies de anuros (Cuadro 1). La especie más abundante fue *C. stejnegerianus*, a la que pertenecen un 81% de los animales observados. La abundancia de *C. stejnegerianus* varió según el sitio y la semana del muestreo (Fig. 1). Sin embargo, el efecto más marcado es el del sitio (Cuadro 2). El número de individuos no difiere entre la fila y la ladera (Tukey,  $P=0.809$ ), pero es mayor en la sección seca de la quebrada que en la ladera (Tukey,  $P<0.001$ ). Se observó una tendencia, aunque no es significativa, a que la abundancia de *C. stejnegerianus* incrementara entre la primera y la segunda semana (Tukey,  $P=0.053$ ); en la semana siguiente se mantuvo constante (Tukey,  $P=0.874$ ). De hecho, la tendencia de aumento entre la primera y segunda semana se debe a que el número de individuos tendió a aumentar en la quebrada (Tukey,  $P=0.028$ ).

El patrón de una mayor abundancia de *C. stejnegerianus* en la quebrada con respecto a la ladera, también es cierto cuando se observan sólo los adultos (Tukey,  $P<0.001$ ; Fig. 3), pero no para los juveniles (Tukey,  $P=0.157$ ; Fig 3) cuya abundancia es similar en los tres sitios. De igual manera, el número de adultos sí aumentó de la primera a la segunda semana (Tukey,  $P=0.011$ ; Fig. 4), pero la cantidad de juveniles se mantuvo constante (Tukey,  $P=0.999$ ; Fig. 4). La profundidad de la hojarasca no influyó en el número de individuos encontrados ni tiene un efecto que dependa del sitio o la edad (Cuadro 3). Por otro lado, las parcelas con muchos individuos son más frecuentes cuando no hay árboles gambas, mientras que las parcelas con muy pocos son más frecuentes donde hay gambas ( $\chi^2=10.35$ ;  $gl=2$ ;  $P=0.006$ ; Fig. 5).

Hubo otras dos especies de anuros que se encontraron con frecuencia en las parcelas. En la ladera, 23% de los individuos fueron *Craugastor crassidigitus*, mientras que en la quebrada 18% de las observaciones correspondieron a *Craugastor fitzingeri*. El número de *C. crassidigitus* en la ladera aumentó durante el periodo de estudio ( $F=6.41$ ;  $gl=2/21$ ;  $P=0.007$  Fig. 5). El aumento fue progresivo ya que no se detectaron diferencias entre la primera y la segunda semana (Tukey,  $P=0.318$ ) pero sí entre la primera y la tercera semana (Tukey,  $P=0.005$ ). Por otro lado, la abundancia de *C. fitzingeri* es similar durante todo el periodo de de estudio ( $F=0.50$ ;  $gl=2/21$ ;  $P=0.611$ ; Fig. 5). La presencia de *C. crassidigitus* no afecta la abundancia de *C. stejnegerianus* en la ladera ( $t=1.30$ ;  $gl=22$ ;  $P=0.208$ ), pero en la quebrada, *C. stejnegerianus* es más abundante cuando *C. fitzingeri* no está presente ( $t=2.09$ ;  $gl=22$ ;  $P=0.048$ ). Este último resultado es más evidente cuando se excluye del análisis la parcela que no tenía hojarasca ( $t=2.86$ ;  $gl=21$ ;  $P=0.009$ ), ya que aquí no había individuos de ninguna especie. Además, si se consideran las parcelas como una variable continua que indica la posición en la quebrada, se observa que la probabilidad de encontrar *C. fitzingeri* aumenta quebrada arriba ( $\chi^2=10.20$ ;  $gl=1$ ;  $P=0.001$ ), donde hay agua, o donde la quebrada tiene menos tiempo de estar seca.

## Discusión

Los resultados de este trabajo indican que, durante la estación seca, *C. stejnegerianus* es más abundante sobre la sección seca de la quebrada que en la fila y la ladera del bosque. Una explicación probable es que el agua subterránea de la quebrada mantiene una mayor humedad en el suelo en comparación con los otros dos sitios. Esto

puede ser un factor crítico durante la estación seca para los anfibios terrestres, ya que la absorción de humedad del sustrato a través de la piel es una manera importante de compensar la pérdida de agua por evaporación (Wells 2007). Varios autores han observado que los anfibios terrestres tienden a evitar suelos con contenidos bajos de humedad (Jaeger 1971, Wyman 1988, Tracy *et al.* 1993, Grover 1998). Además, la extracción de agua desde el suelo depende de la tendencia de las partículas de unirse al agua. Un suelo más arcilloso, como en la fila y la ladera (obs. pers.) se une a las moléculas de agua con más fuerza que un suelo más arenoso, como el de la quebrada, limitando la absorción (Wells 2007).

Estudios anteriores sobre la herpetofauna del mantillo, han encontrado que la densidad de individuos se correlaciona positivamente con la profundidad de la hojarasca (Scott 1976, Lieberman 1986, Fauth *et al.* 1989, Allmon 1991, Heinen 1992, Giaretta *et al.* 1999). Una hojarasca más profunda implica dos tipos de ventajas posibles para los anuros que la habitan. Primero puede proveer refugio contra ciertos depredadores (Lieberman 1986); también puede soportar poblaciones más grandes de artrópodos que sirven como presas (Lieberman y Docker 1982).

En este trabajo, no parece que la profundidad de la hojarasca sea un factor crítico en la abundancia de *C. stejnegerianus* de los tres sitios. Es posible que la profundidad de la hojarasca pierda importancia cuando las condiciones de humedad en el suelo no son favorables. Esto es apoyado Vonesh (2001), quien obtuvo que la probabilidad de hallar anfibios y reptiles en el mantillo de un bosque africano dependía de la profundidad de la hojarasca durante la estación lluviosa pero no durante la estación seca. Por otro lado, aunque el número de individuos en la quebrada sobrepasa al de los otros sitios cuando la hojarasca es escasa, si no hay nada de hojarasca no se encuentran individuos en este sitio (obs. pers.). Lo anterior sugiere que las condiciones óptimas para *C. stejnegerianus* incluyen un sustrato que les permita absorber humedad y un microhábitat de hojarasca para obtener alimento y refugiarse de depredadores. Un factor más con respecto a la hojarasca de la quebrada merece atención. En todas las semanas hubo dos o tres parcelas en la quebrada donde el componente principal de la hojarasca era bambú. La hojarasca de bambú contiene menos artrópodos que otros tipos de hojarasca y éstos tienden a ser de menor tamaño (Pearson y Derr 1986). Sin embargo, esto no parece estar afectando negativamente a *C. stejnegerianus*.

La tendencia de aumento en la abundancia de *C. stejnegerianus* observada después de la primera semana probablemente se debió a que el número de individuos aumentó en la quebrada. Conforme progresa la estación seca es de esperarse que las condiciones de desecación sean cada vez más críticas en el bosque, mientras que en la quebrada se va reduciendo el caudal y se va ampliando el hábitat de hojarasca sobre la misma. Estos dos factores favorecerían a que los individuos de *C. stejnegerianus* se agrupen en la quebrada y que la agrupación vaya aumentando a medida que avanza la estación seca. Sin embargo, para hacer inferencias de este tipo se requiere de estudios que comprendan una mayor porción de la estación seca. Por ejemplo, Crump y Pounds (1989) encontraron una relación significativa entre el tiempo transcurrido desde el inicio de la estación seca y el coeficiente de dispersión de los machos de *Atelopus varius* que se agregaban sobre una quebrada durante la estación seca.

A pesar de esto, es difícil explicar que haya un incremento en la abundancia de la quebrada, ya que no se observan reducciones significativas en los otros sitios. El muestreo en la ladera se realizó a una altura intermedia entre la quebrada y la fila. Es posible que el incremento de la abundancia en la quebrada se deba al desplazamiento de los individuos que están más cerca y que el desplazamiento de los individuos más

alejados no se pueda observar sino hasta más adelante en la estación seca. Es de esperar que el desplazamiento de *C. stejnegerianus* hacia la quebrada sea lento por varias razones. Primero, los anfibios, principalmente los que no hacen migraciones hacia los sitios reproductivos, se mueven distancias cortas en comparación con otros tetrápodos de tamaño similar (Sinsch 1990, Blaustein *et al.* 1994). El desplazamiento implica un costo energético para los individuos y depende del tamaño y el sistema de forrajeo de la especie (Wells 2007). *C. stejnegerianus* es una especie pequeña cuyo tamaño máximo es de 22.4mm (Savage 2002). Además, pertenece a un grupo de especies que no forrajea activamente, sino que son depredadores de emboscada que esperan a que las presas pasen por las hojas cercanas (Toft 1981). El desplazamiento también implica una pérdida de agua que es costosa (Sinsch 1990). Todos estos factores pueden estar impidiendo que en un estudio de corta duración como este se detecten movimientos de largas distancias. Al examinar los patrones de abundancia en juveniles y adultos por aparte parece sólo los adultos aumentan en la quebrada después de la primera semana. Los costos del desplazamiento son sin duda más altos cuanto más pequeños son los individuos, lo que podría hacer todavía más difícil detectar movimientos largos a corto plazo en los juveniles. Por ello, sería adecuado muestrear también en otras zonas de la ladera más cercanas a la quebrada donde se esperaría observar movimientos más fácilmente. Además sería adecuado medir la humedad disponible en los diferentes sitios para cuantificar la relación entre la disponibilidad de agua y la abundancia de *C. stejnegerianus*.

Mis resultados son consistentes con los de estudios anteriores, en los que *C. stejnegerianus* fue más abundante en la región sin agua de la quebrada de El Naranjal, que en la fila (Barquero 2003, Dehling 2005), pero no con Hilje (2001) quien encontró números similares en los dos sitios. La agrupación de los individuos en el hábitat más favorable de la quebrada depende de la humedad en el bosque, y por lo tanto de la precipitación de los días o semanas anteriores. Las diferencias con respecto al año 2001 pueden deberse a que en ese año hubo más precipitación durante la estación seca (Barquero 2003).

En este estudio, decidí considerar también el posible efecto de las gambas porque se ha sugerido que la abundancia de herpetofauna del mantillo aumenta alrededor de éstas (Heyer y Berven 1973, Whitfield y Pierce 2005), ya sea porque acumulan una mayor cantidad de hojarasca, porque proveen refugio contra depredadores (Heyer y Berven 1973), o porque algunos taxa se han especializado en estos microhábitats (Voris 1977). Sin embargo, donde había gambas era más frecuente encontrar pocos individuos de *C. stejnegerianus*. No se puede descartar que exista una relación positiva durante la época lluviosa, pero en el periodo de la investigación el factor más influyente en la abundancia fue la humedad, y si hay lugares dentro del bosque donde la humedad se conserva mejor, es de esperar que los individuos se agrupen cerca de éstos y no en las gambas. Por otro lado, los árboles con gambas ocupan un espacio considerable, que dentro de las parcelas disminuye el área disponible para encontrar anuros lo que podría explicar porqué en estas parcelas se hallaron menos individuos.

Las otras dos especies encontradas con frecuencia en este estudio, *C. crassidigitus* y *C. fitzingeri*, son activas principalmente de noche, pero de día están parcialmente escondidas en la hojarasca (Savage 2002). *C. fitzingeri* es más común en zonas bajas, mientras que *C. crassidigitus* es más abundante en elevaciones mayores (Savage 2002). Además, *C. fitzingeri* es más común en los márgenes de quebradas y a menudo salta al agua como método de escape (Hilje 2001, obs. pers.). Por ello, no es extraño haber encontrado a *C. crassidigitus* principalmente en el bosque y a *C. fitzingeri* en la quebrada. *C. crassidigitus* es una especie más grande y por lo tanto menos

sensible a la disminución de humedad que *C. stejnegerianus* y no se agrupa en la quebrada en la estación seca. Sin embargo, es posible que durante el día baje de la vegetación a la hojarasca para protegerse la desecación, ya que ésta es todavía más fuerte en la vegetación (Miyamoto 1982). Esto explicaría porqué aumentan las observaciones de *C. crassidigitus* en ladera a medida que el bosque se va secando.

Por otro lado, *C. stejnegerianus* no es tan buen nadador como *C. fitzingeri* (obs. pers.). Las parcelas de la quebrada con más *C. stejnegerianus*, en general, fueron las que tenían más tiempo de estar secas, posiblemente porque es aquí donde existe un hábitat más favorable con cierta hojarasca. En las parcelas que tenían agua, o se ubicaban cerca de ésta, la hojarasca estaba principalmente en bancos próximos a rocas donde la corriente había hecho que se acumulara. En estos bancos fue más común encontrar a *C. fitzingeri* que a *C. stejnegerianus*. Es probable, que la relación negativa entre la presencia de estas dos especie se deba a que ocupan microhábitas diferentes y no tanto a interacciones entre ellas.

En conclusión, *C. stejnegerianus* es más abundante en la quebrada que en otros sitios del bosque durante la estación seca, probablemente porque aquí el sustrato conserva más humedad. Este patrón se observa principalmente en los adultos y es posible que se vaya haciendo más marcado conforme las condiciones de humedad en el bosque se vuelven más críticas. Otras especies simpátricas con *C. stejnegerianus* también parecen estar modificando su uso del hábitat en respuesta a la desecación, pero las respuestas varían según la fisiología e historia natural de cada especie.

### **Agradecimientos**

Agradezco a Amanda Vicente y Juan Manuel Ley por su colaboración en el trabajo de campo, a Federico Bolaños y a Eduardo Chacón por sus valiosos comentarios y recomendaciones para el análisis estadístico.

### **Bibliografía**

- Allmon, W. D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7: 503-522.
- 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.
- Blaustein, A. R., D. B. Wake y W. P. Sousa. 1994. Amphibian Declines: Judging Stability, Persistence, and Susceptibility of Populations to Local and Global Extinctions. *Conservation Biology* 8(1): 60-71.
- Brown, W. C. y A. C. Alcalá. 1961. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forests of Cuernos Negros, Phillipine Islands. *Ecology* 42: 628-636.
- Crump, M. L. y J. A. Pounds. 1989. Temporal variation in the dispersión of a tropical anuran. *Copeia* 1989(1):209-211.
- Dehiling, M. 2005. Abundancia de Anfibios y Reptiles en relación a la disponibilidad de agua. En Bolaños, F. y R. Cordero (eds.) *Curso Biología de Campo 2005*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. pp. 39-44.
- Fauth, J. E., B. I. Crother y J. B. Slowinski. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 21(2): 178-185.
- Giarretta, A. A., K. G. Facure, R. J. Sawaya, J. H. De M. Meyer y N. Cemin. 1999. Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of Southeastern Brazil: seasonal and altitudinal Changes. *Biotropica* 31(4): 669-674.

- Grover, M. C. 1998. Influence of cover and moisture on abundance of the terrestrial salamanders *Plethodon cinereus* and *Plethodon glutinosus*. *Journal of Herpetology* 32:489-497.
- Heatwole, H. y O. J. Sexton. 1966. Herpetofaunal comparisons between two climatic zones in Panama. *American Midland Naturalist* 75(1): 45-60.
- 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.
- Heyer, W. R. y K. A. Berven. 1973. Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54: 642-645.
- 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.
- Jaeger, R. G. 1971. Moisture as a factor influencing the distributions of two species of terrestrial salamanders. *Oecologia* 6:191-207.
- Lieberman, S. S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 15: 1-72.
- Lieberman, S. S. y C. F. Docker. 1982. Analysis of the leaf litter arthropod fauna of a lowland tropical evergreen forest site (La Selva, Costa Rica). *Revista de Biología Tropical* 30(1):27-34.
- Martin, K. C. y W. J. Freeland. 1988. Herpetofauna of a Northern Australian monsoon rain forest: seasonal changes and relationships to adjacent habitats. *Journal of Tropical Ecology* 4(3): 227-238.
- Miyamoto, M. M. 1982. Vertical Habitat Use by *Eleutherodactylus* frogs (Leptodactylidae) at two Costa Rican localities. *Biotropica* 14(2):141-144.
- Pearson, D. L. y J. A. Derr. 1986. Seasonal patterns of lowland forest floor arthropod abundante in Southeastern Perú. *Biotropica* 18(3): 244-256.
- 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. EUA. 934p.
- Scott, N. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology and Evolution* 2:65-79.
- Toft, C. A. 1980. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia* 47: 34-38.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15(2):139-144.
- Toft, C. A., A. S. Rand y M. Clark. 1990. Dinámica de población y reclutamiento estacional de *Bufo typhonius* y *Colostethus nubicola* (Anura). En: Leigh, E. G., A. S. Rand y D. H. Windsor. *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá.
- Tracy, C. R., K. A. Christian, M. P. O'Connor y C. R. 1993. Behavioral thermoregulation by *Bufo americanus*: the importance of the hydric environment. *Herpetologica* 49(3):375-382.
- Vonesh, J. R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 33(3): 502-510.
- Voris, H. K. 1977. Comparison of herpetofaunal diversity in tree buttresses of evergreen tropical forests. *Herpetologica* 33:375-380.

- Wells, K. D. 2007. The ecology and behaviour of amphibians. The University of Chicago Press. Chicago. Illinois. USA.
- Whitfield, S. M. y M. S. F. Pierce. 2005. Tree buttress microhabitat use by a neotropical leaf-litter herpetofauna. *Journal of Herpetology* 39(2):192-198.
- Wyman, R. L. 1988. Soil acidity and moisture and the distribution of amphibians in five forests of southcentral New York. *Copeia* 1988(2):394-399.

Cuadro 1. Número de individuos y especies de anfibios del mantillo encontrados en tres sitios de El Naranjal.

Especie	Fila	Ladera	Quebrada	Total
<i>Craugastor stejnegerianus</i>	96	70	238	404
<i>Craugastor fitzingeri</i>	0	1	55	56
<i>Craugastor crassidigitus</i>	2	22	3	27
<i>Crugastor rugosus</i>	0	0	1	1
<i>Pristimantis ridens</i>	3	2	1	6
<i>Diasporus vocator</i>	1	0	1	2
<i>Incilius aucoinae</i>	0	1	1	2
<i>Engystomops pustulosus</i>	0	1	0	1
Total	102	97	300	499

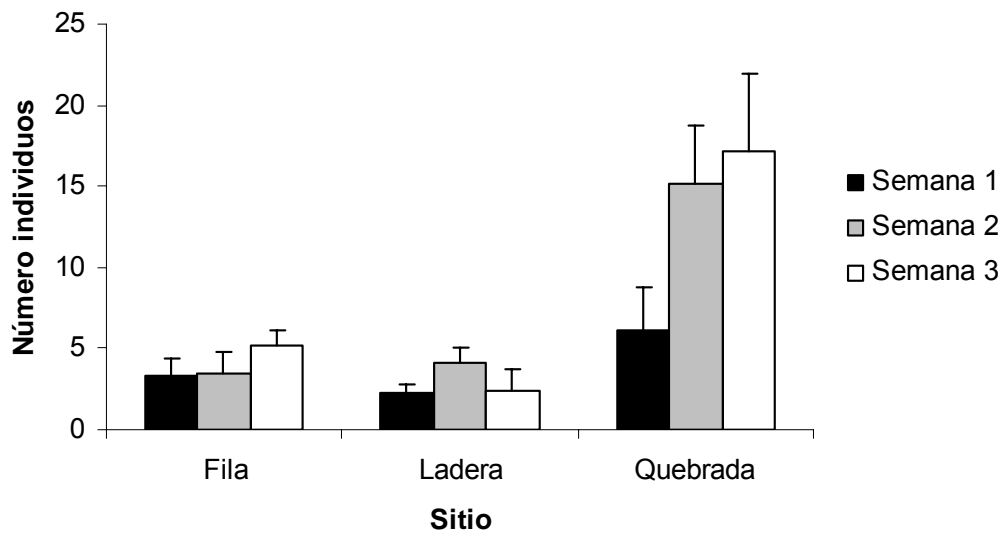


Fig. 1. Número promedio de individuos por parcela de *C. stejnegerianus* (+ error estándar) en tres sitios de El Naranjal y durante tres semanas de la estación seca.



Cuadro 2. ANDEVA de dos vías con tres sitios (quebrada, ladera y fila) y tres semanas de estudio durante la estación seca y mediciones repetidas para dos categorías de edad (juveniles y adultos).

Fuente de variación	g l	SC	CM	F	P
Semana	1	66.2 5	33.1 3	4.2 4	0.01 9
Sitio	2	335. 94	167. 97	21. 52	<0.0 01
Sitio*Semana	2	77.2 7	19.3 2	2.4 8	0.05 4
Error	4	444. 81	7.80		
Edad	5 7	140. 00	140. 00	40. 96	<0.0 01
Edad*Semana	1	30.0 4	15.0 2	4.4 0	0.01 7
Edad*Sitio	2	107. 80	53.9 0	15. 77	<0.0 01
Edad*Semana* Sitio	2	11.3 2	2.83	0.8 3	0.51 3
Error	4	194. 81	3.42		

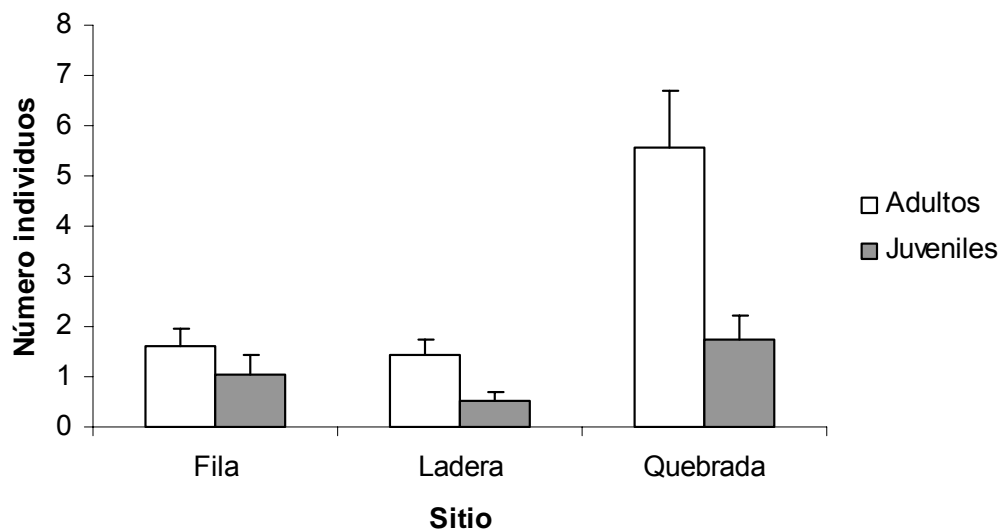


Fig. 2. Número promedio de adultos y juveniles de *C. stejnegerianus* por parcela (+ error estándar) en tres sitios de El Naranjal.

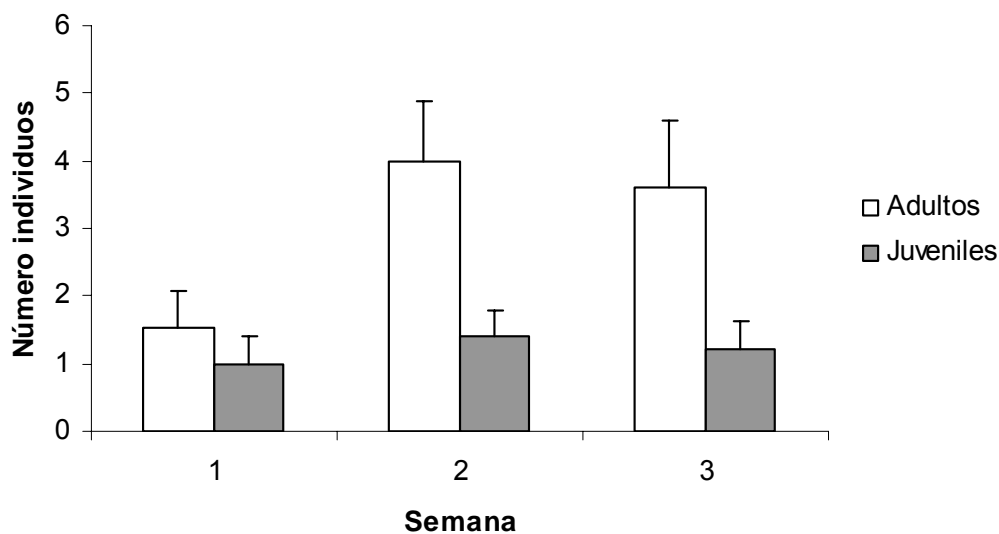


Fig. 3. Número promedio de adultos y juveniles de *C. stejnegerianus* por parcela (+ error estándar) durante tres semanas de la estación seca.

Cuadro 3. ANDEVA de dos vías con tres sitios (quebrada, ladera y fila) y niveles de hojarasca (muy poca, poca y mucha) y mediciones repetidas para dos categorías de edad (juveniles y adultos).

Fuente de variación	g l	SC	CM	F	P
Sitio	2	190. 20	95.1 0	10. 82	<0.0 01
Hojarasca	2	29.6 9	14.8 4	1.6 9	0.19 8
Sitio*Hojarasca	4	81.8 9	20.4 7	2.3 3	0.07 4
Error	3 7	325. 26	8.79		
Edad	1	106. 84	106. 84	29. 67	<0.0 01
Edad*Sitio	2	51.2 4	25.6 2	7.1 2	0.00 5
Edad*Hojarasca	2	1.14	0.57	0.1 6	0.85 4
Edad*Sitio*Hojarasca	4	20.7 6	5.19	1.4 4	0.24 0
Error	3	133.	3.60		

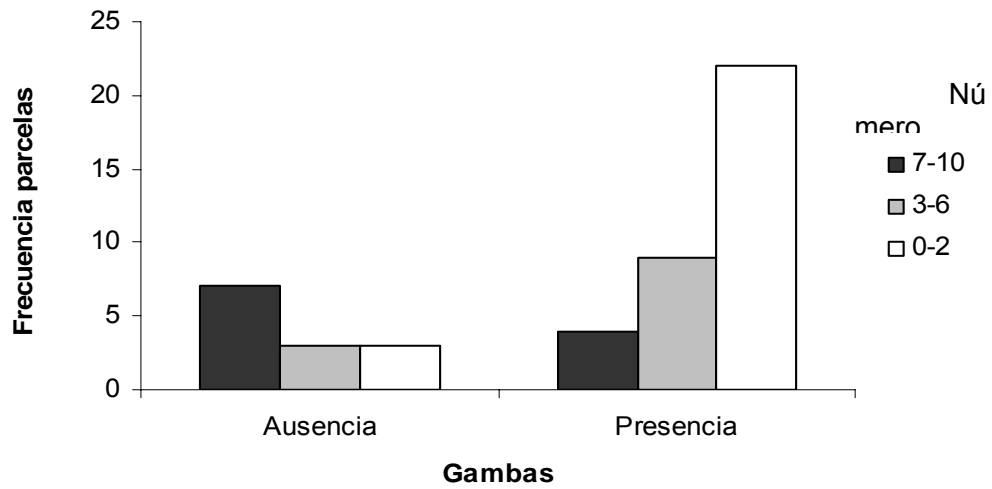


Fig. 4. Frecuencia de tres categorías de abundancia de *C. stejnegerianus* en parcelas con y sin gambas ( $\chi^2=10.35$ ;  $gl=2$ ;  $P=0.006$ ).

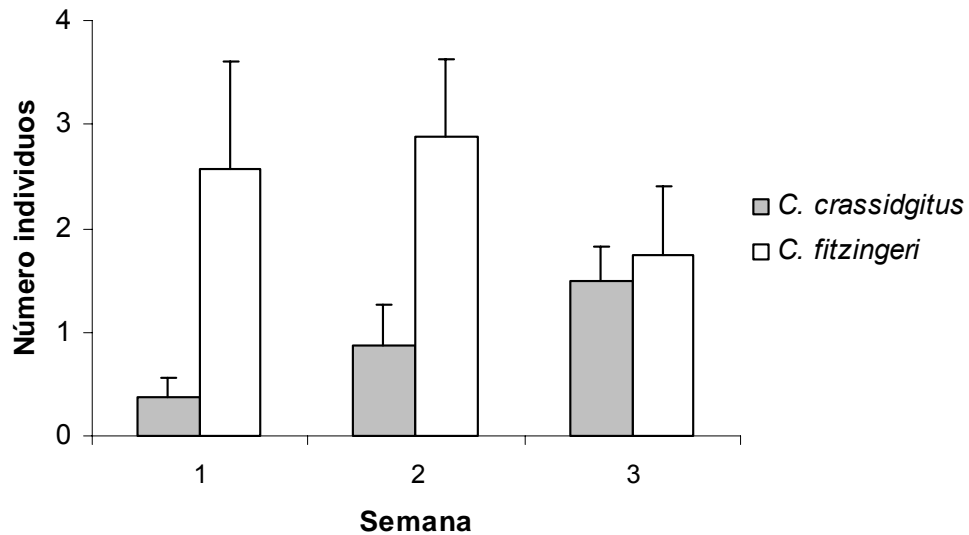


Fig. 5. Número promedio de individuos por parcela (+ error estándar) de *C. crassidigitus* en la ladera y *C. fitzingeri* en la quebrada en El Naranjal y durante tres semanas de estudio.

## **Distribución vertical de las especies y los gremios alimenticios en la comunidad de aves del bosque en regeneración El Naranjal**

María Fernanda Obando-Quesada

Para comprender la organización de una comunidad de aves es necesario analizar la forma en que las especies reparten los recursos disponibles dentro del ecosistema, existe la posibilidad de que diferentes especies coincidieran de manera similar en la repartición de un recurso en particular. Por lo tanto el mosaico estructural de hábitats de los bosques tropicales, permite establecer preferencias de estratos por parte de los diferentes gremios tróficos (Stiles 1991). Para determinar la distribución vertical y la relación de los estratos verticales con los gremios alimenticios, se realizaron un total de 10 transectos de 100 m, cada uno con tres puntos de observación. Se obtuvieron un total de 192 individuos. En el estrato medio se observaron especies de movimientos más amplios entre estratos en comparación con las especies de sotobosque, se observó un traslape entre los individuos de los estratos dosel-medio y medio-sotobosque. Los cinco gremios se encuentran presentes en proporción similar en todos los estratos según el tipo de alimentación, ninguna especie obtuvo 5 tipos de alimento. Las especies encontradas en el sotobosque poseen adaptaciones para el estrato, se han caracterizado por tener rangos cortos de distribución vertical y dietas especializadas. Las especies con rangos amplios son capaces de utilizar con frecuencia otros tipos de estratos, patrón constante entre las especies de bosques neotropicales. Existe una tendencia de las especies a moverse entre un rango de altura y mantener una altura promedio dentro del bosque, lo que concuerda con las observaciones de Stiles y Skutch (2007) dentro de la descripción de las especies.

**Palabras claves:** Aves, vertical, dieta, estrato, gremio, hábitat.

Para comprender la organización de una comunidad de aves es necesario analizar la forma en que las especies reparten los recursos disponibles dentro del ecosistema, existe la posibilidad de que diferentes especies de la comunidad coincidieran de manera similar en la repartición de un recurso en particular; formando lo que se llama gremio alimenticio (trófico) o gremio de forrajeo (Root 1967, Stiles 1991). La forma en que los gremios explotan los recursos está sujeta a las costumbres alimenticias de las especies que lo componen.

A grandes rasgos los gremios de forrajeo de las aves se pueden clasificar en: nectarívoro, frugívoro, insectívoro, granívoro, carnívoro y omnívoro, sin embargo el último gremio, Stiles (1991), no lo considera como tal porque este no representa la dieta real de las especies incluidas dentro del grupo. Por lo tanto para el estudio de los gremios dentro del ecosistema, es importante integrar las especies no especialistas dentro de los demás gremios según su dieta, para así obtener una proporción real del aprovechamiento de los recursos por parte de las especies de la comunidad.

Según el recurso a compartir, se han derivado distintos hábitos alimenticios y mecanismos de forrajeo para la coexistencia entre posibles especies competidoras dentro del mismo gremio alimenticio, como por ejemplo: el comportamiento de forrajeo, las costumbres alimenticias, las adaptaciones morfológicas y los cambios en el uso del espacio disponible dentro del bosque (Carrascal 1984). La estratificación de la vegetación conlleva a la estratificación de los recursos y las comunidades animales (Smith 1973), por lo que los espacios de movilidad y exploración de las especies de aves dependen de la estructura de la vegetación o altura del bosque; el estado sucesional, sea un bosque primario o secundario varía la estratificación vegetal por lo que ambos proporcionan distintos microhábitats potenciales para el desenvolvimiento de las especies y la disponibilidad de los recursos (Odum 1969).

Se ha documentado que la diversidad de especies aumenta con el porcentaje de cobertura y el número de estratos disponibles (Karr y Roth 1971), colocando a los bosques tropicales húmedos como las zonas de mayor diversidad de especies, al presentar una amplia estratificación vertical en comparación a los bosques de zonas templadas. Por lo tanto el mosaico estructural de hábitats de los bosques tropicales, permite establecer preferencias de estratos por parte de algunas especies de aves de diferentes gremios tróficos (Stiles 1991), por lo anterior este trabajo busca determinar la distribución vertical de la especies y la relación de los estratos verticales con los gremios alimenticios de las aves, presentes dentro del bosque en regeneración, El Naranjal.

### **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó del 18 de enero al 2 de febrero del 2010, en el bosque el Naranjal localizado en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito cuyas coordenadas (8° 39' N, 83° 9' O), Puntarenas. La zona corresponde a un bosque de bajura muy húmedo tropical según Holdridge, con una temperatura promedio de 27°C y una precipitación anual de 4256 mm (Jiménez y Soto 1985).

El Bosque del Naranjal posee aproximadamente unos 25 años de regeneración, conformado por una serie de montañas con residuos de bosque primario por el sector de la fila y la catarata. El área boscosa presenta árboles maduros de alturas que sobrepasan los 20 m, cobertura densa y abundante hojarasca. Entre la flora presente en el área de estudio se encuentra: Moraceae, Fabaceae, Melastomataceae, Araceae, Helechos, Arecaceae, Lauraceae, Rubiaceae, Heliconiaceae, Piperaceae, Marantaceae, y Cucurbitaceae.

En el área de estudio se realizaron un total de 10 transectos de 100 m por la zona del río el Naranjal y el sector de la Fila, cada transecto estuvo separado 100 m uno del otro. Se establecieron en los transectos tres puntos de observación separados por 50 m, en cada punto se invirtió un total de 30 min, repartidos en 10 min de observación para cada estrato (sotobosque, parte media y dosel).

Las observaciones se iniciaban en el transcurso de la mañana de 6:00-10:30 y en la tarde 15:30-17:30. La observación de las aves se realizó con la utilización de binoculares Bushnell 10x42, para cada ave observada se anotó la especie, la altura de forrajeo con un clinómetro, el número de individuos, el estrato en el cual se encontraba el ave según tres categorías: sotobosque (0-5 m), parte media (5-12 m) y dosel (12 m- en adelante) y el gremio alimenticio al que pertenecía.

El gremio alimenticio de cada especie fue clasificada en 5 categorías según el alimento de preferencia, las dietas se clasificaron en las mismas 5 categorías de los gremios pero según todos los alimentos que consumen las especies a partir a la guía de aves de Stiles y Skutch (2007), al analizar los datos las especies se repiten en las diferentes categorías de dietas, con el fin de representar la proporción real de aprovechamiento de los recursos por parte de las especies. El grado de especificidad de las dietas se tomó según el número de categorías en los que clasificaba la especie de 1 (pertenecía a una sola categoría) a 5 (estaba en las 5 categorías), entre menos categorías se consideraba más especialista.

Para determinar la distribución vertical de las especies, se aplicó la transformación logarítmica del número de individuos observados en cada estrato, para homogenizar las varianzas; además se les realizó la prueba de componentes principales (CP) para detectar tendencias sobre preferencia de estrato por parte de las especies, mediante el paquete estadístico PAST.

Para determinar el grado de especificidad de dieta, la proporción de especies entre los gremios y la proporción de gremios a los diferentes estratos, se utilizó la prueba de chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) para el respectivo análisis.

Para todos los análisis estadísticos excepto la prueba de componentes principales, se excluyeron 9 especies (*Cacicus uropygialis*, *Cyanerpes lucidus*, *Dacnis cayana*, *Eurometis penicullata*, *Heliathryx barroti*, *Hylocharis elicie*, *Pipra mentalis*, *Trogon massena* y *Xiphorhynchus guttatus*), por las pocas observaciones obtenidas durante el estudio.

## Resultados

Se observó un total de 192 individuos con 58 especies pertenecientes a 24 familias. Entre los individuos un 46% hizo uso del dosel, un 31% y 23% del estrato medio y sotobosque respectivamente (Cuadro 1).

Distribución vertical de las especies: En el estrato medio se obtuvieron especies de movimientos más amplios entre estratos en comparación con las especies de sotobosque que se distribuyen de manera más restringida, por lo que se obtuvo una especificidad significativa de las especies por alguno de los estratos ( $\chi^2=6.15$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.05$ ), (sotobosque). Por otra parte se observa un traslape entre los individuos en los estratos dosel-medio y medio-sotobosque. (Fig 1).

Entre las especies que caracterizan cada estrato, definidas de acuerdo a la altura de forrajeo son: *Piculus simplex*, *Cacicus uropygialis*, *Cyanerpes lucidus*, *Piaya cayana* y *Piranga rubra* para el dosel; *Ramphastos swainsonii*, *Dendroica pensylvanica*, *Turdus assimilis* para estrato medio; *Thamnophilus bridgesi*, *Thryothorus semibadius* y *Arremon aurantiirostris* para sotobosque (Fig 2).

Gremios tróficos: La proporción de especies frugívoras ( $\chi^2=2.56$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.28$ ), insectívoras ( $\chi^2=1.43$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.49$ ), nectarívoras ( $\chi^2=1.13$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.57$ ), semilleras ( $\chi^2=0.56$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.76$ ), y carnívoras ( $\chi^2=0.42$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.81$ ) por estrato no es significativa para ninguno de los tres estratos (Cuadro 2). Por lo que los cinco gremios se encuentran presentes en proporción similar ( $\chi^2=2.57$ ,  $gl=8$ ,  $p=0.96$ ) en todos los estratos (Cuadro 3).

Dietas: Según el tipo de alimentación, no predomina ninguna dieta entre las especies, por lo que ninguna especie obtuvo 5 tipos de alimento, siendo la proporción de las dietas de los individuos no significativa para ninguno de los tres estratos ( $\chi^2=4.92$ ,  $gl=6$ ,  $p=0.55$ ), (Cuadro 4), Entre las especies lo más frecuente entre los estratos es uso de dos tipos de alimento ( $\chi^2=11.62$ ,  $gl=3$ ,  $p=0.009$ ).

## Discusión

Las adaptaciones morfológicas de las especies animales, juegan un papel importante en el establecimiento adecuado del nicho de la especie, dentro del ecosistema en el que habita y su desempeño en satisfacer sus necesidades biológicas. No obstante, no solo las adaptaciones morfológicas de las especies son importantes en la determinación de la estructura y composición de las comunidades de aves; uno de los factores determinantes en su composición es la estructura de la vegetación y la disponibilidad de recursos alimenticios que pueda proveer el hábitat (Lambert 1992).

En este punto se ha destacado la estratificación vegetal tanto horizontal como vertical, como potenciales promotoras para la coexistencia de un mayor número de especies, al brindar la posibilidad de utilizar la cobertura para la protección y los recursos alimenticios disponibles (Blake yLoiselle 1991).

Las especies encontradas en el sotobosque como: *Tinamus major*, *Arremonon aurantiirostris*, y *Thryothorus semibadius*, poseen adaptaciones que han generado un grado de especificidad para el estrato donde se desenvuelven. En muchos casos las han dejado restringidas a un solo estrato vertical, como es el caso de las aves de estratos bajos del bosque. Sin embargo a pesar de no encontrar alguna especificidad en las dietas por estrato, estas aves de sotobosque se han caracterizado no solo por tener rangos cortos de distribución vertical sino también por poseer comportamientos y dietas especializadas (Pereira y Barrantes 2009),

Las especies con rangos amplios de distribución como las especies de dosel *Piculus simplex* y *Cacicus uropygialis* y de estrato medio como *Dendroica pensylvanica* y *Ramphastos swainsonii*, son capaces de utilizar con frecuencia otros tipos de estratos, como el estrato bajo, un patrón que es constante entre las especies de bosques neotropicales (Pereira y Barrantes 2009), sin embargo a pesar de la utilización de otros estratos por parte de las especies, entre los resultados podemos evidenciar (Fig.1) una tendencia de los individuos a moverse entre cierto rango de altura y mantener una altura promedio dentro del bosque, lo que concuerda con las observaciones hechas por Stiles y Skutch (2007) dentro de la descripción de las especies.

Con otras especies se da un grado de traslape entre las alturas, que concuerdan con las especies de los estratos dosel-medio: *Vermivora peregrina*, *Glyphorhynchus spirurus* y *Cyanerpes cyaneus* y los estratos medio-sotobosque: *Lipaugus unirufus*, *Oporornis formosus* y *Myiophobus fasciatus*; entre las posibles razones por las cuales estas especies pueden estarse traslapando es porque las adaptaciones morfológicas que poseen les posibilita la movilidad para pasar de un estrato a otro y de esta forma poder satisfacer sus requerimientos alimenticios en diferentes espacios, todas las especies mencionadas anteriormente concuerdan con poseer entre sus dietas insectos, por lo que una de las razones más fuertes del porqué el traslape, es para evitar la competencia entre las especies del mismo gremio al poder extraer el recurso necesario de otro estrato, distinto a las demás especies potencialmente competidoras y de esta forma no generar un gasto energético en la competencia (Cody 1974).

Es inevitable no mencionar que las especies con traslape de alturas puede estar sujetas a un error de muestreo, al establecer los límites de cada estrato, a pesar de ello las especies han sido observadas en ambos estratos por parte de los observadores Stiles y Skutch (2007), pero sin embargo no cabe de más recomendar hacer más mediciones previas de los árboles del área de estudio, para así promediar los rangos de altura de cada estrato de una forma más definida y así confirmar el patrón de uso de estos estratos por parte de las especies de traslape dentro del bosque el Naranjal. En lo que respecta a las especies sin una posición definida es posible que aumentar el tiempo de investigación sea necesario para aumentar el número de observaciones.

Por otra parte los gremios en las que se agrupan las especies del área de estudio están distribuidas de manera proporcionalmente similar entre los estratos, de igual forma no se encontró una dieta específica que se encuentre en algún estrato en particular, lo anterior puede estar relacionado con la polifagia de las especies, el término polifagia se refiere a alimentarse a pesar de estar satisfecho, según Stiles (1991), este fenómeno es común entre las especies de los trópicos al tener acceso y disponibilidad de los recursos alimenticios durante todo el año, algo que no es posible en las zonas templadas, lo que promueve la utilización de los distintos estratos, por otro lado el uso proporcional de los estratos puede vincularse con el estado sucesional del bosque el Naranjal.

El bosque el Naranjal posee aproximadamente veinticinco años en regeneración, García *et al.* K (1998), afirma que los bosques con estados sucesionales avanzados o bosques con un grado de alteración moderado, poseen una estructura boscosa definida que permite el albergue de un mayor número de individuos de diferentes especies, las cuales poseen una distribución homogénea sobre los diferentes estratos presentes por ello es posible que las especies no se restrinjan aun solo estrato sino que hacen uso de ellos de manera semejante.

La estructura de la comunidad de aves, el uso y aprovechamientos de los recursos disponibles, fue similar para todos los estratos presentes en el Bosque el Naranjal. Según Picket y Thompson (1978), a mayor heterogeneidad vertical de la vegetación, mayor será el numero de hábitats disponibles, habrá variedad de recursos alimenticios dispuestos de manera regular, lo que puede llegar a explicar la distribución de los gremios dentro del Bosque El Naranjal.

Sin dejar de lado que los hábitats en estado sucesional son sitios de importancia de forrajeo para una gran parte de especies residentes y migratorias, es necesario recalcar que se ocupa de un estudio más detallado para afirmar que el estado de sucesión del bosque el Naranjal, es un estado sucesional avanzado. A pesar de concordar con los resultados de otros autores en estudios hechos en bosques con estados sucesionales avanzados, es preferible hacer una comparación con otros bosques con diferentes estados sucesionales para poder afirmarlo, sin embargo el área de estudio a grandes rasgos nos muestra una distribución homogénea de los recursos y la comunidad de aves a lo largo de toda la estratificación vegetal presente.

### **Agradecimientos**

Quiero agradecer a Carolina Méndez y Arturo Angulo quienes me acompañaron durante los muestreos. A Eduardo Chacón y Federico Bolaños por su apoyo en la revisión, consejos y desarrollo de las pruebas estadísticas para el análisis de los datos. Por último a la Universidad de Costa Rica y Roberto Cordera (Universidad Nacional) por brindarme la oportunidad de realizar el proyecto en Golfito.

### **Bibliografía**

- Carrascal, L. 1984. Cambios en el uso del espacio en un gremio de aves durante el período primavera- verano. *Ardeola* 31: 47-60.
- Cody, M. L. 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- García, S., D. Finch y L. Chavez. 1998. Patterns of forest use and endemism in resident bird communities of north-central Michoacan, Mexico. *Forest Ecology and Mangement* 110:151-171.
- 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. *Revista Biología Tropical* 33 (1): 25-37
- Karr, R y R. Roth. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New Wold areas. *American Naturalist* 105: 423-435.
- Lambert, F. 1992. The consequences of selective logging for Bornean lowland forest birds. *Philosophical transactions of Royal Society of London* 335:443-457.
- Loiselle, A y J. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- Odum, E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.



- Pereira, A. y G. Barrantes. 2009. Distribución y densidad de la avifauna de la Península de Osa, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 57(1): 323-332.
- Pickett, S. y J. Thompson. 1978. Path dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13: 27-37.
- Root, R. 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37(4): 317-350.
- Smith, A. 1973. Stratification of temperate and tropical forest. *American Naturalist* 107:671-683.
- Stiles F. G y A. F. Skutch. 2007. *Guía de Aves de Costa Rica*. 4 ed. INBio. Costa Rica. 572p
- Stiles, F. G. 1991. Aves, p. 515-629. En: D. Janzen (ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

Cuadro 1. Lista de las 58 especies observadas, nombres científicos, familia y abreviatura (Abr.), estratos de ubicación de las especies (D: dosel; M: medio; S: sotobosque).

Especie	Familia	Abr.	N° de individuos por estratos			n total
			D	M	S	
<i>Amazilia decora</i>	Trochilidae	A.dec	0	1	2	3
<i>Arremon aurantirostris</i>	Emberizidae	A.aur	0	0	9	9
<i>Atlapetes atricapillus</i>	Emberizidae	A.atr	0	0	3	3
<i>Attila spadiceus</i>	Tyrannidae	A.spa	0	0	2	2
<i>Automolus ochrolaemus</i>	Furnariidae	A.och	1	2	1	4
<i>Brotogeris jugularis</i>	Psittacidae	B.jug	0	1	0	1
<i>Buteo magnirostris</i>	Accipitridae	B.mag	1	1	0	2
<i>Cacicus uropygialis</i>	Icteridae	C.uro	6	0	0	6
<i>Campephilus guatemalensis</i>	Picidae	C.gua	2	0	0	2
<i>Chlorophanes spiza</i>	Thraupidae	C.spi	1	0	1	2
<i>Coereba flaveola</i>	Coerebidae	C.fla	0	0	2	2
<i>Columba nigrirostris</i>	Columbidae	C.nig	0	1	0	1
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	Thraupidae	C.cya	1	0	0	1
<i>Cyanerpes lucidus</i>	Thraupidae	C.luc	2	0	0	2
<i>Dacnis cayana</i>	Thraupidae	D.cay	0	1	0	1
<i>Dendroica pensylvanica</i>	Parulidae	D.pen	1	5	0	6
<i>Eucometis penicillata</i>	Thraupidae	E.pen	2	2	0	4
<i>Euphonia imitans</i>	Thraupidae	E.imi	2	1	0	3
<i>Formicarius analis</i>	Formicariidae	F.ana	0	0	3	3

Especie	Familia	Abr.	N° de individuos por estratos			n total
			D	M	S	
<i>Geotrygon montana</i>	Columbidae	G.mon	0	0	1	1
<i>Glaucis aenea</i>	Trochilidae	G.aen	0	0	1	1
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	Furnariidae	G.spi	2	0	1	3
<i>Heliotheryx barroti</i>	Trochilidae	H.bar	0	1	1	2
<i>Hylocharis eliciae</i>	Trochilidae	H.eli	0	2	1	3
<i>Leptotila cassinii</i>	Columbidae	L.cass	0	0	4	4
<i>Leptotila verreauxi</i>	Columbidae	L.ver	0	0	3	3
<i>Lipaugus unirufus</i>	Cotingidae	L.uni	1	1	1	3
<i>Manacus aurantiacus</i>	Pipridae	M.aur	0	1	1	2
<i>Micrastur semitorquatus</i>	Falconidae	M.sem	1	1	0	2
<i>Mionectes oleagineus</i>	Tyrannidae	M.ole	0	2	1	3
<i>Mniotilta varia</i>	Parulidae	M.var	2	1	0	3
<i>Myiobius atricaudus</i>	Tyrannidae	M.atr	0	1	4	5
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Tyrannidae	M.fas	0	1	1	2
<i>Myrmeciza exsul</i>	Formicariidae	M.exs	0	2	4	6
<i>Oporornis formosus</i>	Parulidae	O.for	0	1	1	2
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	Tityridae	P.agla	0	2	0	2
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	Tityridae	P.pol	2	0	0	2
<i>Phaethornis longuemareus</i>	Trochilidae	P.lon	0	0	2	2
<i>Phaethornis superciliosus</i>	Trochilidae	P.sup	0	0	1	1
<i>Piaya cayana</i>	Cuculidae	P.cay	2	0	0	2
<i>Piculus simplex</i>	Picidae	P.sim	3	0	0	3
<i>Pipra coronata</i>	Pipridae	P.cor	0	1	1	2
<i>Pipra mentalis</i>	Pipridae	P.men	0	0	2	2
<i>Piranga rubra</i>	Thraupidae	P.rub	2	0	0	2
<i>Ramphastos swainsonii</i>	Ramphastidae	R.swa	3	8	1	12
<i>Setophaga ruticilla</i>	Parulidae	S.rut	1	1	0	2

Especie	Familia	Abr.	N° de individuos por estratos			n total
			D	M	S	
<i>Tangara gyrola</i>	Thraupidae	T.gyr	1	1	0	2
<i>Tangara larvata</i>	Thraupidae	T.lar	0	2	2	4
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	Thamnophilidae	T.bri	0	3	6	9
<i>Threnetes ruckeri</i>	Trochilidae	T.ruc	0	0	2	2
<i>Thryothorus semibadius</i>	Troglodytidae	T.sem	0	1	20	21
<i>Tinamus major</i>	Tinamidae	T.maj	0	0	2	2
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Tyrannidae	T.sul	1	0	1	2
<i>Trogon massena</i>	Trogonidae	T.mas	0	1	0	1
<i>Trogon rufus</i>	Trogonidae	T.ruf	0	3	1	4
<i>Turdus assimilis</i>	Turdidae	T.ass	1	5	0	6
<i>Vermivora peregrina</i>	Parulidae	V.per	2	1	0	3
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	Furnariidae	X.gut	1	1	0	2

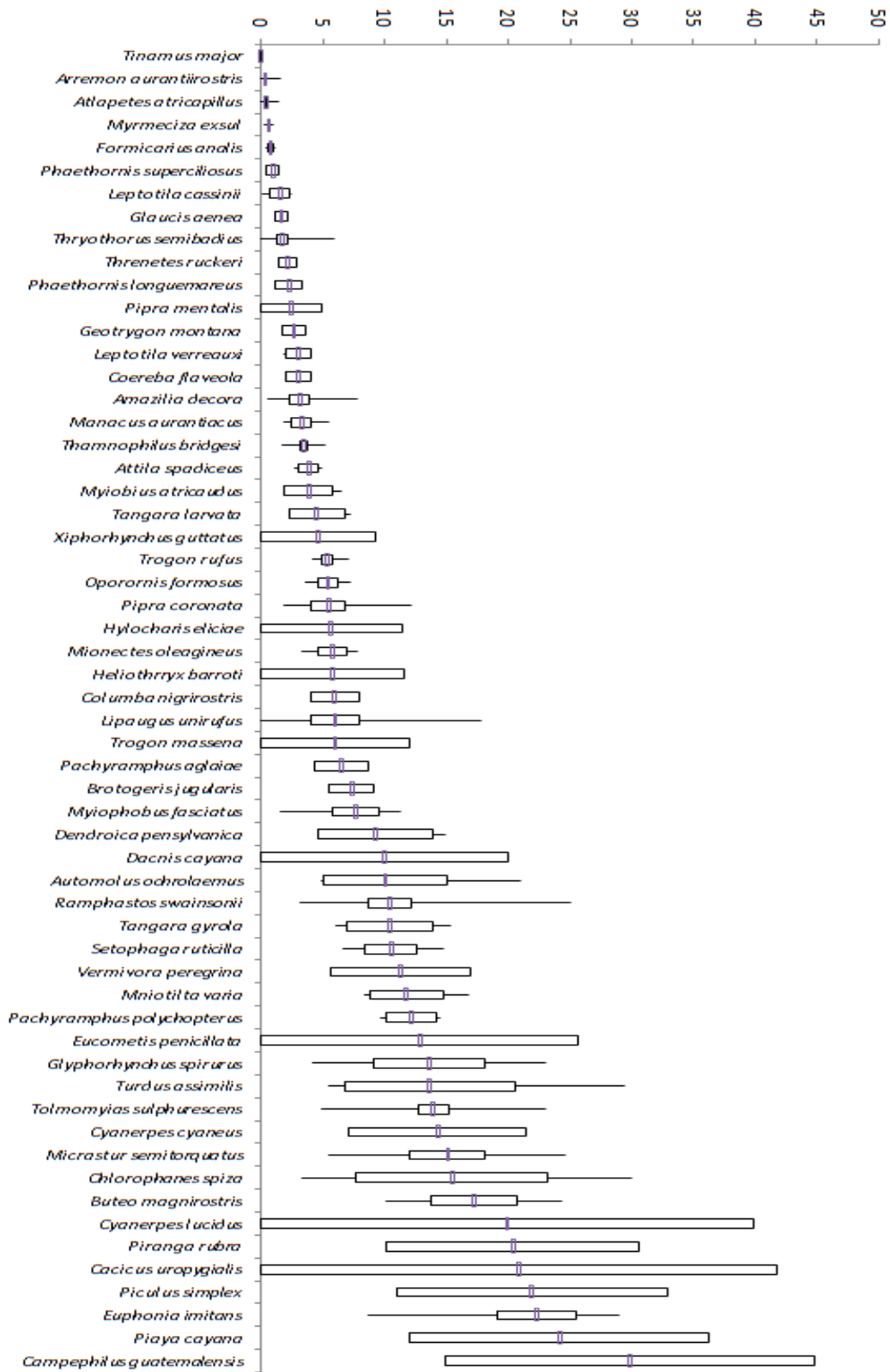


Fig.1. Distribución vertical de las especies de aves en el bosque el Naranjal; promedio, error estándar y máximo y mínimos de altura en que fue observado.

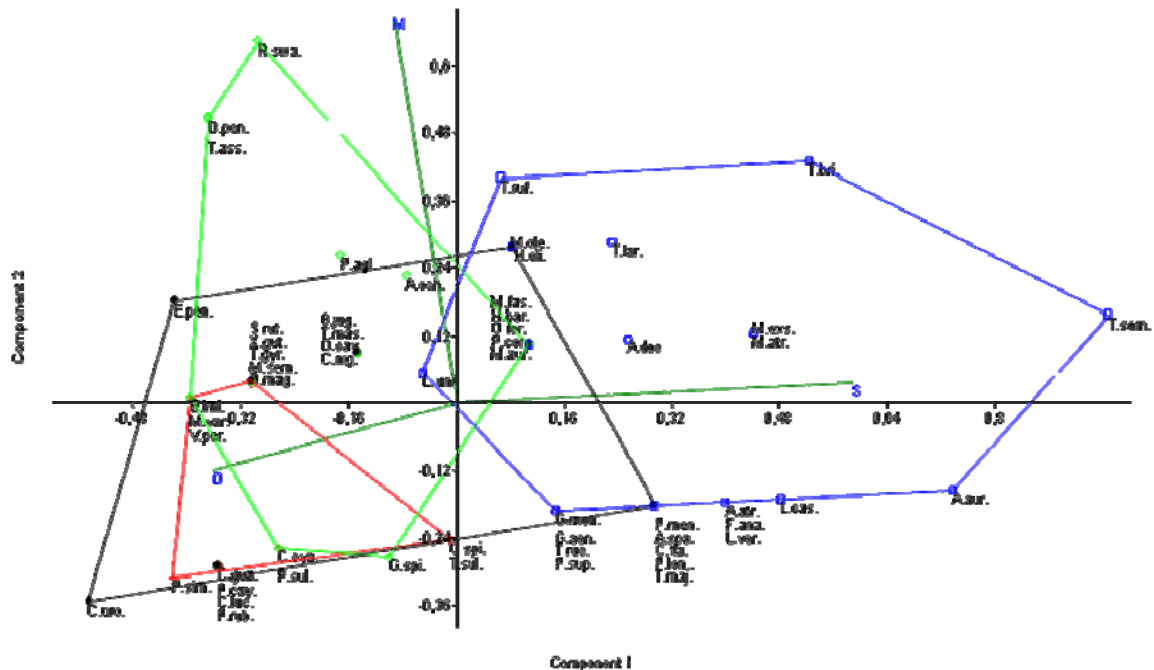


Fig.2. Estratos definidos por las especies según la altura de forrajeo. Rojo: Dosel; Verde: Medio; Azul: Sotobosque; Negro: Indefinido  
 \*Nombres de las especies abreviadas: primera letra del género y las tres primeras de las

Cuadro 2. Número de observaciones de las especies, dentro de los gremios de acuerdo a los alimentos de preferencia dentro de los estratos del Bosque. Especies se repiten entre los gremios. No se tomaron en cuenta 9 especies por falta de observaciones dentro de los estratos. Total de especies para el análisis 49. Sí = Pertenece; No= no pertenece.

Gremio	Frugívoro		Insectívoro		Nectarívoro		Semíllero		Carnívoro	
	/Sí	/No	/Sí	/No	/Sí	/No	/Sí	/No	/Sí	/No
Dosel	4	6	0	10	7	3	8	2	7	3
Medio	5	10	2	13	13	2	12	3	12	3
Sotobosque	14	10	2	22	18	6	17	7	19	5
Total	23	26	4	45	38	11	37	12	38	11

Cuadro 3. Proporción de las especies en los gremios tróficos dentro de los estratos del bosque, especies se repiten entre los gremios y estratos.

Gremios	Estratos		
	dosel	medio	sotobosque
Frugívoro	6	10	10
Insectívoro	10	13	22
Nectarívoro	3	2	6
Semillero	2	3	7
Carnívoro	3	3	5
<b>Total</b>	<b>24</b>	<b>31</b>	<b>50</b>

Cuadro 4. Número de los tipos de alimento consumidos por las especies en distintos estratos; Rango de especificidad (1-5).

Estrato	Especificidad				
	1	2	3	4	5
dosel	1	6	1	2	0
medio	3	8	4	0	0
sotobosque	5	14	3	2	0
<b>Total</b>	<b>9</b>	<b>28</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>0</b>

Anexo 1. Dietas de las especies (F: frugívoro; C: Carnívoro; S: Semillero; I: Insectívoro; N: Nectarívoro) y grado de especificidad.

Especie	C	I	F	N	S	Especificidad
<i>Amazilia decora</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Arremon aurantirostris</i>	1	1	1	0	1	4
<i>Atlapetes atricapillus</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Attila spadiceus</i>	1	1	0	0	1	3
<i>Automolus ochrolaemus</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Brotogeris jugularis</i>	0	0	1	1	1	3
<i>Buteo magnirostris</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Cacicus uropygialis</i>	1	1	1	1	1	5
<i>Campephilus guatemalensis</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Chlorophanes spiza</i>	0	1	1	1	1	4
<i>Coereba flaveola</i>	0	1	0	1	0	2

<i>Columba nigrirostris</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	0	1	1	1	1	4
<i>Cyanerpes lucidus</i>	0	1	1	1	1	4
<i>Dacnis cayana</i>	0	1	1	0	1	3
<i>Dendroica pensylvanica</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Eucometis penicillata</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Euphonia imitans</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Formicarius analis</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Geotrygon montana</i>	0	0	1	0	1	2
<i>Glaucis aenea</i>	0	1	0	1	0	2
<i>Glyphorhynchus</i>						
<i>spirurus</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Heliotheryx barroti</i>	0	1	0	1	0	2
<i>Hylocharis eliciae</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Leptotila cassinii</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Leptotila verreauxi</i>	0	1	0	0	1	2
<i>Lipaugus unirufus</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Manacus aurantiacus</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Micrastur semitorquatus</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Mionectes oleagineus</i>	0	1	1	0	1	3
<i>Mniotilta varia</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Myiobius atricaudus</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Myiophobus fasciatus</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Myrmeciza exsul</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Oporornis formosus</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	0	1	1	0	1	3
<i>Pachyramphus</i>						
<i>polychopterus</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Phaethornis</i>						
<i>longuemareus</i>	0	1	0	1	0	2
<i>Phaethornis</i>						
<i>supercilius</i>	0	1	0	1	0	2
<i>Piaya cayana</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Piculus simplex</i>	0	1	0	0	0	1

<i>Pipra coronata</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Pipra mentalis</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Piranga rubra</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Ramphastos swainsonii</i>	1	1	0	0	0	2
<i>Setophaga ruticilla</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Tangara gyrola</i>	0	1	1	0	1	3
<i>Tangara larvata</i>	0	1	1	0	1	3
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Threnetes ruckeri</i>	0	1	0	1	0	2
<i>Thryothorus semibadius</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Tinamus major</i>	1	1	1	0	1	4
<i>Tolmomyias</i>						
<i>sulphurescens</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Trogon massena</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Trogon rufus</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Turdus assimilis</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Vermivora peregrina</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	1	1	0	0	0	2

---



## Reconocimiento del canto y agresividad hacia no vecinos de *Thamnophilus bridgesi* (Thamnophilidae)

Carolina Méndez-Vásquez

Aves territoriales tienen estrategias para disminuir gastos de energía en despliegues defensivos innecesarios, por ejemplo reconocer a los individuos más cercanos, ya que en muchas ocasiones representan una amenaza menor porque son individuos familiares que no son agresivos. En oscines esta situación ha sido muy estudiada, sin embargo para suboscines donde se cree que no hay mucha variación del canto entre los individuos, se conoce poco si estas aves también usan esa estrategia. El objetivo del trabajo fue comprobar si *Thamnophilus bridgesi* (Thamnophilidae) era capaz de distinguir entre los individuos vecinos y no vecinos, donde los vecinos se encontraban separados al menos por 100 m y no más de 500 m de distancia entre ellos. Utilicé la distancia de acercamiento de nueve individuos en Golfito, hacia el lugar donde se reprodujeron estímulos con grabaciones de vecinos y no vecinos como un comportamiento de agresividad. Además usé 25 características del canto como variables para diferenciar entre vecinos y no vecinos. Con un análisis discriminante encontré que *T. bridgesi* sí distingue entre vecinos y no vecinos en un 71.8% de los casos, y que la agresividad fue mayor hacia individuos no vecinos. Esto sugiere que las aves suboscines territoriales sí presentan estrategias para ahorrar energía en interacciones sociales, reconociendo señales de familiares por medio de una discriminación del canto de vecinos y no vecinos, aumentando la agresividad hacia los no vecinos. También por una posible imitación del canto o de elementos específicos de los vecinos que tienen características importantes para su diferenciación.

**Palabras claves:** Aves territoriales, reproducciones (“playbacks”), Interacciones sociales, reconocimiento de individuos.

Los individuos territoriales viven en una constante lucha con rivales interespecíficos, gastando importantes cantidades de energía protegiendo sus territorios y los recursos que se encuentran en él (Bard et al. 2002). En estos sistemas territoriales, reconocer las características acústicas a los vecinos ya establecidos representa un beneficio para evitar potenciales peleas (Hyman y Hughes 2006). Generalmente las respuestas agresivas hacia individuos que significan un peligro en el territorio suelen tratarse de aves no familiares lejanas a sus territorios, en cambio en individuos donde sus cantos o señales son conocidas, suelen ser familiares que han establecido territorios cercanos entre ellos, por lo que no representan una amenaza y la respuesta hacia ellos suele ser sólo demostrando curiosidad, enfoques o alarmas suaves (Lovell y Lein 2004). Por ello, establecer relaciones entre los vecinos puede ser una estrategia para responder de forma menos agresiva ante las señales conocidas y así evitar gastos de energía en continuos despliegues defensivos (Wilson y Vehrencamp 2001; Akcay et al. 2009).

En aves oscines la capacidad para distinguir entre vecinos y no vecinos ha sido establecida en diversos experimentos típicos de discriminación vecino-extraño (Bard et al. 2002). Esta capacidad es posible ya que la extensa variación de sus cantos, gracias a la compleja capacidad de producir elaborados sonidos (Kricher 1997), muchas veces permite identificar con claridad las diferencias entre los individuos (Wilson y Vehrencamp 2001; Bard et al. 2002). Sin embargo, en las especies suboscines del Neotrópico que habitan en sotobosques, que presentan una limitación mayor en las habilidades del canto que los oscines (Kricher 1997), suelen ser cantos simples con silbidos de tonos puros (Stiles y Skutch 2007), y puede encontrarse una gran similitud en el canto entre los individuos, incluso entre ambos sexos. El limitado aprendizaje del canto que tienen estas aves, comparado con las aves oscines también oscurece la forma en que se da la distinción entre ellos y si logran reconocer o no a los individuos más cercanos y a los

extraños (Bard et al. 2002). Al mismo tiempo, se dificulta aún más determinar si existe una discriminación o no, porque los estudios sobre estas interacciones son escasos en las aves suboscines (Seddon y Tobias 2006; Araya-Ajoy et al. 2009).

Aún así, muchos suboscines Neotropicales mantienen territorios estables por un tiempo determinado, por lo que el reconocimiento de vecinos y los individuos extraños usando las señales vocales también puede ser importante para sus interacciones sociales (Bard et al. 2002). Es por esto que el objetivo de la investigación fue demostrar que un ave suboscine territorial como *Thamnophilus bridgesi* (Thamnophilidae) podía distinguir entre las vocalizaciones de sus vecinos y de sus no vecinos. De ser cierto, esperaba observar un comportamiento más agresivo hacia los cantos de individuos no vecinos, reflejado en la distancia de acercamiento y en distintas características del canto comparado a estímulos de individuos vecinos.

### **Materiales y Métodos**

El estudio lo realicé durante las dos últimas semanas de enero del año 2010 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVSG), en varios puntos del sector conocido como El Naranjal y la Lechería. Este bosque es considerado como Bosque Tropical Húmedo según la clasificación de zonas de vida de Holdrige (Solano y Villalobos 2001). Esta zona de Golfito presenta un clima con un promedio de precipitación anual que va desde los 3000 mm al nivel del mar hasta los 5000mm en las filas montañosas del RNVSG. También presenta una temperatura anual promedio de 29°C con una humedad relativa permanentemente alta de 81 a 91% (Maldonado 2005).

Trabajé con la especie *T. bridgesi*, que habita en el sotobosque denso de bosques maduros o de crecimiento secundario y suele vivir en parejas. El canto es un trino bajo no muy animado, compuesto por una serie de 10 a 20 elementos fuertes todos del mismo tono. Su mayor energía la tiene en el segundo armónico, por lo que es en este armónico donde analicé las características del canto (Fig.1). Es una especie muy común en las tierras bajas del Pacífico Sur de Costa Rica, llegando hasta los 1100 m y hacia al Norte hasta Carara (Stiles y Skutch 2007).

Marqué los sitios en donde observé aves con una unidad de GPS para definir territorios de los individuos y sus posibles vecinos, identifiqué en total siete sitios en el Naranjal donde presentaban una distancia aproximada de 100 m entre cada sitio (Fig.2). Grabé individuos de esos territorios en los bosques El Naranjal y de La Lechería. Las grabaciones las hice con una grabadora Marantz PMD-661 y un micrófono direccional Sennheiser ME-66.

Edité los cantos de mejor calidad de las grabaciones preliminares para hacer “playbacks” mediante el programa Adobe Audition 1.0. Los cantos editados tenían una duración de 3 s cada uno. Todas las reproducciones de grabaciones de vecinos o no vecinos (“playbacks”) las realicé a una distancia de por lo menos 5 m de cada individuo. Los individuos de la Lechería los utilicé como individuos no vecinos y los cantos de individuos vecinos los obtuve de El Naranjal.

En el campo reproduje los cantos editados de vecinos y no vecinos (“playbacks”) entre 05:00-10:30 y 15:00-17:00 hr procurando no colocar ambos tratamientos seguidos en un sitio el mismo día. Para cada día de muestreo, intenté reproducir alguno de los tratamientos en cada uno de los sitios definidos, suponiendo que los mismos individuos se encontrarían allí, o definía un nuevo sitio si el ave cantaba en un área nueva sin marcar. Estimé la distancia aproximada de acercamiento final del ave hacia el parlante y grabé las respuestas de los individuos después de los estímulos para cada tratamiento.

Tuve en cuenta si el ave cantaba o no después de los “playbacks”. En total analicé catorce grabaciones con el programa Raven 1.2, donde ocho eran de no vecinos y seis de vecinos, en cuatro situaciones el ave no cantó. Medí la frecuencia alta, frecuencia mínima, ámbito frecuencia para el canto, que es la diferencia que hay entre la frecuencia alta con la frecuencia mínima, frecuencia máxima y el ámbito de tiempo (Ámbito T-C) para cada canto. Medí estas variables acústicas de frecuencia alta, baja, máxima, ámbito de frecuencia y ámbito de tiempo para el primer (1), segundo (2) y penúltimo (3) elemento de cada canto. Asimismo, medí el número de elementos por canto, número de cantos por tiempo total (cantos/Tiempo) y el tiempo de silencio entre el primero y segundo elemento (tiempo silencio 1), segundo y tercer elemento (tiempo silencio 2) y del antepenúltimo y penúltimo elemento (tiempo silencio 3). Medí en total 26 variables incluyendo la distancia final de acercamiento del ave hacia el lugar donde se realizó el estímulo con la reproducción de los cantos editados.

Obtuve los promedios y desviaciones estándar para cada una de las 26 variables según el tratamiento y realicé un ANDEVA múltiple para establecer de manera preliminar cuales datos eran significativamente mayores en los no vecinos. Para determinar si los individuos reconocían correctamente a los vecinos de los no vecinos según su distancia de acercamiento y de las características de su canto, realicé un análisis discriminante y utilicé las variables que no presentaran una correlación muy alta entre ellas para evitar que se diera una colinearidad, es decir que se repitieran datos en el análisis. Eliminé 14 variables de frecuencia y tres de tiempo del análisis. Por esta razón sólo usé nueve variables, el tiempo total del canto, número de elementos por canto, el número de cantos por tiempo, la frecuencia máxima del segundo elemento, el ámbito de frecuencia y frecuencia máxima del tercer elemento, el silencio entre elementos para el primer-segundo y antepenúltimo-penúltimo elemento y la distancia de acercamiento.

## Resultados

En total trabajé con nueve individuos, siete machos y dos hembras. Sólo los promedios de 6 variables de las 26 analizadas (distancia de acercamiento al estímulo, ámbito de tiempo del primer elemento, tiempo de silencio entre el primer y segundo elemento, tiempo de silencio entre el segundo y tercer elemento, tiempo de silencio entre el antepenúltimo y penúltimo elemento y el tiempo total de cantos por el tiempo) fueron significativamente mayores en los no vecinos (Cuadro 1).

Obtuve que la respuesta agresiva fue diferente entre los tratamientos (Wilks' - Lambda=0,46;  $p < 0.0001$ ), mostrando una distancia promedio de acercamiento mayor del ave cuando se colocaban estímulos de no vecinos (Fig. 1). El análisis discriminante reveló que un 78% de las características del canto y la distancia de acercamiento fueron clasificadas correctamente en cada tratamiento, por lo que las aves si reconocieron el canto de sus vecinos y no vecinos (Wilks' Lambda= 0.29;  $F(9,32) = 8.36$ ;  $p = 0.0002$ ). Además encontré que las variaciones en las características acústicas de *T. bridgesi* más importante para identificar correctamente a los individuos no vecinos fueron el ámbito de tiempo del tercer elemento, el tiempo de silencio entre el primer y segundo elemento, el tiempo de silencio entre el antepenúltimo y penúltimo y el número de cantos por tiempo, donde sólo el ámbito de tiempo promedio del tercer elemento fue menor en no vecinos (Cuadro 2).

## Discusión

La diferencia en la distancia de acercamiento entre vecinos y no vecinos está relacionada con las respuestas agresivas para defender su territorio de individuos que representan una amenaza (Wilson y Vehrencamp 2001; Lovell y Lein 2004; Akcay et al.

2009). Aproximarse a una distancia considerable cerca hacia los invasores resulta ser un comportamiento muy común de agresividad y de alerta (Hyman y Hughes 2006), ya que signo de una posible lucha por proteger el área en el que se alimentan o se reproducen (Bard et al. 2002). Los resultados obtenidos mostraron que estas aves suboscines también presentan ese comportamiento agresivo ante los intrusos. Esto porque los individuos territoriales que tienen un sitio definido protegen de igual forma sus recursos y es irrelevante si su habilidad del canto es menos compleja o evolucionada o si su aprendizaje es limitado (Kricher 1997; Seddon y Tobias 2006).

Bard et al. (2002) mencionan la posibilidad de que en aves suboscines, la selección natural no haya favorecido la evolución en esta clase de reconocimiento entre vecinos y extraños porque cualquier intruso en el territorio puede ser una amenaza potencial (Kelly et al. 2008), y que existe una competencia directa con sus vecinos en la división del espacio, del alimento y compañeros reproductivos (Akçay et al. 2009). Sin embargo los resultados contradicen esa idea, ya que *T. bridgesi* sí respondió al estímulo de no vecinos de manera más agresiva, lo que demuestra que sí se está dando una distinción entre ellos y al responder de manera menos agresiva ante los vecinos representa una ventaja para disminuir los gastos de energía en peleas territoriales contra ellos (Hyman y Hughes 2006; Akçay et al. 2009).

Entonces esta estrategia de distinguir entre conocidos y extraños no es exclusiva de especies más evolucionadas que presentan un aprendizaje y una complejidad mayor del canto durante su vida y una gran variación en ellos, lo que les facilita una mejor diferenciación entre cada individuo (Bard et al. 2002). Janik y Slater (2000) definen un aprendizaje contextual como la asociación de una señal preexistente con un nuevo contexto, lo que permitiría a los animales usar señales vocales para distinguir a los individuos de su misma especie. Por lo tanto podría ser que *T. bridgesi* y otras aves suboscines también tienen la capacidad de usar este aprendizaje contextual en una variedad de interacciones sociales en ausencia de una producción de aprendizaje más complejo para distinguir a los intrusos que representan una amenaza y así ser un beneficio para ellos (Bard et al. 2002).

Por otra parte, muchas de estas aves suboscines al no presentar un aprendizaje complejo del canto, o ninguno durante su crecimiento (Seddon y Tobias 2006), imitar los cantos de los individuos extraños, que constituyen un peligro, podría ser también una estrategia utilizada para proteger su territorio (Kelly et al. 2008). Esto porque si un ave de la misma especie intenta acaparar el territorio de otra, debe demostrar que es más fuerte y en este caso, que posea una capacidad acústica mayor. Por esto, si el ave intrusa inicia un canto con ciertas características, la posible respuesta del individuo que esté defendiendo su espacio, será igualar o mejorar esas características para demostrar que también está en buenas condiciones, y así defender su territorio. También se sabe que las aves logran imitar los cantos de los individuos residentes para disminuir la agresividad entre ellos (Wilson y Vehrencamp 2001), lo que también ayudaría a explicar las diferencias obtenidas en la estructura canto en *T. bridgesi* entre vecinos y los no vecinos.

Como ya lo mencioné anteriormente, el beneficio que le proporcionaría a esta ave el poder discriminar entre individuos vecinos de los no vecinos está principalmente en el ahorro de energía (Bard et al. 2002). Por ejemplo, haber obtenido que el número de cantos por tiempo resultara mayor en los no vecinos, indica que estas aves podrían estar gastando más energía al responder a estos estímulos, porque necesitan recuperarse con mayor rapidez para realizar vocalizaciones constantes por menos tiempo. Debido a que el canto de *T. bridgesi*, posee una escasa y limitada capacidad de variar (Kricher 1997), es posible que se tratara de una distribución diferente en el esfuerzo y la energía que utilizan

para realizar el canto, esto porque sí existieron cambios de frecuencia y tiempos observados en los cantos entre vecinos y no vecinos.

Si el esfuerzo del ave al vocalizar estuvo enfocado en la rápida recuperación de la energía, es posible que la energía utilizada para aumentar el número de elementos, mantener el tiempo de los elementos, o las frecuencias altas, bajas y máximas por más tiempo también haya cambiado. Una de las principales diferencias de los suboscines entre los oscines, se encuentra en que tienen una musculatura de la siringe considerablemente menos compleja y mucho más limitadas las habilidades del canto (Kricher 1997), entonces si hay más limitaciones es posible que la energía necesaria aumente si efectúan vocalizaciones un poco más elaboradas de las realizadas normalmente, debido al mayor esfuerzo que deben realizar en los músculos de la siringe. Además Araya-Ajoy et al. (2009) indican que las diferencias entre la duración de los elementos y las tasas de repetición de estos, puede ser explicada por diferencias individuales en el rendimiento de la respiración, específicamente en la producción de trinos que provocan una pérdida neta en el volumen de la respiración y que la presión en los sacos de aire necesarios para la exhalación aumentan con la frecuencia de vocalizaciones.

Por esto, disminuir la energía usada en el tiempo que duran cada uno de los elementos y en el número de ellos podría ayudar a realizar vocalizaciones de manera más continua. Aunque no encontré una diferencia significativa en el número de elementos por canto efectuados según el tratamiento, sí obtuve en los resultados un menor tiempo del ámbito de duración en el antepenúltimo elemento y un mayor tiempo de silencio entre el primer y el segundo elemento y entre el antepenúltimo y penúltimo elemento, lo que presume una menor duración de esos elementos, y podría demostrar que esta situación se está manifestando en *T. bridgesi*.

Incluyendo las diferencias en las distancias de acercamiento y las características del canto de *T. bridgesi*, sí puede concluirse que hay un reconocimiento de vecinos y no vecinos, y que también son capaces de aprovechar estrategias comúnmente utilizadas por especies más complejas que mejoran las interacciones sociales entre los individuos adyacentes (Bard et al. 2002; Hyman y Hughes 2006). Y que las características del canto analizadas fueron apropiadas para la discriminación extraño-vecino. A pesar de esto, para futuras investigaciones, deberían analizarse todos los elementos del canto, para incluir a los elementos centrales que no se consideraron para esta investigación y que podrían dar una información crucial en la distinción entre los individuos, además ampliar una cantidad de datos mayor.

A pesar de observar estas diferencias en la estructura acústica del canto en esta ave y predecir que se debe a un mayor gasto de energía al realizar más cantos por tiempo en las respuestas a los estímulos de no vecinos, en el campo es difícil medir el balance energético, sobre todo en organismos con ciclos de vida largos (Majarrez 1997). Tampoco los mecanismos ni la anatomía en la producción de sonidos de muchas aves suboscines han sido muy estudiados (Amador et al. 2008), por lo que son necesarias más investigaciones al respecto para determinar que en realidad se están dando cambios de la energía utilizada en *T. bridgesi* cuando responde a los individuos no vecinos que son una amenaza.

Es importante añadir que para futuros trabajos, definir de manera precisa el territorio de estas aves y una clara identificación y diferenciación entre los individuos facilitará obtener resultados significativos en las pruebas de discriminación extraño-vecino. Además se debe considerar cual es el sexo en los individuos grabados para utilizar sus cantos como estímulos, ya que muchas de estas aves no reaccionan de la

misma manera al escuchar un estímulo proveniente de una hembra no vecina que de un macho no vecino (Bard et al. 2002). Al igual que tomar en cuenta el tamaño del territorio y la posición en la que se coloque el estímulo, puesto que no es lo mismo colocarlos en el centro del territorio o en el borde de éste. Controlando estas situaciones, facilitaría conseguir resultados aún más convincentes.

Por último, es necesario mencionar que de las más de 3700 especies de aves en el Neotrópico, alrededor de 1000 especies son clasificadas taxonómicamente como suboscines (Kricher 1997). A pesar de ser aproximadamente el 20% de todas las aves passeriformes no se les ha dado la atención que deberían, ya que muchos de los estudios centrados en suboscines podrían proporcionar información clave para la evolución y significado del canto en aves oscines que presentan una complejidad mayor, así como para las especies que realizan dúos (Seddon y Tobias 2006).

### **Agradecimientos**

A Eduardo Chacón, Marcelo Araya, Ignacio Escalante y Federico Bolaños por la ayuda brindada con sus ideas en la elaboración del trabajo de campo, por sus comentarios y correcciones y por la ayuda en la estadística. También a Jorge Lobo por su gran ayuda al prestarme el parlante para llevar al campo.

### **Bibliografía**

- Akcay C., W. Wood, W. Searcy, C. Templeton, E. Campbel y M. Beecher. 2009. Good neighbour, bad neighbour: song sparrows retaliate against aggressive rivals. *Animal Behavior* 78:97-102.
- Amador, A., F. Goller y G. Mindlin. 2008. Frequency Modulation During Song in a Suboscine Does Not Require Vocal Muscles. *Journal of Neurophysiology* 99:2383-2389.
- Araya-Ajoy Y., J. Chaves-Campos , E. Kalko y J. DeWoody. 2009. High-Pitched Notes during Vocal Contests Signal Genetic Diversity in Ocellated Antbirds. *Public Library of Science ONE* 4:4-7.
- Bard, S., M. Hau, M. Wikelski y J. Wingfield. 2002. Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the spotted antbird, a neotropical suboscine. *Condor* 104:387-394.
- Hyman J. y M. Hughes. 2006. Territory owners discriminate between aggressive and nonaggressive neighbours. *Animal Behavior* 72:209-215.
- Janik V. y P. Slater. 2000. The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behavior* 60:1-11.
- Kelly L., R. Coe, J. Madden y S. Healy. 2008. Vocal mimicry in songbirds. *Animal Behavior* 76: 521-528.
- Kricher, J. 1997. *A Neotropical companion: an introduction to the animals, plants, and ecosystems of the new world tropics*. Second Edition. Princeton University Press. 451p
- Lovell, S. y M. Lein. 2004. Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology* 15:779-804.
- Maldonado T. 2005. Características geográficas de la región de Golfito. pp. 18-19. *In*: J. Lobo y F. Bolaños (eds). *Historia Natural de Golfito Heredia, Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.
- Manjarrez, J. 1997. Energética de la territorialidad en vertebrados. *Ciencia Ergo Sum* 4:311-315.
- Solano J. y R. Villalobos. 2001. Aspectos fisiográficos aplicados a un bosquejo de regionalización geográfico climático de Costa Rica. *Tropical Meteorology Oceanography* 8: 26-39.

- Seddon, N. y J. Tobias. 2006. Duets defend mates in a subsocial passerine, the warbling antbird (*Hypocnemis cantator*). *Behavioral Ecology* 17: 73-83.
- Stiles, F. G. y A. Skutch. 2007. *Guía de Aves de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad. Cuarta Edición. Heredia, Costa Rica. 680p.
- Wilson P. y S. Vehrencamp. 2001. A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows. *Animal Behavior* 62: 1197-1205.

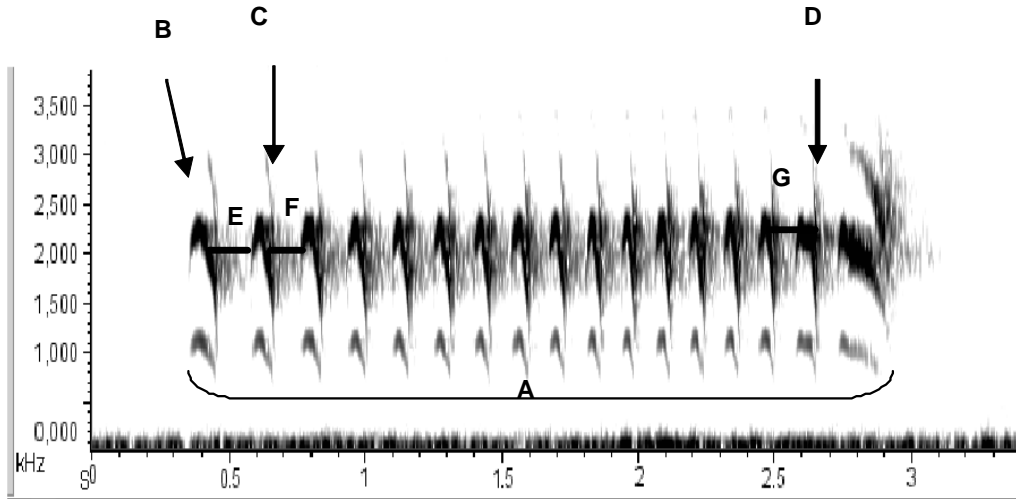


Fig 1. Características del canto usadas para el análisis. A) Canto, la selección es en el segundo armónico. B, C, D) elementos y E, F, G) silencios entre elementos.



Fig.2. Distribución de los sitios definidos para el estudio a lo largo de El Naranjal, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (RNVSG), Puntarenas. Imagen tomada de Google Earth 2010. Cada sitio está separado aproximadamente por al menos 100 m y no más de 500 m. Las diferencias en los tamaños de los círculos sitios no reflejan el tamaño real del territorio.

Cuadro 1. Promedios ( $\pm$  desviaciones estándar) de las variables del canto y la distancia de acercamiento después de los estímulos de realizados con cantos de vecinos y no vecinos. (\*) Probabilidades  $< 0.05$ , obtenidas a partir de un ANDEVA múltiple. En negrita muestra los promedios mayores con diferencias significativas.

Variables acústicas	No vecinos	Vecinos	P
	Promedios	Promedios	
Ámbito de Tiempo del Canto (kHz)	2.58 $\pm$ 0.15	2.69 $\pm$ 0.15	0.02*
Alta frecuencia del Canto (kHz)	2240.11 $\pm$ 119.50	2353.05 $\pm$ 88.27	0.001*
Baja frecuencia del Canto (kHz)	1423.94 $\pm$ 154.09	1453.06 $\pm$ 119.15	0.51
Ámbito de frecuencia del Canto (kHz)	816.17 $\pm$ 151.35	900.01 $\pm$ 149.32	0.08
Máxima Frecuencia del Canto (kHz)	1977.62 $\pm$ 94.63	2031.74 $\pm$ 101.27	0.08
# de elementos por Canto	17.56 $\pm$ 1.26	18.00 $\pm$ 0.71	0.2
Distancia (m)	1.96 $\pm$ 1.47	0.24 $\pm$ 0.44	$< 0.001^*$
Ámbito de Tiempo elemento 1 (kHz)	0.07 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.01	$< 0.001^*$
Alta frecuencia elemento 1 (kHz)	2172.25 $\pm$ 138.19	2305.61 $\pm$ 119.33	0.002*
Baja frecuencia elemento 1 (kHz)	1409.01 $\pm$ 224.53	1386.73 $\pm$ 111.05	0.7
Ámbito de frecuencia elemento 1 (kHz)	798.46 $\pm$ 153.94	918.88 $\pm$ 162.83	0.02*
Máxima frecuencia elemento 1 (kHz)	1912.16 $\pm$ 124.32	1950.66 $\pm$ 113.70	0.31
Ámbito de Tiempo elemento 2 (kHz)	0.06 $\pm$ 0.01	0.07 $\pm$ 0.01	$< 0.001^*$
Alta frecuencia elemento 2 (kHz)	2200.20 $\pm$ 141.66	2324.27 $\pm$ 97.44	0.003*
Baja frecuencia elemento 2 (kHz)	1407.38 $\pm$ 156.46	1434.53 $\pm$ 129.53	0.55
Ámbito de frecuencia elemento 2 (kHz)	792.83 $\pm$ 166.79	889.75 $\pm$ 164.29	0.07*
Máxima frecuencia elemento 2 (kHz)	1932.84 $\pm$ 122.03	2011.46 $\pm$ 132.54	0.05*
Ámbito de Tiempo elemento 3 (kHz)	0.05 $\pm$ 0.02	0.08 $\pm$ 0.03	0.0002*
Alta frecuencia elemento 3 (kHz)	2228.73 $\pm$ 125.95	2326.75 $\pm$ 76.02	0.006*
Ámbito frecuencia elemento 3 (kHz)	1482.38 $\pm$ 197.21	1553.53 $\pm$ 147.37	0.21
Ámbito de frecuencia elemento 3 (kHz)	746.38 $\pm$ 246.29	773.22 $\pm$ 188.07	0.7
Máxima frecuencia elemento 3 (kHz)	2008.64 $\pm$ 123.63	2072.26 $\pm$ 83.22	0.07
Tiempo de silencio 1 (s)	0.17 $\pm$ 0.01	0.16 $\pm$ 0.01	0.05*
Tiempo de silencio 2 (s)	0.15 $\pm$ 0.01	0.14 $\pm$ 0.01	0.020*
Tiempo de silencio 3 (s)	0.10 $\pm$ 0.03	0.09 $\pm$ 0.01	0.61
cantos/tiempo	0.07 $\pm$ 0.02	0.06 $\pm$ 0.02	0.41



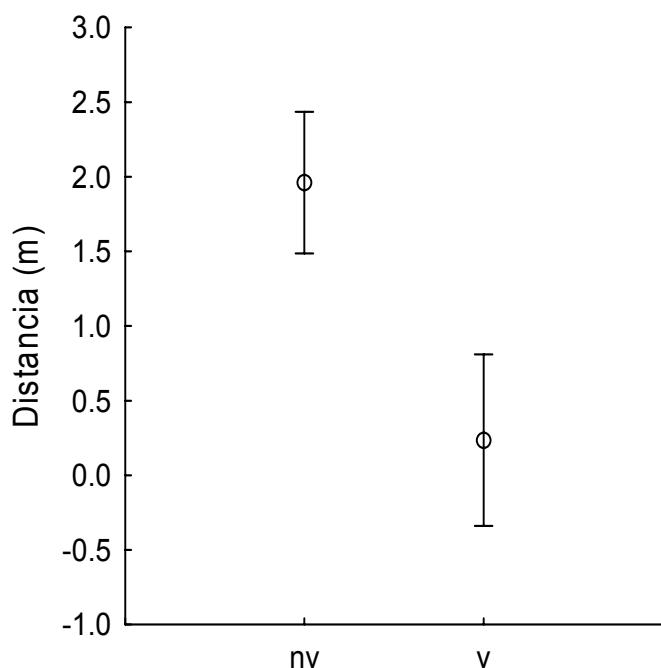


Figura 1. Promedios ( $\pm$  desviación estándar) de la distancia de acercamiento de los individuos de *T. bridgesi* cuando se colocaron estímulos de cantos de vecinos y no vecinos. Los vecinos eran individuos adyacentes a su territorio con distancias entre los 100 m y 500m.

Cuadro 2. Promedios ( $\pm$  desviaciones estándar) y probabilidades obtenidas del análisis discriminante entre vecinos y no vecinos de *T. bridgesi*. (\*) Probabilidades significativas ( $< 0.05$ )

Variables acústicas	No vecinos	Vecinos	F	p
Ámbito de Tiempo del Canto (kHz)	2.58 $\pm$ 0.15	2.69 $\pm$ 0.15	2.40	0.13
# de elementos por Canto	17.56 $\pm$ 0.71	18.00 $\pm$ 1.26	3.51	0.07
Distancia (m)	1.96 $\pm$ 0.44	0.24 $\pm$ 1.47	17.64	<0.01*
Máxima frecuencia elemento 2 (kHz)	1932.84 $\pm$ 132.54	2011.46 $\pm$ 122.03	3.65	0.06
Ámbito de frecuencia elemento 3 (kHz)	0.05 $\pm$ 0.03	0.08 $\pm$ 0.02	6.18	0.02*
Máxima frecuencia elemento 3 (kHz)	2008.64 $\pm$ 83.22	2072.26 $\pm$ 0.02	0.74	0.39
Tiempo de silencio 1 (s)	0.17 $\pm$ 0.01	0.16 $\pm$ 0.01	11.73	<0.01*
Tiempo de silencio 3 (s)	0.10 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.03	4.62	0.04*
cantos/tiempo	0.07 $\pm$ 0.02	0.06 $\pm$ 0.02	4.94	0.03*

## Variación del dueto entre parejas y grado de sincronización dentro de la pareja de los duetos del soterrey *Thryothorus semibadius* (Aves: Troglodytidae)

Carla Trejos-Araya

Los duetos en aves son reconocidos por la precisión con la cual la pareja que lo ejecuta, coordina sus cantos. Las especies con duetos son muy diversas en su taxonomía, y esto hace que la forma y función de sus duetos también presente variaciones. La investigación se realizó con parejas de *Thryothorus semibadius* un ave endémica de Costa Rica y el oeste de Panamá. Se grabaron sus vocalizaciones en Golfito, Costa Rica. Se grabaron en total 9 parejas en 4 sitios. Se encontró que parejas más cercanas entre sí geográficamente, poseían duetos con características acústicas más similares. Sin embargo, esta agrupación no presenta relación estadística con la distancia geográfica entre los sitios. Además, se observaron diferencias en el grado de sincronización entre los individuos de 4 parejas. Estas variaciones podrían deberse al tiempo que lleve la pareja junta y a la experiencia de cada miembro. Es necesario determinar cuales son las consecuencias biológicas para una pareja el ser más o menos sincronizados entre sí. Por ejemplo, en la defensa y mantenimiento de un territorio, en la estabilidad de la pareja y en el número de pichones por nidada.

**Palabras clave:** bioacústica, dueto, soterrey, *Thryothorus semibadius*, sincronización del canto

La comunicación acústica en aves tiene un papel importante en procesos evolutivos con una función directa en el reconocimiento de especies y en la elección de pareja (Handford y Loughheed 1991). En alrededor de 220 especies de aves, las parejas vocalizan con coordinación temporal para producir un patrón acústico más o menos estereotipado conocido como dueto (Logue 2007). En muchos de estos duetos, los machos y las hembras cantan repertorios compuestos por diferentes elementos discretos. Típicamente estas especies producen duetos en los cuales los cantos de la pareja están asociados de manera no azarosa (Logue 2007).

La familia Troglodytidae abarca 75 especies de soterreys, generalmente pequeños, activos y con un despliegue vocal alto. Miembros de esta familia han sido objeto de una gran variedad de estudios ecológicos y de comportamiento, dentro de sus características más estudiadas se encuentran, los dialectos vocales y repertorios, y sus duetos (Barker 2004). Dentro de las especies con cantos elaborados y duetos, se encuentra *Thryothorus semibadius*, conocido como soterrey de río, pues se le suele encontrar en el borde de ríos y quebradas.

Este soterrey es endémico de la costa del Pacífico sur y del oeste de Panamá (Garrigues y Dean 2007) desde las bajuras hasta los 1200 msnm (Skutch 2001, Stiles y Skutch 2007). El canto de esta especie es extremadamente variado (Stiles y Skutch 2007) y puede ser interpretado por un solo individuo a ambos miembros de la pareja. Además, posee notas llamativas, pues deben contrarrestar el ruido generado por los cuerpos de agua en su hábitat (Skutch 2001).

Debido a la complejidad del canto dentro de esta familia de aves y considerando la presencia de duetos en *T. semibadius*, los objetivos de este trabajo fueron describir las características del dueto en cuanto a su composición de elementos, duración y el papel de cada individuo de la pareja. Además, establecer si existe variación entre los cantos de diferentes parejas y determinar cuales variables acústicas y temporales del dueto son las que varían entre las parejas. También, medir el grado de sincronización de cada individuo de la pareja en el dueto.

## Materiales y Métodos

El proyecto se llevó a cabo durante enero del 2010 en Golfito, Puntarenas, Costa Rica. Las grabaciones se realizaron cerca de los bordes de río en los sectores de la Gamba y el Naranjal del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, la Lechería y la Cañaza (Fig. 1). Estos sitios se caracterizan por poseer bosque tropical húmedo (Hartshorne 1991) y una precipitación anual promedio de 4256 mm (Jiménez y Soto 1985). Para obtener las vocalizaciones se utilizó una grabadora Marantz PMD620 y un micrófono direccional Seinnheiser me66.

Las parejas de *T. semibadius* fueron ubicadas en el campo para obtener el canto del dueto como respuesta ante la presencia de otra pareja de la misma especie. Para esto se empleó un canto pregrabado del dueto de otra pareja. Este canto, fue empleado un máximo de 3 veces a cada pareja después de la primera vez que ésta respondía con un dueto. Para el análisis posterior de cada canto, se consideró el lugar en donde fue realizada la grabación y se estimó la distancia entre las parejas grabadas en un mismo sitio.

Las grabaciones obtenidas fueron analizadas y editadas con el programa de investigaciones bioacústicas Raven 1.2.1. Para el análisis, el canto del dueto fue separado en unidades, y éstas a su vez se separaron en los elementos correspondientes a cada individuo de la pareja. En este estudio, un canto del dueto es definido como una vocalización con unidades repetidas, vocalizadas por ambos miembros de la pareja, que se encuentran separadas por 10 segundos o más de otra vocalización similar (Fig. 2).

Para cada canto, se midió su duración total y se contó el número de unidades que lo conforman. En cada unidad del canto, se obtuvo su duración, la frecuencia alta (FA) y baja (FB) (Hz), cambio de frecuencia (dF) y la máxima frecuencia (MáxF) (Hz). Además, se midió la duración de los espacios de tiempo entre las vocalizaciones de cada individuo de la pareja, como un parámetro del grado de sincronización entre ellos en cada canto. En los casos en donde se diera un traslape entre los elementos de cada individuo, se midió el tiempo de traslape y se le asignó ese valor negativo, con el fin de diferenciar entre aquellos elementos sin traslape entre sí. Estos espacios de tiempo, fueron establecidos siempre entre los mismos elementos del individuo por cada canto.

Se comparó la similitud entre las parejas según las variables medidas (duración, FB, FA, dF y MáxF) mediante un Análisis de conglomerados (Cluster) con distancia Euclidiana y se obtuvieron los valores de soporte para la agrupación de cada rama del análisis (PAST). Además, fue llevada a cabo una Prueba de Mantel (PAST) para establecer si existía relación entre las distancias Euclidianas entre las parejas y la distancia geográfica entre ellas. Para determinar si existían diferencias por pareja según estas variables para cada unidad, se realizó un análisis de varianza múltiple (MANOVA por sus siglas en inglés) y pruebas de Tukey entre cada una de las variables para establecer cuales diferían o no entre las parejas.

El grado de sincronización de la pareja se analizó con un análisis de varianza múltiple (ANDEVAM) y para cada tiempo por individuo de la pareja, se hizo un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía. También, se realizaron pruebas de homogeneidad de varianzas (Cochran C, Hartley, Bartlett) para determinar dentro de la pareja cuales individuos diferían más entre sí. Los análisis estadísticos, fueron realizados con los programas STATISTICA 6.0 (StatSoft 2001) y PAST 1.96 (Hammer *et al.* 2001). La distancia entre los sitios de estudio, se obtuvo con el programa DIVA-GIS versión 7.1.6.1, empleando las capas de Costa Rica del Atlas 2004.

## Resultados

Se grabaron en total los cantos de duetos de 9 parejas de *T. semibadius*. En general, los cantos tienen una duración promedio de 6 s con una desviación estándar de 2 s, presentan un elemento introductorio seguido de 3 a 13 unidades con 3 a 10 elementos diferentes por unidad (Fig. 3). En cada unidad, los individuos de la pareja se intercalan, manteniendo siempre el mismo orden. Se encontró variabilidad en cuanto a que individuo finalizaba en la última unidad del canto, siendo en ocasiones el individuo 1 y en otras el segundo individuo.

Las parejas 1, 2 y 3 fueron encontradas en los sitios de la Lechería, la Cañaza y la Gamba, respectivamente. En el Naranjal, se grabaron las parejas 4 a 9. Se encontró, que las parejas del Naranjal presentan mucha similitud en las variables medidas del canto con las parejas de la Gamba y la Lechería. Sin embargo, los cantos de la pareja de la Cañaza fueron diferentes en sus características acústicas a los analizados para los otros 3 sitios (Fig. 4). No se obtuvo ninguna relación entre la agrupación establecida para todas las parejas según las características del canto, y la distancia geográfica entre los sitios en donde se encontraban (Prueba de Mantel:  $R=0.0731$ ,  $p=0.259$ ).

Los resultados anteriores, se respaldan con las diferencias estadísticas encontradas entre las variables acústicas para los duetos de todas las parejas (Wilks= 0.194,  $F_{40/909}=10.395$ ,  $p< 0.001$ ). De las variables consideradas, la pareja 2 (la Cañaza) es la que presenta valores que difieren con 4 o más parejas, las diferencias se dan en frecuencia baja, cambio de frecuencia, máxima frecuencia. Las parejas del Naranjal, no presentaron diferencias estadísticas entre sí en los valores de frecuencia alta y cambio de frecuencia. La pareja 8 (Naranjal), presentó diferencias con las parejas 4, 5 y 7 en la duración de cada unidad del canto. En general, en este sitio las parejas no presentaban entre sí, muchas diferencias en las características medidas del canto (Fig. 5).

Los grados de sincronización fueron diferentes entre los miembros de algunas de las parejas estudiadas (Wilks= 0.514,  $F_{16/400}=9.871$ ,  $p< 0.001$ ). Las parejas con diferencias en los espacios entre vocalizaciones de cada individuo, fueron la 3, 4, 7 y 9. En el caso de la pareja 6, en donde el promedio del primer individuo es negativo, se debe a que sólo presentó traslapes con elementos del segundo individuo, por lo que es considerado no sincronizado (Fig. 6).

## Discusión

Los duetos, como en el canto de *T. semibadius*, ocurren cuando dos animales, usualmente una pareja reproductiva, coordinan sus cantos para desplegarlos al mismo tiempo o intercalados (Mennill *et al.* 2006). En aves, estos pueden darse por dos razones principales: para la defensa del territorio, ya que es más efectivo compartirla que llevarla a cabo individualmente, o debido a que cada miembro de la pareja defiende el territorio contra rivales del mismo sexo. Otra hipótesis relacionada, es que los miembros de cada pareja se repiten entre ellos cantos para proteger a su compañero contra rivales del mismo sexo (Langmore 1998).

Según Mann y colaboradores (2009), en el dueto de *T. semibadius* cuando se presenta un elemento introductorio, éste es realizado por el macho y es seguido por “frases” iniciadas por la hembra y finalizadas por el macho. Lo que estos autores denominan frases, coinciden con las unidades de canto definidas en este trabajo, y concuerdan con lo encontrado de que son interpretadas por ambos miembros de la pareja. Por lo tanto, la hembra sería el primer individuo y el macho el segundo.

La variabilidad encontrada en los cantos de *T. semibadius*, en el número de unidades por duetos y en la cantidad de elementos diferentes por unidad, puede explicarse por el efecto que tiene la selección sexual sobre los cantos, promoviendo en muchos casos cantos más elaborados. La evolución de cantos extremadamente complejos se ha presentado en muchos grupos de aves oscines, entre ellos los soterreys. En general, se conoce que en algunos casos de parejas monógamas, como las de *T. semibadius*, la hembra selecciona al macho basándose en el tamaño del repertorio de su canto (Catchpole 1980).

Compartir características del canto, como elementos o frecuencias de vocalización, permite a las aves identificar los cantos de vecinos y la vez evitar conflictos innecesarios y que demandan un gasto energético. Además, favorece la atracción de pareja o la defensa del territorio (Bradley y Mennill 2009). Además, a pesar de la variación intraespecífica de una especie de ave, características como la duración, el ritmo y el ámbito de frecuencias, son típicamente heredadas (Slabbekoorn y Smith 2002). Estos principios se cumplen entre las parejas del Naranjal, la lechería y la Gamba, las cuales presentaban características de los cantos muy similares entre sí. Estos sitios se encuentran separados por una distancia máxima de 4 km (Naranjal- Gamba) y mínima de 1.5 km (Naranjal-Lechería), las cuales en términos geográficos podrían considerarse pequeñas, y por lo tanto, todas estas parejas podrían ser tratadas como una sola población.

La pareja de la Cañaza es la que geográficamente está más cerca del Naranjal (1 km de distancia), por lo que se hubiera esperado que ambos cantos fueran relativamente similares en las características de su repertorio. Por lo tanto, podría suponerse que las diferencias encontradas se deben a varios factores: (i) la calidad fenotípica de los individuos, la cual se encuentra relacionada con la selección sexual, ya que se asume que ésta tiene un papel muy importante en el mantenimiento de cantos extravagantes en aves (Garamszegi y Møller 2004); (ii) la edad de los individuos y el tiempo que tienen como pareja, pues el perfeccionamiento del dueto requiere aprendizaje, práctica y tiempo de “convivencia” para sincronizarse (Brenowitz y Arnold 1986), y (iii) el hábitat, pues esta pareja se encontraba cerca de un asentamiento humano, mientras los otros sitios tenían bosque secundario menos perturbado, en la actualidad se conoce que el ambiente bioacústico en el que se desenvuelva una ave, afecta la forma de sus señales acústicas (Brown y Lemon 1979).

Las diferencias encontradas en el grado de sincronización del macho y la hembra en algunas parejas de *T. semibadius*, podrían atribuirse a la edad del individuo, ya que se ha establecido que los cantos son comportamientos estereotipados que deben ser aprendidos por los individuos jóvenes y que el desarrollo de nuevos cantos continúa hasta la madurez en algunas especies (Brenowitz y Arnold 1986). Según Mann y colaboradores (2009), en los duetos del género *Thryothorus* suele darse el caso de la hembra cante al mismo tiempo que el macho, traslapando los elementos de éste. Este hecho podría explicar porque en la pareja 6, la hembra (individuo 1) no fue sincrónica y siempre traslapo con el macho.

Aunque se encontró que existe mucha variación en los cantos del dueto para *T. semibadius*, tanto entre parejas como dentro de la misma pareja. Sería importante reforzar estos datos con duetos de más parejas de la zona y de los sitios ya analizados, pues esto permitiría determinar si en realidad la distancia entre las subpoblaciones no es un factor determinante en la variación de los cantos y más bien, esta se ve influenciada por características intraespecíficas de la especie, las condiciones del hábitat, entre otros. Además, es necesario determinar cuales son las consecuencias biológicas para una

pareja el ser más o menos sincronizados entre sí. Por ejemplo, en la defensa y mantenimiento de un territorio, en la estabilidad de la pareja y en el número de pichones por nidada, entre otras.

### **Agradecimientos**

Agradezco al profesor Gilbert Barrantes por suministrar el equipo de grabación y por su ayuda en la interpretación y análisis de los espectrogramas. Además, a los profesores Eduardo Chacón y Federico Bolaños por sus consejos y guía para el análisis de datos.

### **Bibliografía**

- Barker, F. 2004. Monophyly and relationships of wrens (Aves: Troglodytidae): a congruence analysis of heterogeneous mitochondrial and nuclear DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 486–504.
- Bradley, D. y D. Mennill. 2009. Solos, duets and choruses: vocal behaviour of the Rufous-naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*), a cooperatively breeding neotropical songbird. *Journal of Ornithology* 150: 743–753.
- Brenowitz, E. y A. Arnold. 1986. Interspecific comparison of the size of neural song control regions and song complexity in duetting birds: Evolutionary implications. *Journal of Neuroscience* 6: 2875–2879.
- Brown, N. y R. Lemon. 1979. Structure and Evolution of Song Form in the Wrens *Thryothorus sinaloa* and *T. felix*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5: 111–131.
- Cacthpole, C. 1980. Sexual Selection and the Evolution of Complex Songs among European Warblers of the Genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74: 149–166.
- Garamszegi, L. y A. Møller. 2004. Extrapair paternity and the evolution of bird song. *Behavioral Ecology* 15: 508–519.
- Garrigues, R. y R. Dean. 2007. *The Birds of Costa Rica: a field guide*. Comstock Publishing Associates. Nueva York, Estados Unidos de América.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica* 4.
- Handford, P. y S. Loughheed. 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. *Condor* 93: 644–658.
- Hartshome, G. 1991. Plantas: Introducción. D.H. Janzen (ed). En: *Historia Natural de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- 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. *Revista Biología Tropical* 33: 25–37.
- Langmore, N. 1998. Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 136–140.
- Logue, D. 2007. How do they duet? Sexually dimorphic behavioural mechanisms structure duet songs in the black-bellied wren. *Animal Behaviour* 73: 105–113.
- Mann, N., K. Dingess., I. Barker., J. Graves y P. Slater. 2009. A comparative study of song form and duetting in neotropical *Thryothorus* wrens. *Behaviour* 146, 1–43.
- Mennill, D., J. Burt., K. Fristrup y S. Verhencamp. 2006. Accuracy of an acoustic location system for monitoring the position of duetting songbirds in tropical forest. *Journal of Acoustical Society of America* 119: 2832–2839.

- Slabbekoorn H. y T. Smith. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357: 493–503.
- StatSoft Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), versión 6.
- Skutch, A.F. 2001. Life history of the Riverside Wren. *Journal of Field Ornithology* 72: 1–11.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 2007. *Guía de Aves de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

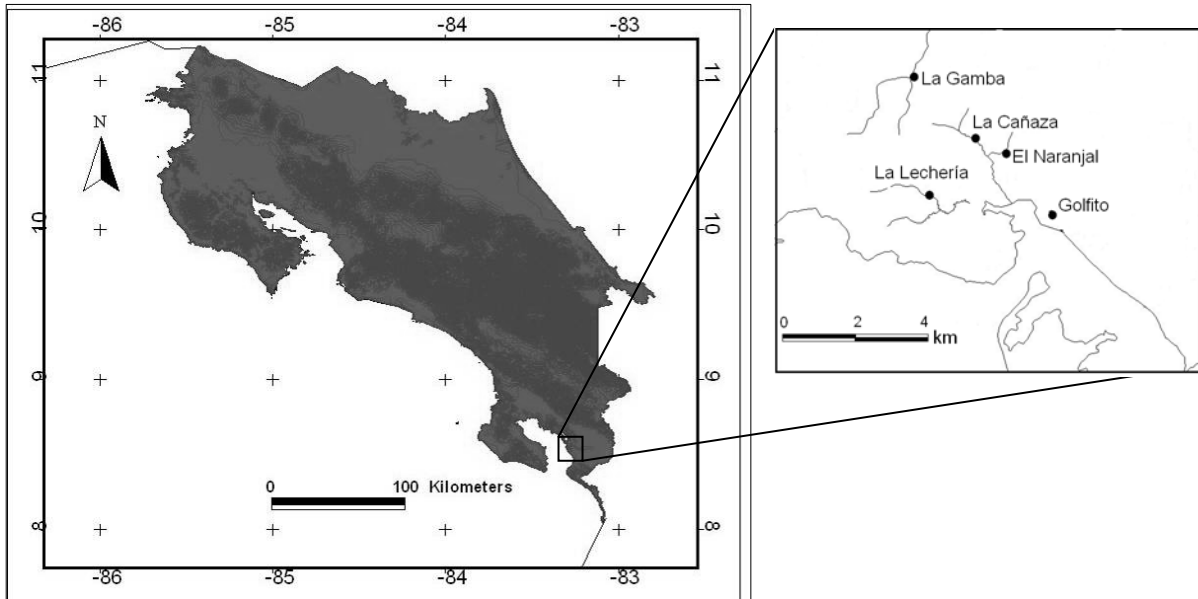


Fig. 1: Sitios de estudio en Golfito, Puntarenas, Costa Rica.

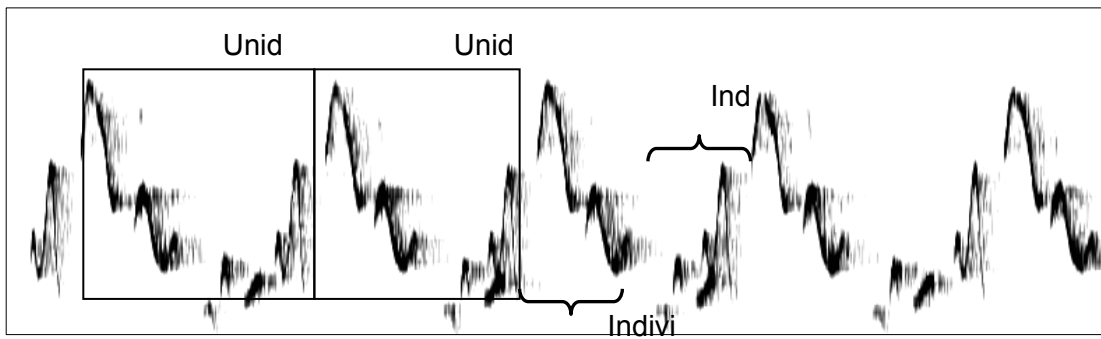


Fig. 2: Espectrograma del canto del dueto de *Thryothorus semibadius*, señalando sus unidades y las partes correspondientes a cada individuo dentro de ellas. Golfito, 2010.



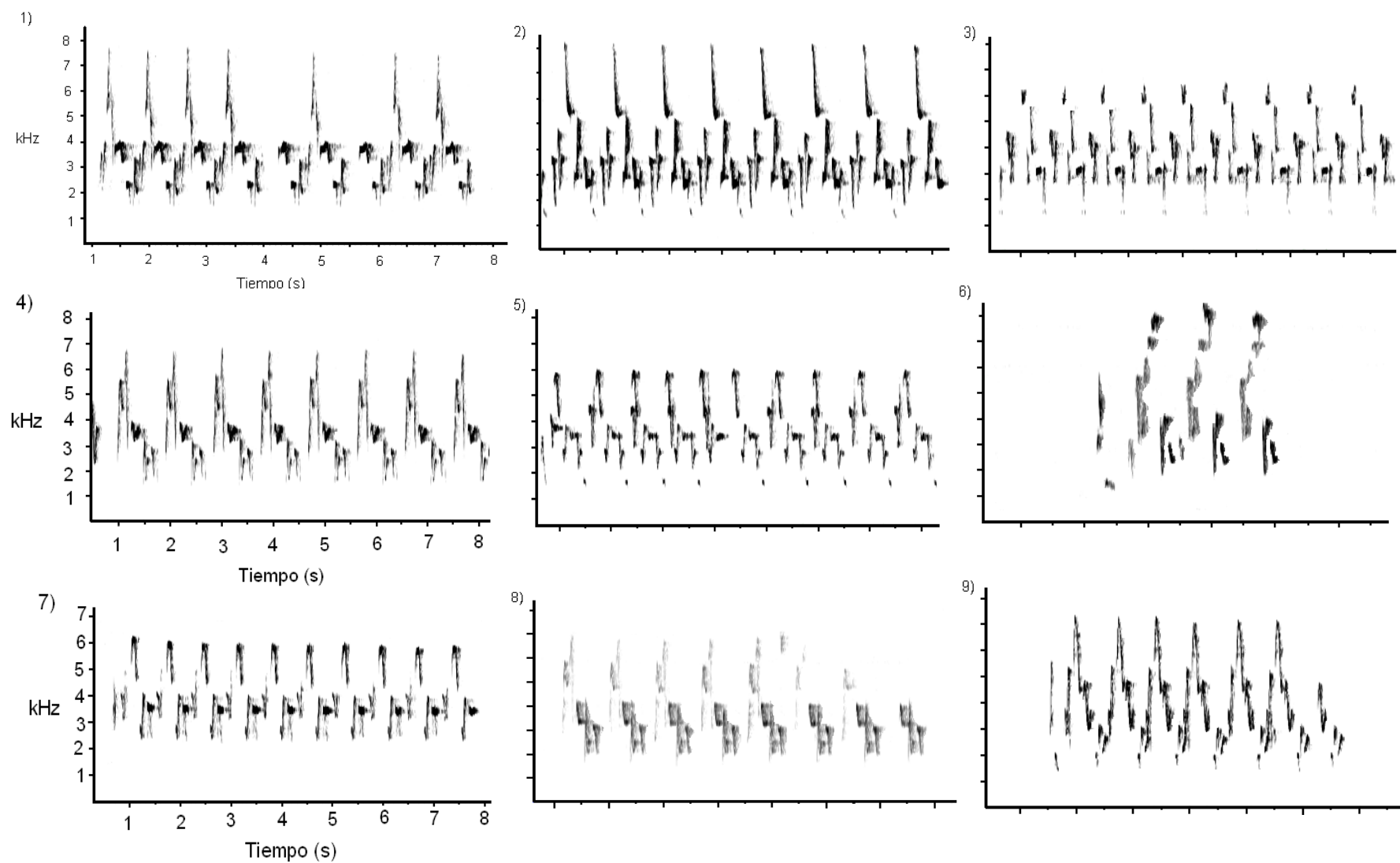


Fig. 3: Espectrogramas del canto de dueto de las parejas de *T. semibadius* analizadas. 1,2 y 3, parejas de la Lechería, la Cañaza y la Gamba, respectivamente. 4-9, parejas del Naranjal.

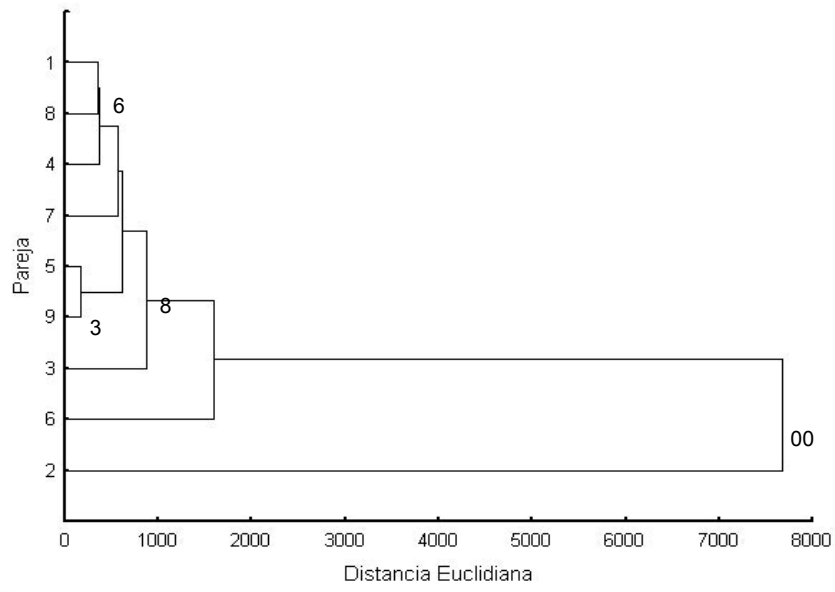


Fig. 4: Agrupamiento de las parejas de *T. semibadius* según las características acústicas del dueto.

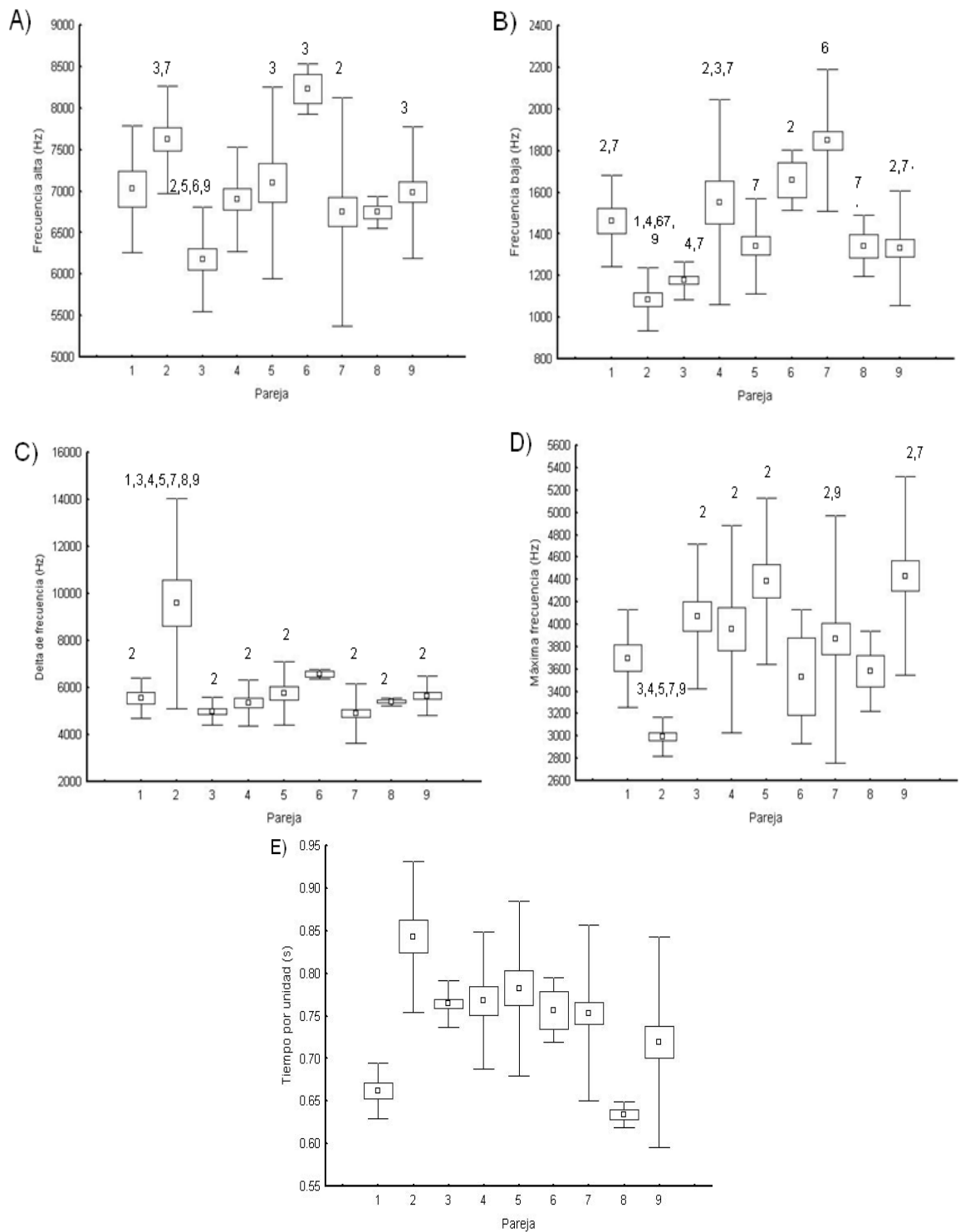


Fig. 5: Promedios y desviaciones estándar de cada una de las variables acústicas analizadas por pareja. a) FA, b) FB, c) dF, d) MáxF, e) Tiempo por unidad (s). Los números sobre cada caja representan las parejas con prob < 0.05 en la prueba de Tukey.

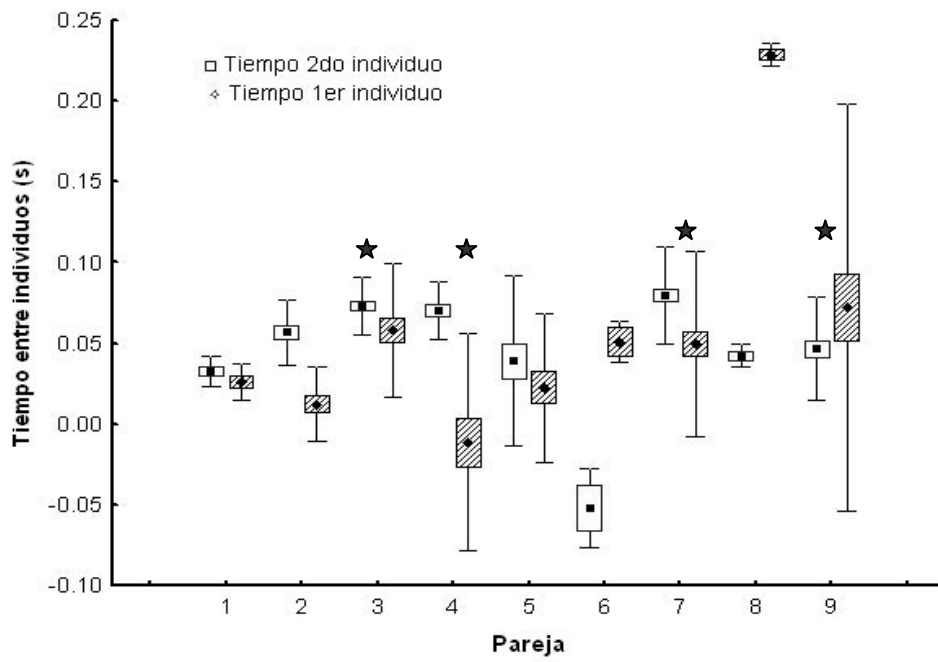


Fig. 6: Promedios del tiempo transcurrido para la vocalización de cada individuo de la pareja durante el dueto. ★Parejas con  $prob < 0.05$  en la prueba de homogeneidad de varianzas.

## Comportamiento de selección y dinámica de entrada a hojas tubulares por el murciélago *Thyroptera tricolor* (Chiroptera: Thyropteridae)

Karina Montero

Los murciélagos han desarrollado distintas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les permiten utilizar una gran diversidad de tipos de refugios. *Thyroptera tricolor* utiliza hojas enrolladas, un recurso altamente efímero y variable en espacio y tiempo, sin embargo se sabe muy poco del comportamiento de selección y entrada de hojas tubulares. En este estudio se evalúa experimentalmente la escogencia de hojas enrolladas según la presencia de hojas extendidas y el diámetro de entrada. Se estudió el orden de entrada de los murciélagos en la hoja tubular y su ubicación (rango de altura y diámetro) dentro de la misma. También se comparó el comportamiento de entrada en las hojas tubulares entrada a hojas enrolladas de *Heliconia* sp. y *Calathea* sp., comúnmente utilizadas por *T. tricolor*. Los murciélagos no mostraron preferencia a hojas enrolladas con presencia de hojas extendidas u hojas de mayor o menor diámetro, se encontró que hay una tendencia significativa de entrar a la hoja tubular en el mismo orden durante la primer y segunda prueba grupal de entrada y de ubicarse en un rango de altura promedio de  $41.9 \pm 8.1$ . Además se observó que los *T. tricolor* muestra distintas maniobras de entrada según la morfología de las hojas de *Heliconia* sp. y *Calathea* sp como una estrategia para aprovechar el recurso disponible, y por lo tanto disminuir los costos que implican utilizar un refugio tan efímero.

**Palabras clave:** selección de refugio, *Heliconia* sp., *Calathea* sp., comportamiento.

Los refugios son indispensables para los murciélagos por proveer protección contra depredación e inclemencias climáticas y promover tanto ahorro energético como actividades sociales y reproductivas (Kunz 1982; Chaverri *et al.* 2007; Rodríguez-Herrera *et al.* 2008). Para utilizar distintos tipos de refugios tanto en ambientes naturales como artificiales, los murciélagos han desarrollado una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento (Kunz 1982). Además, la disponibilidad y tipos de refugios influyen en diversos aspectos de la vida de los organismos que los habitan, tales como el periodo reproductivo (Racey 2000), la fidelidad al refugio (Lewis 1995), la organización social (Hapold y Hapold 1990; Kerth 1993) y exposición a depredadores (Vonhof y Barclay 1996).

Los quirópteros pueden ocupar una gran diversidad de refugios estables como cuevas, edificios y cavidades de árboles. Además, en este grupo también se da el uso de refugios efímeros como el follaje (Kunz 1982, Kunz y Lumsden 2003). En el Neotrópico, las especies de murciélagos pertenecientes al género *Thyroptera* utilizan discos especializados en los pulgares y patas que les permite adherirse al interior de hojas tubulares en desarrollo, principalmente de especies como *Heliconia* y *Calathea* (Wilson & Findley 1977, (Riskin y Racey 2009). *Thyroptera tricolor*, la especie más común del género, utiliza las hojas enrolladas por un máximo de 60 horas, siendo refugios altamente efímeros (Findley y Wilson 1974; Kunz y Lumsden 2003; Vonhof y Fenton 2004).

El murciélago, *T. tricolor* forma grupos sociales mixtos de 2 a 9 individuos, manteniendo asociaciones estables que pueden mantenerse hasta por 420 días (Vonhof 2004). Hay evidencias de que cuando algunos individuos se encuentran dentro del refugio, producen llamados que advierten la localización del mismo a otros individuos que se encuentran fuera del refugio en respuesta a señales de búsqueda. Es por esto que se sugiere que la presencia de llamadas ayudan a que los grupos mantengan un grado de cohesión después de sesiones de forrajeo o búsqueda de refugios, lo cual influye en el comportamiento social de la especie (Chaverri *et al.* 2010).

La habilidad de encontrar un refugio rápida y eficientemente podría conceder una ventaja adaptativa a murciélagos, particularmente en el caso de *T. tricolor*, el cual

depende de la disponibilidad de un recurso efímero y altamente variable en tiempo y en espacio. En este estudio se pretende probar experimentalmente varias características de las hojas tubulares que los murciélagos de discos pueden estar utilizando para seleccionar los refugios. Además, debido al comportamiento social de la especie, se quiere determinar si la entrada al refugio de los grupos presenta algún patrón en el orden de entrada y disposición dentro de las hojas tubulares y si estos exhiben alguna preferencia de ubicación dentro de la hoja tubular. También, en el presente trabajo se describe el comportamiento de entrada a hojas enrolladas de *Heliconia* y *Calathea*, comúnmente utilizadas por *T. tricolor*.

### **Materiales y métodos**

El estudio se llevó a cabo durante el mes de enero en el Refugio Nacional de Vida Silvestre de Golfito, en el sector de la Gamba (8°42' N, 83°12' O). Se buscaron grupos de murciélagos en hojas tubulares (hojas jóvenes no extendidas) de *Heliconia* sp., *Musa* sp. y *Calathea* sp. durante la mañana de cada día de muestreo. Al encontrar hojas habitadas, se colocó una bolsa plástica sobre la abertura de la hoja y se movió la base de la hoja para que éstos se dirigieran a la bolsa. Posteriormente se colocó los murciélagos en bolsas de tela para luego ser sometidos a pruebas experimentales en una jaula de vuelo. Después de realizar los experimentos, los murciélagos fueron liberados en el mismo sitio donde se capturaron.

Los experimentos se realizaron en un encierro de vuelo de zarán de 8 x 3 m, con una altura de 3m, el cual se ubicó dentro del bosque a una distancia cercana de 20 m del río. Para las distintas pruebas se construyeron dos tipos de hojas artificiales, 3 extendidas y 8 tubulares, utilizando varillas de aluminio de 50 cm de altura como pecíolo y plástico adhesivo para recrear la lámina foliar. Para las hojas extendidas se utilizó plástico adhesivo de color verde y para las hojas tubulares, plástico transparente y verde. La altura promedio de las hojas tubulares fue de  $98 \pm 0.2$  cm (desviación estándar), un diámetro a la mitad de la altura de la lámina de  $5.0 \pm 0.003$  cm y un diámetro de entrada de  $6.8 \pm 1.1$  cm.

Las pruebas de selección de rollos se realizaron con un total de 24 individuos. Específicamente, la prueba de preferencia según la presencia de hojas se realizó con 14 murciélagos y para la prueba de preferencia de diámetro se utilizaron 10. Para determinar si *T. tricolor* selecciona preferentemente hojas tubulares que posean hojas extendidas cercanas, se colocaron dentro de la jaula de vuelo 2 hojas tubulares, una solitaria y la otra junto a 3 hojas extendidas (altura de pecíolo de 40, 60 y 100 cm), cada una en un extremo de la jaula, a una distancia de 1 m de las paredes del encierro de vuelo. El primer día de muestreo se utilizaron hojas verdes. Sin embargo, como se determinó que el color del tubo no afectaba la entrada de los murciélagos, se reemplazaron las hojas verdes con hojas transparentes para las demás pruebas. Para determinar si existe una preferencia por hojas tubulares con menor o mayor diámetro de entrada, se utilizaron 2 hojas, una con 10.2 cm de diámetro de entrada y otro de 5.5 cm, con una altura promedio de  $102 \pm 24.5$  cm, colocadas cada una en los extremos del encierro.

Previo a los experimentos de preferencia se dejó volar individualmente a cada murciélago por 5 minutos en el encierro de vuelo, sin la presencia de los tubos, con el fin de acostumarlos al encierro y minimizar el estrés durante los experimentos. Pasados los 5 minutos, se procedió a capturar el murciélago e instalar el sistema experimental. Al iniciar el experimento, cada murciélago era liberado manualmente en el centro de la jaula. A cada individuo se le dio un periodo de 5 minutos para elegir alguno de los tubos. Posteriormente se registró información acerca de cuál tubo fue seleccionado y el tiempo transcurrido desde el momento en el que se liberó hasta que entró a un tubo. En caso de que el murciélago no entrara a ninguno de los tubos en el período establecido, este se capturó con una red de golpe y se anotaba como

resultado negativo. Para compensar el gasto energético, después de la prueba, a cada individuo se le dio agua y escarabajos (*Tenebrio molitor*). El experimento se replicó 3 veces con cada individuo. Entre cada réplica se intercambiaron la posición de las hojas tubulares con el fin de evitar el error de que los murciélagos escogieran una hoja por aprendizaje utilizando memoria espacial.

Para determinar si los miembros de los grupos de *T. tricolor* tienen un orden sistemático de entrada en la hoja tubular, se realizaron pruebas con 9 grupos de murciélagos. Para este experimento se utilizaron 4 hojas tubulares con una altura de  $95.1 \pm 20.1$  cm, un diámetro de  $5.2 \pm 0.1$  cm, y un diámetro de entrada de  $6.4 \pm 1.1$ . Se colocó una hoja tubular en uno de los extremos del encierro, a 1 m de la pared, la cual era reemplazada si se encontraba sucia o deformada por la manipulación durante las pruebas.

Los individuos de cada grupo fueron marcados en el dorso y abdomen con 4 colores de polvos fluorescentes no tóxicos (Radiant Color, Bélgica). Posteriormente se liberaron simultáneamente en el encierro y se les permitió volar por un período de 20 minutos. Los individuos que no entraban en la hoja fueron capturados con una red de golpe. Se hicieron dos réplicas a cada grupo. Al transcurrir el tiempo para cada réplica se anotó el orden en el que se encontraban dentro del tubo y se midió el rango de altura y diámetro ocupados por los murciélagos que entraron en la hoja transparente. Como rango de altura se anotó la distancia inferior y superior desde la base de la hoja tubular y se midió el diámetro a cada una de las alturas anteriores (Fig. 1).

Las observaciones sobre la entrada de los murciélagos a la hoja se hicieron de forma visual y con grabaciones realizadas con una cámara Sony SPK-HCA ubicada a una distancia de 3 m de la hoja. Posterior a la última réplica, se les dio agua y partes de *T. molitor* a los murciélagos para compensar el gasto energético.

Para describir el comportamiento de entrada se reprodujo las formas de las hojas de *Heliconia* y *Calathea* ya que poseen una morfología diferente (Fig. 1) y estos pueden afectar la forma de ingresar al refugio. Las hojas se construyeron con plástico adhesivo transparente. Las hojas con punta similar a las de *Heliconia* tuvieron una altura total de  $97.6 \pm 1.6$  cm (N=3), con altura de punta de  $14.8 \pm 3.1$ , un diámetro medio de  $5.8 \pm 0.1$  cm y un diámetro de entrada de  $5.2 \pm 0.1$  cm. Las hojas con la entrada similar a las de *Calathea* tuvieron una altura de  $79 \pm 2$  cm (N=3), un diámetro medio de  $6.6 \pm 1.7$  cm y un diámetro de entrada de  $4.6 \pm 0.2$  cm.

Se colocó una de las hojas tubulares a una distancia de 1.5 m de la pared de la jaula, y se grabó el comportamiento de entrada de los murciélagos utilizando una cámara de video digital Sony SPK-HCA (30 cuadros/s), ubicada a la misma altura de la entrada de la hoja, a una distancia de 50 cm. Se utilizó el mismo procedimiento de marcaje y liberación en el encierro explicado en la prueba de orden de entrada, liberando los grupos por separado. Una vez liberados los murciélagos, se les dio un período de 10 minutos para que entraran a la hoja. Después de realizar la prueba a todos los grupos capturados por día, se cambiaba la hoja y se marcaban y liberaban los murciélagos. Se realizaron 2 réplicas por grupo para cada tipo de hoja.

Se grabó un total de 23 murciélagos, 20 entrando a la hoja tubular semejando la morfología de *Heliconia* (con punta) y 21 entrando a la hoja artificial de *Calathea* (sin punta). Para la descripción del comportamiento se realizó una observación preliminar de los videos para definir las categorías de comportamiento, se utilizaron todas las grabaciones individuales. Posteriormente, se obtuvieron promedios de frecuencias y duración de los comportamientos descritos.

En las pruebas individuales de preferencia se utilizó una prueba de Chi cuadrado para probar si las réplicas son independientes de la posición del tubo dentro de la jaula y así evaluar si los murciélagos crean memoria espacial después de la

primera réplica. Para esta prueba solo se utilizaron los individuos que escogieron alguno de los tubos en al menos dos réplicas. Se utilizó la prueba Q de Cochran para determinar si hay alguna preferencia según la presencia de hojas o el diámetro de entrada al tubo. Debido a que no se logro tener datos suficientes para la prueba de preferencia según el diámetro, se utilizó una prueba de Chi cuadrado utilizando cada réplica como independiente.

Para las pruebas grupales de orden de entrada a la hoja tubular se utilizó una Correlación de Pearson para determinar si los murciélagos entran en el mismo orden en ambas réplicas. Para determinar si existe un patrón en el orden de los murciélagos dentro del tubo según el sexo del individuo, se usó una prueba t pareada. Para esto, se excluyeron del análisis los grupos en que alguno de los individuos no entraran durante la segunda réplica. Se utilizó la prueba para diferenciar entre dos coeficientes de variación con el fin de determinar si los murciélagos seleccionan una altura o diámetro dentro de las hojas tubulares utilizadas en el experimento (Zar 1996).

El análisis estadístico se llevó a cabo con el paquete estadístico Statistica 6.0 (Statsoft, 2001) y en R (version 2.10, R Development Core team 2009)

## Resultados

Durante las pruebas de preferencia 8 individuos se mantuvieron volando en el encierro de vuelo, sin seleccionar ninguna de las hojas tubulares. Se demostró que la memoria espacial para seleccionar alguna de las hojas tubulares no es importante ( $\chi^2=0.46$ , g.l=1, p=0.53). No se observó ninguna preferencia hacia escoger hojas tubulares junto a hojas abiertas (Q=1.5, g.l=2, p=0.47,  $\chi^2=0.67$ , g.l=1, p=0.17) ni preferencia por un diámetro de entrada en particular ( $\chi^2=0.74$ , g.l=1, p=0.11). Sin embargo, existe una tendencia de escoger tubos sin hojas extendidas alrededor y de mayor diámetro (Cuadro 1).

Los individuos de cada grupo presentaron una tendencia significativa de entrar a la hoja tubular en el mismo orden durante la primer y segunda prueba grupal de entrada ( $r^2=0.13$ , F=0.35, g.l= 38, p= 0.02). La ubicación de los murciélagos dentro del tubo no depende del sexo del individuo (t=0.65, g.l= 7, p= 0.54) (Fig. 2).

Se encontró que la variación en el rango de alturas escogidas por *T. tricolor* es menor que la variación de la altura disponible, mostrando preferencia por ubicarse a una altura promedio de  $41.9 \pm 8.1$  cm dentro de la hoja tubular ( $F_{6,29}=7.36$ , p< 0.001). Sin embargo no se encontró que los murciélagos mostraran preferencia en ubicarse en algún rango dentro diámetro específico ( $F_{6,29}=2.31$ , p= 0.14), los murciélagos se ubicaron en un rango entre 4.75 y 8.2 cm de diámetro dentro del tubo,

*Descripción del comportamiento de entrada.*- Se describió el comportamiento de entrada a la hoja en tres fases las cuales corresponden al periodo desde que el murciélago se aproxima a la entrada hasta que se desplaza en dirección a la base del tubo. Fase 1. Vuelo de aproximación a la entrada de la hoja tubular. En ambos tipos de hojas tubulares se observó que previo a la entrada al tubo, los murciélagos realizaban un vuelo de acercamiento de forma ascendente o descendente, en dirección al extremo superior de la hoja. Este vuelo lo realizaron de dos formas diferentes: en línea recta, o rodeando el tubo en forma de espiral alrededor de la hoja. En ambos casos dirigiendo la cabeza hacia las paredes de la hoja. La mayoría de los individuos observados se acercaron al tubo de forma ascendente, independientemente del tipo de hoja ( $\chi^2=1.21$ , g.l=1, p=0.27). Todos los murciélagos, excepto uno, giraron entorno al extremo del tubo durante el vuelo de aproximación.

La cantidad de vueltas alrededor del tubo fue significativamente mayor en las hojas sin punta (T= 2.80, g.l=35.6, p=0.008) (Fig. 3). Después de rodear el tubo, los murciélagos volaban hasta una altura promedio de  $12.75 \pm 4.43$  cm (N= 23) (desde el extremo de la hoja) para luego realizar vuelo suspendido o adoptar una posición de



entrada. Para esto, inclinaban el eje longitudinal del cuerpo en dirección a la entrada de la hoja, para luego volar hacia la misma. En las hojas con punta la mayoría de los murciélagos no sobrepasaron el límite superior del extremo de la hoja ( $\chi^2= 4.17$ ,  $g.l=1$ ,  $p=0.04$ ), girando cerca de las paredes de la hoja, hasta ubicarse enfrente del área de aterrizaje.

Fase 2. Entrada a la hoja tubular. La entrada al tubo fue precedida por vuelo suspendido en ambos tipos de hojas. El tiempo de vuelo suspendido fue igual para ambas hojas ( $T= 0.18$ ,  $g.l=37.5$ ,  $p=0.85$ ). Se determinó que los murciélagos cesaban el vuelo suspendido cuando inclinaban el cuerpo en posición de entrada.

Cuando los murciélagos se encontraban cerca de la entrada de la hoja unían las alas a los costados del cuerpo, manteniendo los discos de las muñecas enfrente del nivel de la cabeza. Luego adquirían una posición casi perpendicular con respecto al extremo del tubo o una posición de “clavado” en la que el eje longitudinal del murciélago se encontraba formando un ángulo de inclinación de aproximadamente  $45^\circ$  con respecto al extremo. La entrada en clavado fue la que más se observó, independientemente del tipo de hoja ( $\chi^2= 27.3$ ,  $g.l=1$ ,  $p<0.001$ ).

Al ingresar a las hojas con punta, los murciélagos hicieron contacto con la pared de la hoja tubular (aterrizaron) dentro o debajo del área de aterrizaje (Fig. 1). Sin embargo, fue significativamente mayor el número de murciélagos que aterrizaron dentro del área de aterrizaje que fuera ( $\chi^2=24.0$ ,  $g.l=1$ ,  $p<0.01$ ). El aterrizaje lo realizaron deteniéndose primero con los discos de las muñecas. La posición de los discos al aterrizar fue variable, diecinueve de 34 murciélagos ubicaron ambos discos horizontales (Fig. 4 A), mientras que 13 murciélagos ubicaron un disco del ala superior a la cabeza y el otro bajo la misma, diagonal al ala izquierda o derecha (Fig. 4 B). Posterior al aterrizaje inicial con los discos de las muñecas, los murciélagos levantaron la cabeza y acercaron el cuerpo a la pared de la hoja, adhiriendo posteriormente los discos de los tobillos también horizontalmente o diagonal. Se observó que al entrar en forma de clavado los murciélagos variaron su posición. Se observaron individuos que al entrar en forma de clavado, por debajo del área de aterrizaje, colocaron primero los discos de las muñecas y seguidamente colocaron los discos de los tobillos en la pared del tubo opuesta, manteniendo el eje longitudinal del cuerpo horizontal. Luego soltaron los discos de los tobillos de la pared opuesta y acercaron el cuerpo a la pared en donde se encontraban los discos de las muñecas, colocando los discos de los tobillos por debajo del cuerpo.

El aterrizaje en las hojas sin punta lo realizaron de dos maneras diferentes: de clavado, como se describió anteriormente para las hojas con punta o colocando las alas extendidas en los bordes de la entrada, para luego posarse con los antebrazos e introducir el resto del cuerpo dentro del tubo. Seguidamente, con los antebrazos levantaban el cuerpo para unir las alas a los costados y dejarse caer dentro del tubo. Se observó que algunos individuos utilizaron un antebrazo al aterrizar en los bordes de la hoja colocando el otro en la pared interior de la hoja. Se observó a 2 murciélagos que durante un intento de entrada colisionaron en la pared del tubo, cerca de la entrada, posteriormente estos giraron entorno al tubo y lograron entrar a la hoja. También se observaron 4 individuos que al entrar al tubo en forma de clavado dejaron uno de los antebrazos en el borde de la hoja el cual después metieron a la hoja.

Fase 3. Desplazamiento en el interior de la hoja, en dirección a la base. Posterior a la entrada al tubo, se observaron dos tipos de desplazamiento dentro de la hoja. El primero lo realizaban utilizando los discos para desplazarse en dirección a la base de la hoja. Para esto los murciélagos soltaban el disco de la muñeca y al mismo tiempo el disco del tobillo del mismo lado, para luego soltar los discos de la muñeca y tobillo del otro lado. El segundo tipo de desplazamiento consistía en soltar de forma sincrónica todos los discos, dejándose caer hacia la base de la hoja. Este movimiento

podía ser precedido por algunos “pasos” descritos anteriormente. Este último comportamiento se observó en 8 de 39 grabaciones, en murciélagos que entraron cuando al menos un individuo se encontraba dentro de la hoja tubular. La mayoría de los murciélagos se desplazaron de la primer forma descrita, dando pasos con los discos hacia el interior del tubo ( $\chi^2= 15.7$  g.l=1,  $p<0.001$ ), mientras que el segundo desplazamiento se observó en 8 de 39 individuos en murciélagos que entraban cuando ya había un individuo dentro de la hoja.

El tiempo total de entrada al tubo, desde el acercamiento a la hoja hasta situarse en el interior de la misma, no fue significativamente diferente entre hojas con punta y hojas sin punta ( $T= 1.83$ , g.l=32.8  $p=0.07$ ), sin embargo hay una tendencia de observar que al entrar a las hojas sin punta se invierte más tiempo que al entrar a las hojas con punta (Fig. 5).

## Discusión

Las pruebas experimentales llevadas a cabo en este estudio tenía como objetivo determinar si los murciélagos, al estar obligados a cambiar de refugio constantemente utilizan ciertas características de las hojas tubulares, así como obtener un mayor entendimiento de las interacciones sociales durante la entrada a un refugio.

El análisis de la dinámica de entrada a las hojas enrolladas permitió definir comportamientos, presentes en ambos tipos de hojas, así como específicos relacionados a las diferencias morfológicas de las hojas de *Heliconia* sp. y *Calathea* sp. El comportamiento en cada una de la fases descritas probablemente se encuentre modulado por las necesidades de percepción eco acústica de los murciélagos y su habilidad de modificar maniobras de entrada según las condiciones a las que se enfrenten.

Los experimentos de comportamiento animal pueden ser afectados por múltiples factores del diseño experimental, reflejándose en individuos poco cooperativos durante las pruebas (Martin y Bateson 2007). En las pruebas individuales de preferencia de hojas tubulares 8 de 24 individuos no seleccionaron ninguna de las opciones de hojas, probablemente esto se debió al estrés que pudo ocasionar las condiciones de encierro y la manipulación de los mismos previo a los experimentos. El tiempo necesario para el vuelo exploratorio dentro de la jaula determina la respuesta de los individuos a los estímulos de las pruebas (Siemers y Page 2009), el cual probablemente fue insuficiente durante los experimentos. Los murciélagos no mostraron una preferencia significativa hacia ninguna de las hojas enrolladas, lo cual también pudo deberse a que los individuos no exhibieron un comportamiento natural dentro de la jaula de vuelo o al efecto de un tamaño de muestra pequeño. Además los estímulos escogidos para realizar las pruebas experimentales podrían no ser los utilizados por los murciélagos, por lo cual éstos no exhibieron ninguna diferencia en la preferencia de las hojas tubulares en la jaula de vuelo.

Sin embargo, las tendencias observadas en las pruebas de preferencia, a escoger hojas tubulares con hojas extendidas alrededor y hojas con un diámetro de entrada mayor, talvez estén relacionadas con la capacidad de detección de los murciélagos, La localización de las hojas tubulares por los murciélagos está basada esencialmente en la información acústica reflejada por el objeto tubular y que es percibida por los murciélagos durante ecolocalización (Obrist 1995; Schnitzler y Kalko 2001; Schnitzler *et al.* 2003). La tendencia a escoger hojas tubulares en ausencia de hojas extendidas puede deberse a que en este último caso, existe menos interferencia acústica que puede ser producida por hojas extendidas alrededor. Sin embargo, este comportamiento pudo haber estado influenciado por el escenario experimental, ya que en condiciones naturales las hojas enrolladas están usualmente rodeadas de hojas

extendidas. Por otro lado, la tendencia de los murciélagos a escoger hojas con mayor diámetro probablemente se deba a que una entrada más grande sea más conspicua acústicamente, ya que una abertura más grande tendrá una mayor contribución en la caída de la amplitud del eco y por lo tanto será más perceptible para el murciélago (Schmidt *et al.* 2000; Ruczynski *et al.* 2007).

*T. tricolor*, es un ejemplo de especies donde se ha demostrado un sistema social e interacciones entre individuos altamente complejos. Vonhof y Fenton (2004), describen este sistema social como altamente cohesivo, y tomando como evidencia los resultados, que se presentan en esta investigación, es muy posible que los individuos presenten algún tipo de organización y división de labores dentro del grupo que les permita localizar refugios de una forma más eficiente. Esto es evidente en los resultados obtenidos en las pruebas grupales, donde se demostró que el orden de entrada tiene un patrón similar en las dos réplicas. Aparentemente este comportamiento no tiene ninguna relación con el sexo de los individuos debido a que los grupos no presentan algún tipo de jerarquía entre sexos, lo cual es evidente en la composición mixta de los grupos (Findley y Wilson 1974; Vonhof y Fenton 2004).

La primer fase descrita para el comportamiento de entrada no mostró variaciones importantes según el tipo de hoja. El vuelo de acercamiento probablemente permite la identificación definitiva de una hoja tubular apropiada. Durante este vuelo, la posición de la cabeza en dirección a las paredes de las hojas puede ayudar a que el murciélago obtenga información acústica ya que posiblemente la forma tubular genera patrones eco acústicos distintivos, como se ha demostrado en otras especies de murciélagos (Mogdans y Schnitzler 1990; Ruczynski *et al.* 2007). Probablemente este vuelo es realizado comúnmente de forma ascendente con el fin de caracterizar la mayor parte de la hoja para después tomar la decisión de entrar a la estructura tubular.

La altura alcanzada por los murciélagos posterior al vuelo de acercamiento, en conjunto con el vuelo suspendido realizado por algunos murciélagos, probablemente representa el rango necesario para obtener una buena percepción de la abertura de la hoja y así poder decidir el tipo de maniobra utilizada para la entrada.

Previo a la entrada se determinó que el número de vueltas entorno al extremo de la hoja fue mayor en las hojas artificiales de *Calathea* sp. Esto quizás se deba a que el murciélago inicialmente buscaba la punta que sobresale en las hojas de *Heliconia* sp. o que la ausencia de esta estructura lleve a un mayor desplazamiento alrededor de la hoja con el fin de calcular mejor el sitio de aterrizaje.

La utilidad de estructuras conspicuas en las plantas, para la ubicación de las mismas, se ha evaluado en murciélagos nectarívoros, los cuales localizan las flores por sus atributos acústicos únicos (von Helversen *et al.* 2003; von Helversen & von Helversen 2003; Thiele y Winter 2005). El área sobresaliente de las hojas de *Heliconia* sp. parece funcionar como un área de aterrizaje para los murciélagos y quizás funciona también como una señal acústica conspicua que permite una localización más fácil. Las colisiones observadas en los bordes de las hojas sin punta, sugieren que la entrada a las hojas de *Calathea* sp. requieren de un mayor esfuerzo de maniobra para entrar eficientemente a la hoja tubular, lo cual también se puede confirmar al observar la dinámica de entrada de los murciélagos. Las diferencias observadas en la descripción del comportamiento de entrada de los murciélagos a hojas artificiales de *Heliconia* sp. y *Calathea* sp. indican que las diferencias morfológicas de estas plantas influye de manera importante en la dinámica de entrada.

Por otro lado, una vez que los murciélagos entran a la hoja tubular, estos se desplazan hacia la base de la hoja hasta ubicarse por debajo de la mitad de altura de las hojas tubulares, probablemente esto les confiere cierto grado de camuflaje ante

posibles depredadores además de que quizás a esta distancia el efecto de las condiciones climáticas sea menor (Riskin y Pybus 1998).

La búsqueda de nuevos refugios por *T. tricolor*, no parece ser una tarea fácil, especialmente en bosques con estructuras tan complejas como lo son los bosques tropicales húmedos (Windsor 1990). El constante cambio de hojas tubulares puede ser un importante desafío, ya que encontrar un refugio no habitado que presente condiciones adecuadas de espacio para los miembros del grupo, protección ante depredadores y cercanía a sitios de alimentación puede ser altamente demandante debido al costo energético de largos periodos de tiempo de búsqueda (Jekins *et al.* 1998; Thomas y Suthers 1972). Sin embargo, la posibilidad de una posible organización social podría contrarrestar el gasto energético y mejorar el valor adaptativo de los individuos al presentar un comportamiento de cooperación en búsqueda de refugios y forrajeo.

El desarrollo de distintas maniobras de entrada observadas en las morfologías de *Heliconia* sp. y *Calathea* sp. podría ser interpretado como una estrategia de los murciélagos para aprovechar el recurso disponible, y por lo tanto disminuir los costos que implican utilizar un refugio tan efímero.

### **Agradecimientos**

Quiero agradecer a Gloriana Chaverri por su colaboración en el campo y por las muchas discusiones que me ayudaron a llevar a cabo el proyecto. También a Karla, Adri, Carlos, Nela, Arturo, Juan Ma, Marvin y Steven por su constante apoyo e inspiración. Al profesor Bernal Rodríguez por permitirme utilizar la jaula de vuelo. Finalmente agradezco a los coordinadores Federico Bolaños, Jorge Lobo, Marcelo Araya y especialmente a Eduardo Chacón por su orientación y comentarios.

### **Bibliografía**

- Chaverri, G. O., M. Quirós, Gamba-Ríos, y T. Kunz. 2007. Ecological correlates of Roost Fidelity in the Tent –Making bat *Artibeus watsoni*. *Ethology*. Blackwell Verlag, Berlín. 113: 598-605.
- Chaverri, G, E. H, Gillam y M. J Vonhof. 2010. Social calls used by a leaf-roosting bat to signal location. *Biology Letters*: 1-5
- Findley, J. S., and D. E. Wilson. 1974. Observations on the neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* Spix. *J. Mammal*. 55: 562-571
- Gareth, J. 2007. Sensory Ecology: Echolocation Calls Are Used for Communication. *Current Biology*, 18 (1):34-35 pp.
- Happold, D. C. D. y M. Happold. 1990. Reproductive strategies of bats from Africa. *Journal of Zoology*, 222:557-583.
- Kalko, E.K.V., K. Ueberschaer y D. Dechmann. 1996. Roost structure, modification, and availability in the White-throated Round-eared bat, *Lophostoma silvicolu*m (Phyllostomidae) living in active termite nests. *Biotropica*, 38 (3): 398-404 pp.
- Kerth G (2008) Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience* 58:737-746
- Kerth G. y K. Reckardt. 2003. Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: an experimental field study. *Proceedings of the Royal Society*, 270 (1514):511-516 pp.
- Kunz, T. 1982. Roosting ecology of bats. In: *Ecology of bats*: 1-55. Kunz, T.H. (Ed). New York : Plenum Press.
- Kunz, T. H. y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In T. H. Kunz and M. B. Fenton (Eds.). *Bat Ecology*, pp. 3-87. University of Chicago Press, Chicago.
- Lewis, S. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *J. Mammal*. 76:481-496.

- Lumsden, L. F., A. F. Bennett y J. E. Silins. 2002. Selection of roost sites by the lesser long-eared bat (*Nyctophilus geoffroyi*) and Gould's wattled bat (*Chalinolobus gouldii*) in south-eastern Australia. *J. Zool.* 257: 207-218.
- Martin, P. y P. Bateson. 2007. *Measuring Behaviour An Introductory Guide*. 3era edición. Cambridge University Press, Reino Unido. 175 pp.
- Mogdans, J. y H.-U. Schnitzler. 1990. Range resolution and the possible use of spectral information in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *J. Acoust. Soc. Am.* 88, 754-757pp.
- McCracken G.F. y J. W. Bradbury. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 1-34 pp.
- Obrist, M. K. 1995. Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 207-219.
- Ortega J. y J. E. Maldonado. 2006. Female interactions in harem groups of the Jamaican fruit-eating bat *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 8: 485–495pp.
- Racey, P. A. y A. C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. Pp. 363-414, in *Reproductive biology of bats* (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London, 510 pp.
- Riskin, D. K. Y P. A. Racey. 2009. How do sucker-footed bats hold on, and why do they roost head-up? *Biological Journal of the Linnean Society*,
- Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín y M. Gamba-Rios. 2008. Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropt.* 10: 89-95.
- Rodríguez, B., R.A. Medellín y R.M Timm. 2007. Murciélagos Neotropicales que Acampan en Hojas. INBio. Costa Rica. 178 p.
- Ruczynski, I., E. K. V. Kalko, and B. M. Siemers. 2007. The sensory basis of roost finding in a forest bat, *Nyctalus noctula*. *J. Exp. Biol.* 210: 3607-3615.
- R Development Core Team. 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Schnitzler, H. U. y E. K. V. Kalko. 2001. Echolocation by insect Eating bats. *Bioscience.* 51: 557-569.
- Schnitzler, H.U., C. F. Moss y A. Denzinger. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 18 (8) 386-394 pp.
- Siemers, B. y R. Page. 2009. Behavioral Studies of Bats in Captivity. Pp. 373-391, in *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. H. Kunz y S. Parsons, eds.). The Johns Hopkins University Press, Maryland, 901 pp.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56: 285-301 pp.
- Thiele, J. y Y. Winter. 2005. Hierarchical strategy for relocating food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. *Anim. Behav.* 69: 315-327.
- von Helversen, D., M. W. Holderied y O. von Helversen. 2003. Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *J. Exp. Biol.* 206: 1025-1034.
- von Helversen, D. y O. von Helversen. 2003. Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploits the flowers of a rain forest vine. *J. Comp. Physiol. A Sens. Neural. Behav. Physiol.* 189: 327-336.
- Vonhof, M. J. y R. M. R. Barclay. 1996. Roost-site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in southern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 1797–1805.

Vonhof, M. J., y M. B. Fenton. 2004. Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in northeastern Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 20: 291-305.

Wilkinson, G.S. 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* 308: 181–184.

Wilkinson, G. S. 1986. Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* 34: 1880–188pp.

Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey. 662 p.

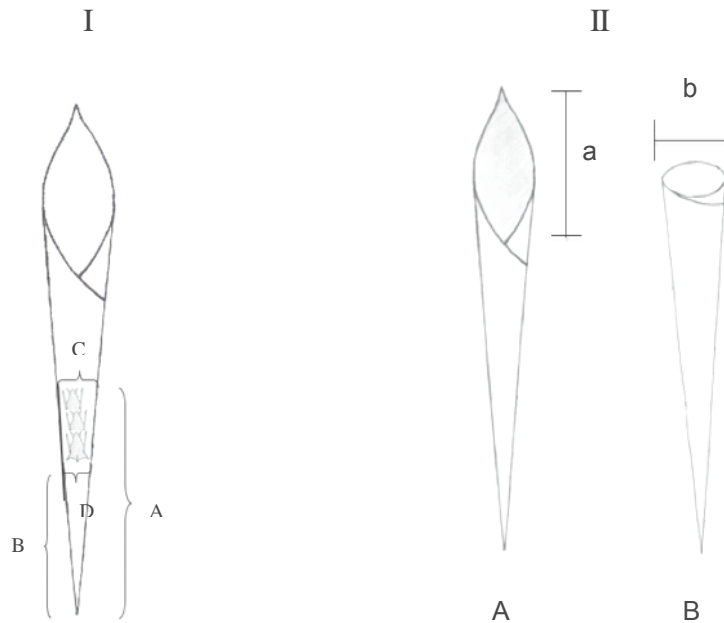


Fig. 1. Representación esquemática de las medidas tomadas en las pruebas experimentales de preferencia de rango y comportamiento de entrada. I. Esquema de medidas para el rango de altura y diámetro utilizado por los murciélagos al entrar a la hoja transparente. A. distancia superior y B. distancia inferior a la base de la hoja, respectivamente, C. diámetro superior y D. Diámetro inferior. II. Representación de la morfología de A. *Heliconia* y B. *Calathea*. La región sombreada en A es el área denominada como área de aterrizaje, a y b hacen referencia a la entrada a la hoja tubular de las hojas artificiales de *Heliconia* y *Calathea* respectivamente.

Cuadro 1. Frecuencia de entrada de murciélagos *Thyroptera tricolor* a hojas tubulares según la presencia de hojas extendidas alrededor de esta y según el diámetro de entrada en las pruebas de individuales de preferencia.

Presencia Hojas		Diámetro Entrada	
Con	Sin	Mayor	Menor
10	17	10	4

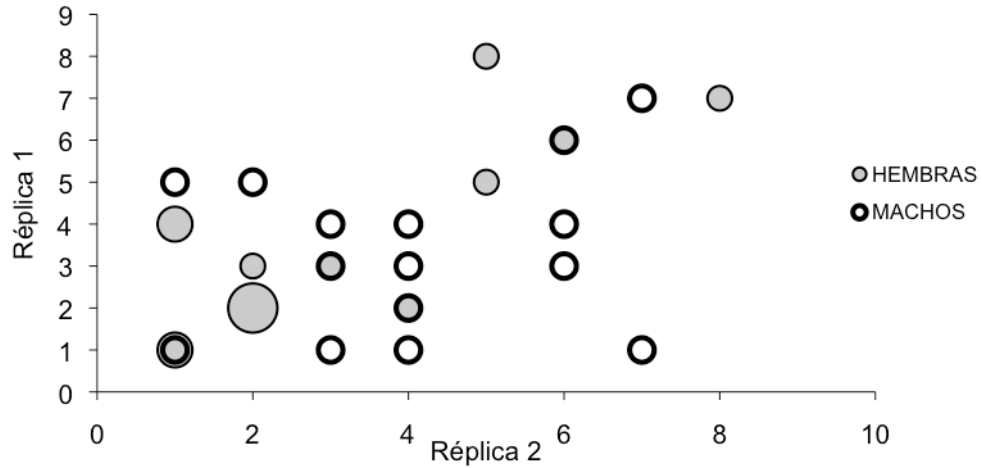


Fig. 2. Frecuencia de orden de entrada en la primer y segunda réplica a las hojas tubulares según el sexo del murciélago *Thyroptera tricolor*. El tamaño de las burbujas representa la frecuencia con la que los murciélagos repitieron el orden de entrada durante las réplicas.

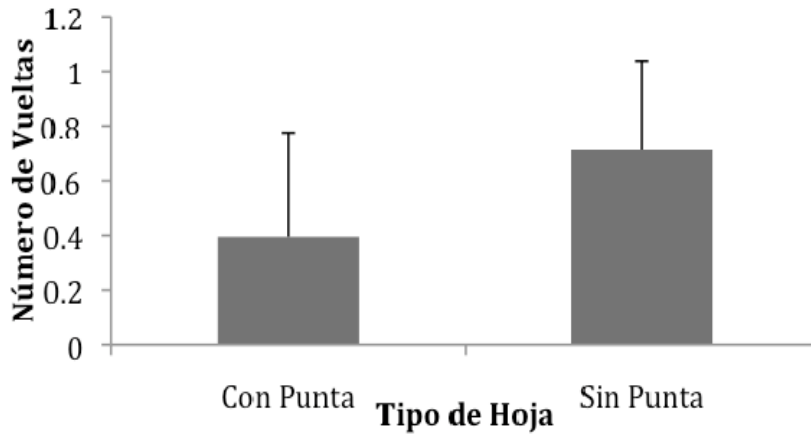


Fig. 3. Número de vueltas realizadas por los murciélagos previo a la entrada a las hojas tubulares con punta (*Heliconia* sp.) y sin punta (*Calathea* sp.).

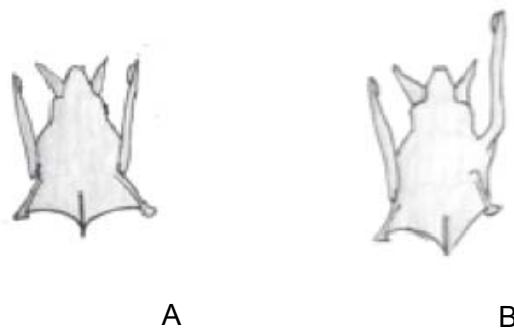


Fig. 4. Posición inicial de los discos al entrar en las hojas tubulares. A. posición horizontal, B. posición superior del disco, diagonal al ala izquierda.

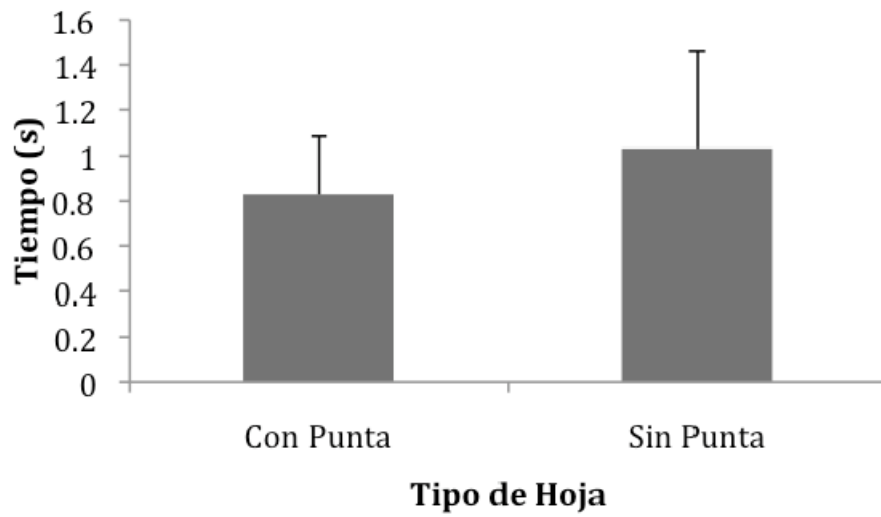


Fig. 5. Tiempo total de entrada de los murciélagos a las hojas tubulares con punta (*Heliconia* sp.) y sin punta (*Calathea* sp.).



## Preferencia de tiendas por *Dermanura watsoni* (Chiroptera:Phyllostomidae): relación con altura y dureza de la especie de planta

Priscilla Alpizar

Estudí la preferencia de *Dermanura watsoni* ante tres especies de plantas (*Asterogyne martiana*, *Carludovica palmata* y *Pentagonia wendlandii*) en las cuales usa hojas como refugio en la Gamba, Golfito. Además determiné la distribución espacial de las tiendas y si la preferencia estaba relacionada con la altura y dureza foliar de la especie de planta. Encontré un mayor porcentaje de plantas con tiendas en *P. wendlandii* (14,28%). Las tiendas presentan una distribución espacial agregada debido a que el recurso está distribuido de la misma forma. *D. watsoni* prefiere tiendas en *A. martiana* y *P. wendlandii*, las cuales tienen las hojas más suaves, por lo que la preferencia se relaciona con un menor gasto energético al modificar las hojas y más altas, por lo que también hay una relación con la protección contra depredadores.

**Palabras claves:** *Asterogyne martiana*, *Pentagonia wendlandii*, *Carludovica palmata*, dureza foliar, distribución espacial agregada

Los murciélagos pasan más de la mitad del tiempo en un refugio, por lo que éste representa un factor importante en su vida (Kunz 1982 en Chaverri y Kunz 2006a). Un buen refugio debe brindar protección contra los depredadores y las inclemencias del tiempo y debe ser un lugar donde se minimice el gasto energético del murciélago por regular su temperatura (Neuweiler 2000). Se han documentado gran variedad de refugios de murciélagos, tales como cuevas, troncos huecos, fisuras en rocas y construcciones humanas; sin embargo, la mayoría utiliza plantas (Kunz y Lumsden 2003). Entre los murciélagos que usan plantas para refugiarse, sólo 2% de las especies utilizan hojas que han sido modificadas como tiendas o carpas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Existen 22 especies de murciélagos tropicales que utilizan tiendas como refugio, de las cuales 17 son especies neotropicales pertenecientes a la familia Phyllostomidae. Dentro de esta familia, hay algunas especies menos generalistas que otras en cuanto a la diversidad de plantas y arquitecturas de tiendas utilizadas. *Dermanura watsoni* es el murciélago que usa mayor número de especies de plantas como refugios, ya que, hasta el momento se han encontrado en 41 especies de plantas y en cinco tipos diferentes de arquitectura en todo el neotrópico (Chaverri y Kunz 2006a, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

En Golfito y Corcovado, se han observado tiendas de *D. watsoni* en 25 especies de plantas diferentes y algunas especies, como *Carludovica palmata* y *Asplundia alata*, eran modificadas con mayor frecuencia que otras (Chaverri y Kunz 2006a). Sin embargo no se conoce si hay preferencia por alguna de las especies. Es por esto que el objetivo principal de este trabajo es determinar si *D. watsoni* prefiere utilizar tiendas en alguna especie de planta en Golfito. Mi hipótesis es que los murciélagos prefieren las especies de plantas donde gastan menos energía para modificar la hoja y en las que obtienen mayor protección contra los depredadores. Es por esto, que mi predicción es que *D. watsoni* va a preferir la especie que tenga la lámina más suave y mayor altura. Los objetivos específicos son (1) establecer cuál es la distribución espacial de las tiendas usadas por *D. watsoni*, (2) determinar si existen diferencias entre la altura de la planta y la dureza de la lámina en tres especies de plantas utilizadas como tiendas y (3) relacionar la preferencia de *D. watsoni* por alguna especie de planta con las ventajas que ésta le pueda conferir.

### Materiales y métodos

El estudio lo realicé durante los meses de enero y febrero del 2010 en el sector de La Gamba, Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, Puntarenas (8°39'58"-8°40'27" N, 83°12'00"-83°12'12" O). El sitio muestreado consistió principalmente del

bosque ribereño que atraviesa la quebrada de la Gamba. Éste es un bosque húmedo, con árboles de alturas entre 15 y 30 m y menor densidad que el bosque de la fila de la Gamba (Robles *et al.* 1995). Recorrí un kilómetro de la quebrada, en el cual realicé dos parcelas (una en cada orilla de la quebrada) cada 50 metros. Realicé 39 parcelas de 20x5 metros. En cada parcela conté todos los individuos de *Asterogyne martiana* (Arecaceae), *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae) y *Pentagonia wendlandii* (Rubiaceae) mayores a 75 cm de altura. En cada planta busqué refugios de *D. watsoni*, las cuales se identifican por la presencia de cortes que hacen los murciélagos con los dientes (Fig. 1) y la forma característica que dan a la hoja (bífida en *A. martiana*, sombrilla en *C. palmata* y bote-apical en *P. wendlandii*). *D. watsoni* es la única especie de murciélago que se ha observado en hojas de *A. martiana* y *P. wendlandii*; sin embargo las hojas en *C. palmata* también son usadas por otra especie de murciélago, *Uroderma bilobatum*. Conté el número de tiendas por planta y medí la altura de cada individuo.

Además, recolecté 15 hojas sin modificar de cada una de las especies para estimar la dureza de la lámina. La dureza la calculé con un penetrómetro casero (Dorn *et al.* 2001). En cada hoja realicé mediciones de dureza en cinco puntos, según los sitios en los que los murciélagos hacen los cortes para fabricar las tiendas (Fig. 1).

Calculé dos coeficientes de dispersión y probé si éstos se ajustaban a una distribución binomial negativa con una prueba de chi cuadrado, para determinar la distribución espacial de las plantas y de las tiendas. Además realicé una tabla de contingencia y utilicé una prueba G para determinar si había preferencia de tiendas en alguna de las tres especies de plantas. Además, calculé los coeficientes de dispersión para plantas y tiendas en *A. martiana* y *P. wendlandii* para determinar si los murciélagos presentaban una preferencia por la especie más agrupada. Utilicé un análisis de varianza (ANDEVA) para probar si existían diferencias entre la altura de las tres especies; y regresiones logísticas para determinar si la altura de las plantas predecía la presencia de tiendas en *A. martiana* y *P. wendlandii*. Finalmente utilicé un ANDEVA anidado para determinar si existían diferencias entre la dureza de las láminas de las tres especies. Utilicé el paquete estadístico R 2.10.1 (R Development Core Team 2009) para todos los análisis, excepto para la regresión logística, para la cual utilicé JMP 7.0 (SAS 2007) y el ajuste a la distribución binomial negativa, para el cual utilicé Krebs 0.94. (Krebs 1999).

## Resultados

Encontré un total de 41 tiendas de *Dermanura watsoni*; 28 en *Asterogyne martiana*, 7 en *Pentagonia wendlandii*, una en *Carludovica palmata* y 5 en *A. martiana* menores a 75 cm. La especie más abundante es *C. palmata*; sin embargo conté cada hoja de *C. palmata* como un individuo aparte, lo cual introdujo un error en la estimación de su abundancia (Cuadro 1). La especie con menor porcentaje de plantas con tiendas fue *C. palmata* (Cuadro 1). Hay un promedio de  $(1.05 \pm 2.45)$  tiendas por  $100\text{m}^2$ . La distribución a la que mejor se ajustan los coeficientes de dispersión de las plantas y las tiendas es a una distribución binomial negativa, por lo que las plantas presentan una distribución agregada ( $CD=8.95$ ;  $\chi^2=12.06$ ;  $gl=12$ ;  $p=0.281$ ); al igual que las tiendas ( $CD=4.24$ ;  $\chi^2=0.66$ ;  $gl=4$ ;  $p<0.721$ ).

*D. watsoni* muestra una preferencia en las tiendas según la especie de planta ( $G=14.78$ ;  $gl=2$ ;  $p<0,001$ ). *A. martiana* presenta un mayor nivel de agrupación espacial para plantas y tiendas (Cuadro 2). La altura de las plantas es diferente para las tres especies ( $F=18.67$ ;  $gl=2$ , 180;  $prob<0.001$ ), *P. wendlandii* es la más alta y *A. martiana* es la más baja (Fig. 2). La dureza de la lámina es diferente para las tres especies (Cuadro 3), *P. wendlandii* es la que tiene la lámina más suave y *C. palmata*, la más dura (Fig. 3).

## Discusión

A pesar de que el porcentaje de plantas con tiendas utilizadas por *Dermanura watsoni* parece ser bajo en las tres especies estudiadas, la disponibilidad de plantas para hacer tiendas es bastante alta. Se ha propuesto que el recurso para crear este tipo de refugio es común y se encuentra ampliamente distribuido (Chaverri *et al.* 2007).

*D. watsoni* parece ser capaz de usar tiendas en hojas de *Asterogyne martiana* más bajas de lo que se había reportado anteriormente (hojas con altura promedio de 2.45 m) (Stoner 2000). Aunque *Carludovica palmata* fue la especie más abundante en el sitio de estudio, el error metodológico llevó a una sobreestimación de su abundancia; por lo que el porcentaje de tiendas en esta especie probablemente debería ser mayor del reportado.

La distribución espacial agregada de las tiendas de *D. watsoni* coincide con que las plantas en las que se refugian presentan el mismo tipo de distribución espacial. Que las especies de plantas en las que se refugian presenten un patrón de distribución agregado, facilita que *D. watsoni* tenga un ámbito de refugio (el porcentaje del ámbito de hogar en el que se concentran los refugios) sumamente pequeño, de aproximadamente 0.1 ha (Chaverri *et al.* 2007). La cercanía entre las tiendas podría conferir a los murciélagos una facilidad para moverse entre sus distintos refugios durante el día ya que, al tener que volar distancias más cortas para llegar a otra tienda, se disminuye el tiempo de exposición ante potenciales depredadores y el gasto energético del individuo. La distribución espacial agregada de las tiendas también se relaciona con que, en *D. watsoni*, los que construyen la tienda son los machos y existe una defensa de territorios (Chaverri y Kunz 2006a, Chaverri *et al.* 2007b).

*D. watsoni* mostró una preferencia en las especies de plantas que utiliza como refugio y, parece ser, que usa más *Pentagonia wendlandii* y *A. martiana*. Existen varios estudios realizados en distintos sitios que mencionan cuales son las especies de plantas más utilizadas por *D. watsoni* como tiendas; tales como *Anthurium ravenii*, *A. martiana*, *C. palmata*, *Asplundia alata*, *Heliconia imbricata* y *Calathea lutea* (Choe y Timm 1985, Stoner 2000, Chaverri y Kunz 2006a). Sin embargo, en ninguno de éstos se consideró la abundancia de las diferentes especies de plantas; por lo que no se puede hablar realmente de preferencia, sino de mayor frecuencia de hojas modificadas.

La preferencia de *D. watsoni* no presenta una relación con el nivel de agrupación espacial de las especies de plantas. Sin embargo, que las tiendas en *A. martiana* se encuentren más agrupadas que las tiendas en *P. wendlandii*, posiblemente tiene una relación con el número de hojas de la planta. Observaciones realizadas en el campo permitieron notar que puede haber varias tiendas en la misma planta y, como *A. martiana* llega a tener mayor número de hojas que *P. wendlandii*, las tiendas parecen estar más agrupadas.

Parece que especies de plantas más altas, tienen más tiendas; por lo que parece ser que la altura juega un papel importante en la preferencia de especies y en la selección de la hoja que va a ser modificada (Choe y Timm 1985, Chaverri y Kunz 2006a). Se ha mencionado que la altura, junto con otros factores como la cobertura de sotobosque y el grosor de los peciolos, están relacionados con la protección de la depredación (Timm y Mortimer 1976, Boinski y Timm 1985 en Kunz y Lumsden 2003, Choe y Timm 1985, Brooke 1987, Kunz y McCracken 1996, Stoner 2000, Rodríguez-Herrera *et al.* 2008).

La preferencia de especies de plantas encontrada, concuerda con que *A. martiana* y *P. wendlandii* tienen una lámina más suave que *C. palmata*. Puede que una menor dureza foliar represente mayor facilidad para hacer una tienda, por consiguiente, menos gasto energético. Se ha probado que el costo de construir una tienda varía dependiendo del tipo de arquitectura (el cual se relaciona con la especie

de planta), ya que se deben considerar el número y los sitios de corte (Kunz *et al.* 1994).

En conclusión, *D. watsoni* muestra una preferencia en las especies de plantas que utiliza como tiendas en la Gamba y ésta se encuentra relacionada con cuán suave es la lámina foliar y la altura de la planta. Además, las tiendas utilizadas por *D. watsoni* presentan una distribución espacial agregada puesto que las plantas que modifican tienen el mismo tipo de distribución espacial. Observaciones realizadas en otro sitio del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (La Lechería) parecían mostrar más tiendas en *C. palmata*; por lo que sería interesante determinar si la preferencia cambia entre sitios y así investigar sobre qué tan relacionada está la preferencia al sitio de estudio. Finalmente, existen otros dos factores relacionados con la preferencia que podrían ser investigados, los cuales son la longevidad de una tienda (láminas más suaves podrían representar tiendas menos duraderas y un gasto energético mayor al tener que construir muchas) y la temperatura de cada arquitectura de tienda (temperaturas más altas representan un menor gasto energético en termorregulación).

### Agradecimientos

A Bernal Rodríguez-Herrera por la ayuda con el planteamiento del proyecto y las discusiones previas a escribir el informe. A Marcelo Araya, Eduardo Chacón y Federico Bolaños por la ayuda brindada en el proyecto. A Ignacio Escalante, Andrés Rojas, Tatiana Salazar y Luis R. Víquez por los comentarios hechos al trabajo.

### Bibliografía

- Brooke, A.P. 1987. Tent construction and social organization in *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 3: 171-175.
- Chaverri, G. y T.H. Kunz. 2006a. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *Biotropica* 38: 77-84.
- Chaverri, G. y T.H. Kunz. 2006b. Reproductive biology and postnatal development in the tent-making bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 270: 650-656.
- Chaverri, G., O.E. Quirós y T.H. Kunz. 2007a. Ecological correlates of range size in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Journal of Mammalogy* 88: 477-486.
- Chaverri, G., M. Gamba y T.H. Kunz. 2007b. Range overlap and association patterns in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Animal Behaviour* 73: 157-164.
- Choe, J.C. y R.M. Timm. 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 241-247.
- Dorn, N.J., G. Cronin y D.M. Lodge. 2001. Feeding preferences and performance of an aquatic lepidopteran on macrophytes: plant hosts as food and habitat. *Oecologia* 128: 406-415.
- Kunz, T.H. y L.F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats, pp. 3-87. En: T.H. Kunz y M.B. Fenton (Eds.). *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Kunz, T.H. y G.F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defense of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology* 12: 121-137.
- Kunz, T.H., M.S. Fujita, A.P. Brooke y G.F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and Palearctic bats. *Journal of Mammalian Evolution* 2: 57-78.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*, 2a ed. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc.
- LaVal, R.K. y B. Rodríguez-Herrera. 2002. *Murciélagos de Costa Rica*. Editorial INBio, Costa Rica. 320 pp.
- Neuweiler, G. 2000. *The Biology of Bats*. Oxford University Press, Nueva York. 310pp.

- Reid, F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, Nueva York. 334pp.
- Robles, T., R. Ortíz y J. Gómez-Laurito. 2005. Aspectos generales del bosque del Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito, pp. 97-106. En: J. Lobo y F. Bolaños (Eds.). Historia natural de Golfito. INBio, Costa Rica.
- Rodríguez-Herrera, B., R.A. Medellín y R.M. Timm. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. Editorial INBio, Costa Rica. 178pp.
- Rodríguez-Herrera, B., R.A. Medellín y M. Gamba-Ríos. 2008. Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 10: 89-95.
- Stoner, K.E. 2000. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 16: 151-157.
- Timm, R.M. y J. Mortimer. 1976. Selection of roost sites by honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ecology* 57: 385-389.

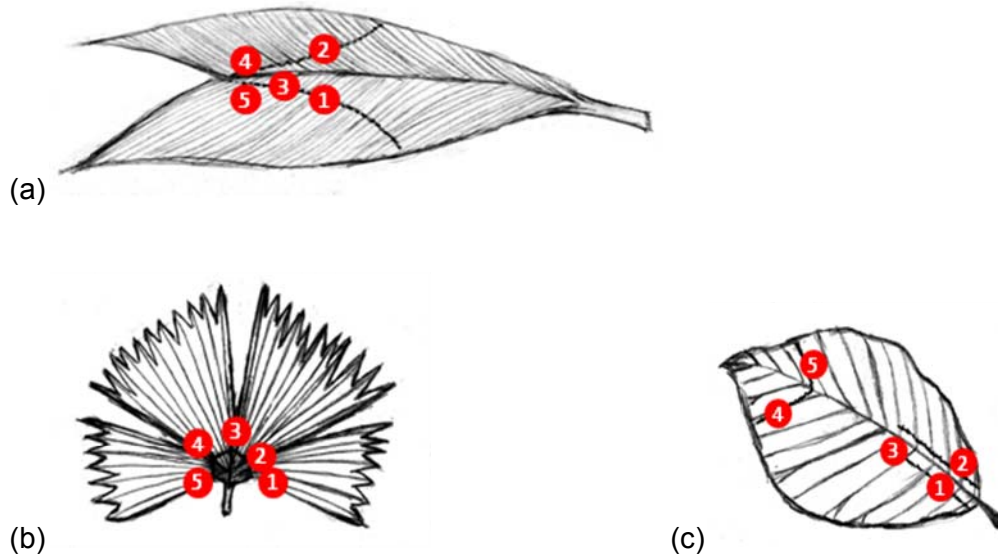


Fig. 1. Puntos donde se midió la dureza de la lámina para (a) *Asterogyne martiana*, (b) *Carludovica palmata* y (c) *Pentagonia wendlandii*

Cuadro 1. Abundancia relativa de las plantas *Asterogyne martiana*, *Carludovica palmata* y *Pentagonia wendlandii* y porcentaje de individuos con tiendas de *Dermanura watsoni* durante enero-febrero del 2010 en La Gamba, Golfito.

Especie	Abundancia relativa±desv est (individuos/100m <sup>2</sup> )	Plantas con tiendas (%)
<i>Asterogyne martiana</i>	5.18±4.09	12.36
<i>Carludovica palmata</i>	10.54±9.49	0.91
<i>Pentagonia wendlandii</i>	5.57±4.34	14.28

Cuadro 2. Distribución espacial de las tiendas y plantas en *Asterogyne martiana* y *Pentagonia wendlandii* durante enero-febrero del 2010 en La Gamba, Golfito

	<i>Asterogyne martiana</i>		<i>Pentagonia wenlandii</i>	
	Plantas	Tiendas	Plantas	Tiendas
CD	6.48	4.91	3.59	2.89
x <sup>2</sup>	246.11	186.50	136.36	110.00
gl	38	38	38	38
p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

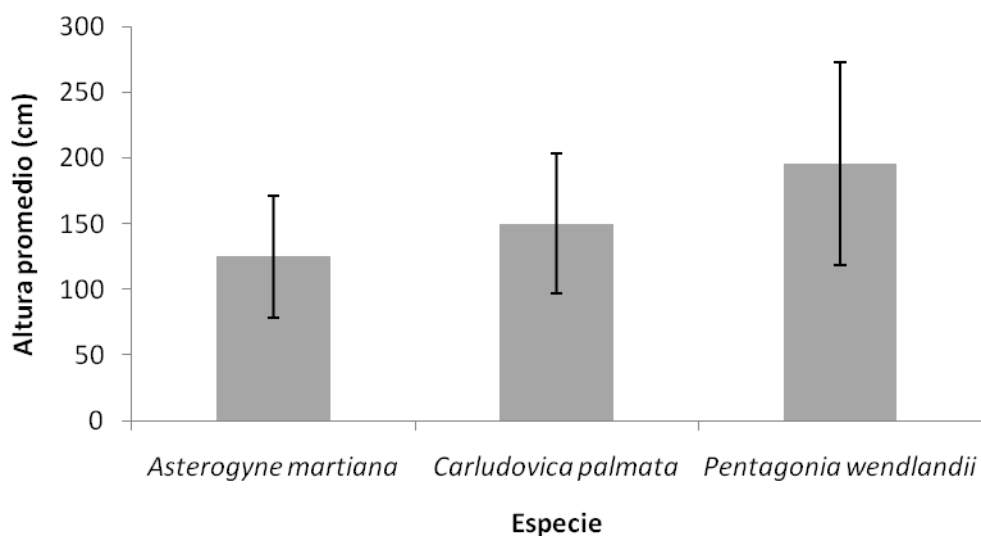


Fig. 2. Promedio  $\pm$  desviación estándar para la altura (cm) de las tres especies de plantas estudiadas. Las letras corresponden a los diferentes promedios según la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ).

Cuadro 3. Resultados de la regresión logística para determinar si la altura de las plantas predice la presencia de tiendas.

Especie	$\chi^2$	p	OR
<i>Asterogyne martiana</i>	0.03	0.8555	0.7800
<i>Pentagonia wendlandii</i>	1.06	0.3035	0.1016

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza anidado para comparar la dureza de las hojas de las plantas *Asterogyne martiana*, *Carludovica palmata* y *Pentagonia wendlandii*.

	g.l.	S. Cuadrados	Promedio	F	p
Especie	2	11341659	5670830	36.76	4.11e-14
Especie:planta	42	9571413	227891	1.48	0.043
Residuales	180	27768900	154272		

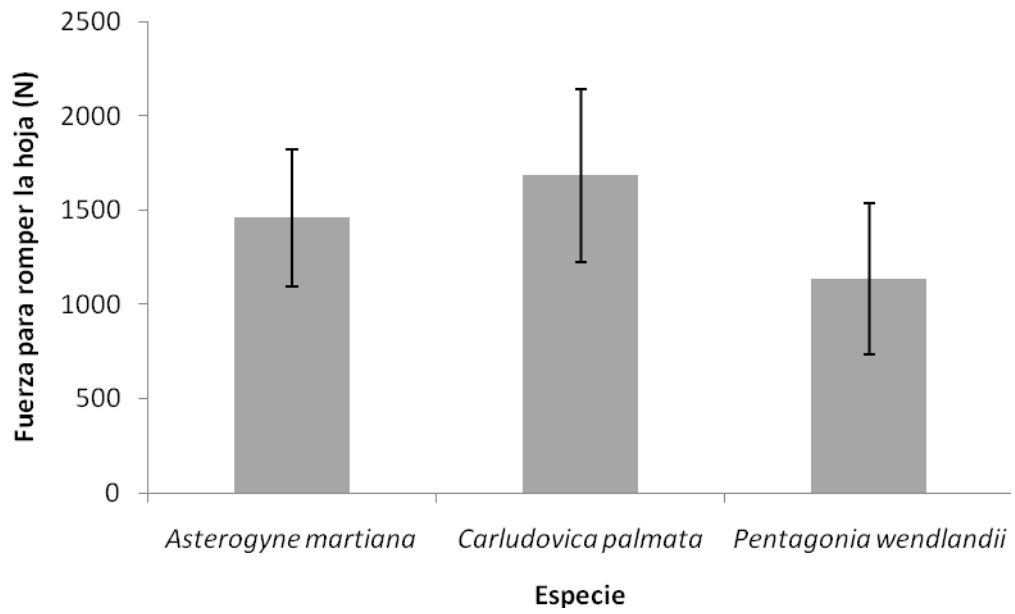


Fig. 3. Promedio  $\pm$  desviación estándar para la dureza (N) de las tres especies de plantas estudiadas. Las letras corresponden a los diferentes promedios según la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ).